

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Ekologie



Bc. Jan Farkač

**Ekologické vlastnosti jako koreláty prostorové variability
početností českých ptáků**

**Ecological traits as a correlates of spatial variation in abundances of a
Czech birds**

Diplomová práce

Školitel: doc. RNDr. David Hořák, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Michal Ferenc, Ph.D.

Praha, 2018

Prohlášení:

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

V Praze, 13. srpna 2018

Podpis

Poděkování

Poděkování patří Davidovi Hořákovi a Michalovi Ferencovi, školiteli a konzultantovi, za rady a pomoc se zpracováním mé diplomové práce.

Obsah

Obsah.....	- 7 -
Abstrakt.....	- 9 -
Abstract.....	- 11 -
1 Úvod.....	- 13 -
1.1 Početnost.....	- 13 -
1.2 Vztah abundance s ekologickými vlastnostmi druhů.....	- 14 -
1.2.1 Vztah abundance s ekologickými vlastnostmi rostlin.....	- 15 -
1.2.2 Vztah abundance s ekologickými vlastnostmi živočichů.....	- 16 -
1.2.2.1 Vztah abundance s tělesnou hmotností živočichů.....	- 16 -
1.2.2.2 Vztah abundance se specializací živočichů.....	- 17 -
1.2.2.2.1 Co je to specializace?.....	- 17 -
1.2.2.2.2 Vztah s abundancemi.....	- 18 -
1.2.2.3 Ostatní ekologické vlastnosti.....	- 18 -
1.3 Variabilita abundancí v jednom konkrétním habitatu.....	- 19 -
1.4 Ptáci jako předmět zájmu.....	- 20 -
1.5 Cíle práce.....	- 20 -
2 Metodika.....	- 21 -
2.1 Část I: databáze jednotného programu sčítání ptáků.....	- 21 -
2.1.1 Charakteristiky abundancí.....	- 21 -
2.1.1.1 Densita.....	- 22 -
2.1.1.2 Variabilita v lokálních densitách.....	- 22 -
2.1.1.3 Okupance.....	- 22 -
2.1.1.4 Relativní densita.....	- 23 -
2.1.2 Prediktory.....	- 24 -
2.1.2.1 PCA.....	- 24 -
2.1.2.2 Specializační index SSI.....	- 25 -
2.1.2.3 Míra závislosti na lese.....	- 26 -
2.1.2.4 Typ hnízda.....	- 26 -
2.1.2.5 Druhovú saturace prostředí (relativní saturace).....	- 26 -
2.1.2.6 Velikost areálu.....	- 27 -

2.2	Část II: lužní lesy	- 27 -
2.2.1	Lokality.....	- 27 -
2.2.1.1	Litovelské Pomoraví	- 27 -
2.2.1.2	Soutok	- 28 -
2.2.1.3	Niva Dyje	- 28 -
2.2.1.4	Dunajské luhy	- 28 -
2.2.2	Čtverce.....	- 28 -
2.2.3	Body	- 28 -
2.3	Analýza dat	- 29 -
2.3.1	JPSP.....	- 29 -
2.3.2	Lužní lesy	- 29 -
3	Výsledky.....	- 31 -
3.1	JPSP	- 31 -
3.1.1	Vztah absolutní denisty a tělesné hmotnosti:	- 31 -
3.1.2	GLM: vztah abundančních charakteristik s ekologickými vlastnostmi ptáků. -	32 -
3.1.3	Vztah absolutních densit druhů a saturace v jejich přirozeném prostředí	- 36 -
3.1.4	Doplňující vztahy	- 37 -
3.2	Lužní lesy.....	- 39 -
4	Diskuze	- 47 -
5	Seznam zdrojů	- 53 -
5.1	Použitá literatura	- 53 -
5.2	Internetové zdroje	- 60 -
6	Přílohy	I
6.1	Seznam příloh	I

Abstrakt

Mezi lokálními početnostmi ptáků existují rozdíly, které patrně souvisí s geografickou distribucí a ekologickými vlastnostmi druhů. Studium těchto vztahů nám umožňuje lépe pochopit, jakým způsobem obsazují ptáci fyzický prostor. Tato práce je zaměřena na (i) stanovení alternativního přístupu k počítání densit založeného na jejich vážení množstvím přirozeného habitatu pro daný druh a (ii) testování vztahů mezi různými charakteristikami početností (celková densita, variabilita v lokálních densitách a okupance) a ekologickými vlastnostmi jednotlivých druhů.

Vztah mezi densitami a ekologickými vlastnostmi (habitatová specializace, potravní specializace, PCA morfologických vlastností, PCA reprodukčních vlastností vyjadřující pozici v rámci slow-fast kontinua, velikost areálu druhu, závislost druhu na lese a způsob hnízdění) byl testován pomocí zobecněného lineárního modelu, který odhalil dvě početnostní charakteristiky v signifikantním vztahu se specializacemi. Pro tuto analýzu jsem použil data nasbíraná v Jednotném programu sčítání ptáků vedeném pod Českou společností ornitologickou. Data jsou z roku 2009 (pro největší počet záznamů) a je počítáno pouze s druhy s častým výskytem (alespoň na 50-ti transektech ze 129-ti). Pro analýzu jsem tedy použil data o početnostech 47-mi druhů.

V této práci je také předběžná analýza vlastních dat nasbíraných v lužních lesích, která je zaměřená na vztah mezi distribucí druhů a mikrohabitatovou strukturou lesa. Zde jde o vnitrohabitatovou heterogenitu prostředí, testovanou pomocí GLS.

klíčová slova: početnost, variabilita v početnostech, relativní densita, závislost na habitatu, ekologické vlastnosti

Abstract

Bird species differ in their local densities, which seems to be related to their geographical distribution and species-specific traits. Investigating such a relationship can help us to understand better how the birds inhabit the space. The aims are as follow (i) to take an alternative approach to densities by counting them just in species preferred habitats and (ii) to explain the abundance characteristics such as an absolute density, variation in local densities or occupancy by species-specific traits.

The relationship between abundance characteristics (local densities and their coefficient of variation in space) and avian traits such as a habitat specialisation, diet specialisation, PCA of morphological traits, PCA of reproduction traits – as an estimate of slow-fast continuum and a range size were tested using GLM. There are two abundance characteristics significantly related to species specialisation index.

I have used the data from the Common Bird Monitoring Program run in the Czech Republic by the Czech Society of Ornithology. Due to the highest amount of records I have selected data from the year 2009 and subsequently species occupying more than 50 transects (out of 129), which resulted in inclusion of 47 species into analyses.

This thesis contains preliminary results of own bird counts data collected in floodplain forests as well. The data are aimed for a relationship between species distribution and microhabitat structure of the forests, here described as an intra-habitat heterogeneity of vegetation structure and tested using GLS.

key words: abundance, variation in abundance, relative density, habitat dependent, ecological traits

1 Úvod

Abundance, česky početnost, je jednou ze základních charakteristik všech organismů. Vyjadřuje počet jedinců na konkrétním místě. Tyto počty jedinců se více či méně liší nejen mezi jednotlivými druhy, ale i v prostoru a v čase i v rámci jednotlivých druhů. Samotné početnosti vypovídají například o vzácnosti a běžnosti druhů, či o stabilitě populací. Způsob rozložení abundancí v prostoru odráží vliv prostředí na jednotlivé druhy, jejich změny v čase nám poskytují informace o populačních dynamikách (Brown et al. 1995). Této variability si všiml již v 19. století Ch. Darwin a tázal se čím to je, že „některé druhy jsou hojně početné a široce rozšířené, zatímco jiné mají malé území rozšíření i nízké abundance“ (ex Gaston et al. 1997). Otázkou, co způsobuje rozdílnosti v distribuci druhů, se ekologové zabývají již od poloviny minulého století a skutečnost, že ekologie bývala nazývána „vědou o početnostech a rozšíření druhů“ dokazuje, že jsou pro ni abundance zásadním tématem (Hanski et al. 1993).

1.1 Početnost

Druhové početnosti a jejich rozložení se mění v čase i v prostoru – může to být dáno stochastickou fluktuací, vlivem biotických a abiotických faktorů (Brown et al. 1995; Filloy & Bellocq 2013), kompeticí - interakcemi s jinými organismy (Connell 1983; Anderson et al. 2002; Ritchie et al. 2009) nebo distribučně-abundančními vztahy jako například „*abundance centre hypothesis*“ (vyšší abundance v centru areálu rozšíření druhu a nižší abundance na jeho okrajích; Brown 1984; Hengeveld 1990). Je nicméně také důležité, v jakém měřítku na ně nahlížíme. Největší škálou je globální měřítko, kde abundance udávají celkový počet jedinců druhu na planetě (zpravidla jde pouze o odhady, pouze u velmi málo početných či vymírajících druhů je vedena přesná evidence počtu žijících jedinců; Thuiller et al. 2005; Lamanna et al. 2017). Regionální měřítko udává početnosti v rozmezí států až kontinentů (Batáry et al. 2007; Galaiduk et al. 2017). Nejjemnější škálou je lokální měřítko, ve kterém početnosti vyjadřují počet jedinců druhu na malých či ohraničených plochách, například v konkrétním národním parku, či lesní lokalitě (Wiens 1989; Gaston & Lawton 1990; Loman et al. 2018). Právě lokální početnosti jsou pro tuto práci podstatné a nadále se budu věnovat především jim.

Abundance bývají často nazývány termínem „hustota“ – ta popisuje také početnost, která je ale vztažena k ploše (hustota jedinců na jednotku plochy). V lokálním měřítku je

totožná s abundancemi (jelikož jde vždy o počty na konkrétní ploše, jejíž rozloha zůstává stejná pro všechny druhy, vyjadřují tato čísla stejnou informaci). Někdy může být přehlednější veličinou, než jsou abundance (absence velikých čísel) a proto je i v této práci využita.

Hengeveld & Haeck (1982) se jako jedni z prvních pokusili prokázat, že variabilita v abundancích není čistě náhodná a zjišťují, že početnosti druhů (rostlin, střevlíkovitých brouků a ptáků) jsou nejvyšší v centru areálu rozšíření, zatímco na jeho okrajích jsou početnosti nižší. Tento fenomén popisují jako „*abundance centre hypothesis*“. Následně Brown (1984) ve své studii dokládá, že abundance a rozšíření jsou v prostoru také limitovány biotickými i abiotickými faktory prostředí. Které faktory to jsou, však z této původní studie nevyplývá. Rozvíjí zde ale hypotézu „*resource use*“, která jako potenciální faktor ovlivňující rozšíření a početnosti uvádí míru schopnosti využívání zdrojů. Brown (1984) tvrdí, že druhy, které jsou schopné využít širší spektrum zdrojů by měly být rozšířenější (zároveň očekává i jejich vyšší lokální početnosti), zatímco druhy specializované (s úzkou nikou) by měly mít malé areály rozšíření. Pakliže současně existuje pozitivní korelace mezi lokální i celkovou početností a geografickou distribucí (Gaston & Lawton 1990), měli by generalisté dosahovat i vyšších lokálních abundancí, zatímco specialisté by měli mít početnosti nižší (Lacy 1982; Heino 2005 ale Reif et al. 2006).

Že jsou abundance spojené s okolním prostředím potvrzuje již MacArthur (1962), který uvádí, že zkušený ornitolog dokáže popsat zastoupení druhů i jejich přibližnou hojnost při pouhém pohledu na nějaký konkrétní habitat/lokalitu – z toho plyne, že nějaká patrnost v tomto vztahu existuje. Už z toho ale nevyplývá, které faktory a jakým způsobem abundance ovlivňují (Tews et al. 2004; Ehrlén & Morris 2015; Wittmann et al. 2017). Podobně byli Brown s kolegy (1995) přesvědčeni, že je prostorová variabilita v abundancích dána především rozdíly v nikách druhů.

1.2 Vztah abundance s ekologickými vlastnostmi druhů

Druhově specifické ekologické vlastnosti organismů (angl. „*traits*“) jsou funkční znaky odrážející adaptace na biotické a abiotické faktory prostředí (Valladares et al. 2007). Jde zde tedy dobrý předpoklad, že mezi nimi a rozložením abundancí v prostoru existuje vztah, na nějž se ekologové snaží přijít (Eriksson & Jakobsson 1998; Hurlbert & White 2007; Cornwell & Ackerly 2010). Mezi tradičně zkoumané organismy patří především rostliny a obratlovci (Gaston & Kunin 1997).

U rostlin rozlišujeme traity morfologické, anatomické, fyziologické a biochemické, konkrétně například výška rostliny (Austrheim et al. 2005), plocha listu (Cornwell & Ackerly 2009), množství biomasy v sušině (Reader 1998), velikost (Austrheim et al. 2005) a počet semen (Eriksson & Jakobsson 1998) nebo rychlost fotosyntézy (Kattge et al. 2011). U živočichů popisují ekologické znaky například morfologické proporce těla jedinců (tělesná hmotnost, délka končetin/křídla etc.; Damuth 1981; Hurlbert & White 2007), reprodukční vlastnosti (velikost snůšky, doba inkubace, velikost vejce a další; Bielby et al. 2007; Schwarz & Meiri 2017) nebo velikost areálu (Newbold et al. 2013), migrační chování (Hurlbert & White 2007) či míru specializace (Brown 1984). Více pozornosti se v tomto tématu dostává rostlinám, naopak vztah početnosti a traitů u živočichů není zatím příliš probádán (Gaston & Kunin 1997; Austrheim et al. 2005; Cornwell & Ackerly 2010; Kunstler et al. 2016).

Jelikož se jak abundance, tak i ekologické vlastnosti podél gradientu prostředí mění, Duarte s kolegy (1995) věří, že v této variabilitě může být nějaký vzájemný vztah. Zpočátku se vědci zabývali vztahem traitů a běžnosti/vzácnosti. Keddy (1992) tvrdí, že různé měřitelné znaky rostlin mohou mít zásadní roli v jejich prosperitě či zániku (běžně měřeno jako prezenze/absence). Nejde zde tedy o vliv přímo na početnosti, nicméně míra úspěšnosti organismů početnosti naznačuje. Počátky tohoto bádání shrnují ve své rešerši Gaston & Kunin (1997), ve které se zabývají právě vztahem traitů s běžností a vzácností organismů. Ve svém článku popisují vztah běžnosti a vzácnost s osmi dříve studovanými traity (pářící systém, reprodukční investice („*slow-fast continuum*“), schopnost šíření, homozygotita, konkurenční schopnosti, využívání zdrojů, postavení v trofickém systému („*trophic status*“) a velikost těla). Z této studie plyne, že vzácné druhy mají oproti těm běžným horší dispersní vlastnosti, investují méně do reprodukce, využívají malé spektrum zdrojů anebo zdroje, které jsou vzácné a vyskytují se ve společenstvech spadajících do vyšší části trofické hierarchie (Gaston & Kunin 1997).

Vztah konkrétně abundancí (nikoli okupancí či vzácností) s ekologickými vlastnostmi však příliš prozkoumaný není a výsledků je málo (Cornwell & Ackerly 2010). Několik studií je zaměřených na rostliny, méně pak na živočichy.

1.2.1 Vztah abundance s ekologickými vlastnostmi rostlin

Z dostupných studií vyplývá, že vztahy mezi traity a abundancemi u rostlin existují, není to však pravidlem a týká se to jen některých traitů. Nicméně autoři se shodují, že traity umožňují vysvětlení části variability v abundancích rostlin (Reader 1998) a například

reprodukční strategie a velikost semen mohou být dobrými prediktory pro abundance (Austrheim et al. 2005). Delší doba studia tohoto vztahu u rostlin je výhodou, neboť výzkumy na sebe navazují a jejich autoři využívají již nabyté poznatky. Dnes je proto už známo, že vyšších abundancí dosahují například rostliny s vyšším poměrem mezi hmotností v sušině kořenového systému a nadzemní části rostliny, rostliny které mají více mykorrhizních hub a menší hmotnost prýtu (studováno na 19-ti kanadských rostlinách, Reader 1998), početnější druhy také dorůstají větších výšek a mají větší listovou plochu (ve studii dřevin v Kalifornských pobřežních horách; Cornwell & Ackerly 2010). Ještě dříve byl studován vztah mezi početností a velikostí semen, který zprvu vyšel pozitivní (studie stepních rostlin; Rabinowitz 1978; Rabinowitz & Rapp 1981), nicméně později publikoval Rees (1995) studii, ve které mu vyšel vztah silně negativní (studovány byly pískomilné rostliny). Dalším korelátem pro abundance je dlouhověkost rostlin, pozitivní vztah prokázali Eriksson & Jakobsson (1998). Tento pozitivní vztah ale může být dán čistě statisticky, neboť při stejné rychlosti reprodukce by organismy s vyšší dlouhověkostí měly dosahovat i vyšších abundancí.

1.2.2 Vztah abundance s ekologickými vlastnostmi živočichů

1.2.2.1 Vztah abundance s tělesnou hmotností živočichů

Zatímco u rostlin jsou tyto vztahy poměrně dlouho zkoumané, u živočichů tomu tak není. Přesto je zde však jedna výjimka. Tou je vztah početností a tělesné hmotnosti. Tělesná hmotnost („*body mass*“) popisuje průměrnou váhu jedince každého druhu. Je to jednou z nejdůležitějších vlastností všech organismů a zároveň souvisí i s mnoha jejich jinými ekologickými vlastnostmi (White et al. 2007), například s morfologickými rysy druhů (Blackburn et al. 1996) a je silným determinantem právě pro početnosti, neboť úzce souvisí s metabolismem, a tedy využíváním zdrojů (Blackburn et al. 1996). Velikost těla byla tak podrobně zkoumána pravděpodobně i kvůli tomu, že je to velmi snadno měřitelná veličina z různých charakteristik druhů. Jako jeden z prvních studujících toto téma byl v roce 1981 John Damuth, jemuž vyšel negativní vztah velikosti těla a lokální početnosti u savců a předpověděl obecnou platnost tohoto vztahu.

Jelikož je tento vztah důležitý k lepšímu poznání dynamiky a struktur ekologických společenstev, je jeho pochopení pro vědce – ekology velmi důležité, a tak byl intenzivně studován (White et al. 2007). Jelikož výsledek vztahu početnost – tělesná hmotnost velmi často vycházel jako silně negativní lineární vztah u logaritmovaných proměnných, byl

dlouhou dobu považován za vyřešený. Při dalších studiích se však ukázalo, že výsledek tohoto vztahu tak jednoznačný není a hodně záleží na způsobu měření abundancí. Sklon přímky více či méně kolísá, nicméně celkový charakter vztahu zůstává i nadále negativní (Blackburn & Gaston 1996; White et al. 2007). Tato silná a stabilní korelace tělesné hmotnosti s abundancemi však nutně neznamená, že vysvětluje velkou část variability v abundancích. Ta může být dána i jinými faktory, korelovanými s tělesnou hmotností, přestože samotná tělesná hmotnost početnosti přímo neovlivňovat nemusí (Blackburn et al. 1996).

1.2.2.2 *Vztah abundance se specializací živočichů*

1.2.2.2.1 Co je to specializace?

Míra specializace odráží šířku niky druhů, podle níž můžeme druhy rozdělit na generalisty a specialisty. Generalisté jsou ti, jejichž nika je široká a nemají problém žít v různých typech habitatů, jsou všežravé a podobně. Naopak specialisté, organismy s úzkým rozsahem své niky (stenoekní), jsou ty, které mají výskyt omezený pouze na určité, pro ně vhodné, habitaty, či nějakou konkrétní potravu (Pocheville 2015). Mezi těmito dvěma extrémy existuje plynulý přechod, existují tedy druhy různě specializované (příčemž ten nejméně specializovaný je generalistou) (Kotze et al. 2003).

Existují dva koncepty niky: *Eltoniánská* a *Grinnelliánská* nika (Devictor et al. 2010). Dle Eltona (1927) je nika dána prostředím a pozicí, kterou v něm daný druh využívá, zatímco dle Grinnella (1917) je určena různorodostí využívaných zdrojů. Na koncept Grinnella později navazuje novým konceptem niky Hutchinson (1957 ex Slatyer et al. 2013). Jeho koncept je spíše matematický a niku popisuje jako mnohorozměrný prostor o n dimenzích, kde za n může být dosazen jakýkoli biotický i abiotický faktor. Mimo habitat a potravu můžeme dosadit například klima, sluneční záření, vlhkost nebo jiné další faktory. Takový popis niky je nesmírně komplexní a určení specializace na jejím základě je velmi obtížné, či spíše nemožné. Proto je nutné přístup ke specializacím zjednodušit – nejčastěji je specializace počítána na základě jedné dimenze – obvykle dle míry využívání různých habitatů nebo typů potravy (specializace habitatová a potravní). Navzdory tomuto zjednodušení může být habitatová specializace poměrně přesná, protože habitat sám o sobě mnohé vypovídá i o ostatních zdrojích (možnost úkrytů před predátory, pestrost potravy, typ klimatu) (Devictor et al. 2010).

1.2.2.2 Vztah s abundancemi

Pro tento vztah bylo vytvořeno několik modelů, které předpovídaly pozitivní charakter vztahu abundancí a šířky niky druhů (Sugihara 1980; Kolasa 1989; Tokeshi 1990). V některých pracích jsou však vyjádřeny pochybnosti o charakteru a dokonce i existenci tohoto vztahu (Hanski et al. 1993; Gaston et al. 1997; Päävinen et al. 2005). Publikovány byly jak studie prokazující pozitivní vztah mezi lokální densitou a šířkou niky (Hanski & Koskela 1978; Ford 1990; Heino 2005), tak ale i studie, ve kterých žádný prokazatelný vztah nevyšel (Seagle & McCracken 1986; Robey Jr. et al. 1987; Hughes 2000), nebo měl dokonce charakter negativní (Rogovin et al. 1991; Shenbrot et al. 1991; Shenbrot 1992). Ten může nastat u druhů specializovaných na vzácné habitaty (tzn., pokud se habitat, ve kterém je početnost měřena, výrazně liší od běžných habitatů v okolí)(Gaston & Lawton 1990).

1.2.2.3 Ostatní ekologické vlastnosti

Mimo tělesnou hmotnost a šířku niky není vztah ekologických vlastností s početnostmi příliš probádán – pár studií se vztahuje k okupancím nebo vzácnosti, nikoli však přímo k abundancím. Například Hurlbert & White (2007) objevili pozitivní vztah mezi „*range occupancy*“ (okupancemi v rámci areálů jednotlivých druhů, vyjadřují poměr obsazených transektů k počtu transektů spadající do geografického rozšíření druhu; Hurlbert & White 2005) a průměrnou lokální početností, negativní vztah mezi „*range occupancy*“ a pozicí niky („*niche position*“, odlišnost/vzdálenost nároků druhu na prostředí od průměrného prostředí ve studovaném areálu, malou vzdálenost mají druhy, jejichž nároky na prostředí odpovídají právě zkoumanému prostředí; Dolédec et al. 2000; Gregory & Gaston 2000) a pozitivní vztah mezi „*range occupancy*“ a prostorovou agregací, která podle autorů naznačuje míru specializace druhů („*spatial aggregation*“; druhy více agregované by měly být specializovanější, zatímco druhy rovnoměrně rozložené by měly být spíše generalisté).

Brown (1984) ve svém článku konstatuje, že v rámci areálu druhů je každý na nějakých místech či habitatech hojný, zatímco na ostatních místech je málo početný či úplně chybí. Očekává, že je za tím nějaká patrnost, který se ale zatím nedaří plně odhalit. Avšak Gaston (2011) je k tomu po desítkách let bádání spíše skeptický, potvrzuje, že většina ekologů věří, že odlišnosti v ekologických vlastnostech mezi druhy nějakým způsobem abundance ovlivňují, sám se ale domnívá, že studia tohoto vztahu jsou spíše neúspěšná, případně významné vztahy vysvětlují pouze velmi malé procento variability v abundancích. Nejvíce se proto vědci přiklání k tomu, že jsou abundance dané především rozložením a kvalitou

habitátů – ty totiž vysvětlují velkou část variability v abundancích (Cornwell & Ackerly 2010).

Zda existuje prostorová patnost v početnostech i při jejich kontrolování množstvím habitatu a jak souvisí s ekologickými vlastnostmi organismů, se však dosud neví. Pro otestování vlivu traitů bez ohledu na habitat zde proto pracuji s „relativními densitami“, které jsou právě habitatem kontrolované. Vyjadřují densitu každého druhu v habitatech pro něj vhodných (dále viz *Metodika*). S touto charakteristikou abundancí patrně zatím nikdo nepracoval (respektive, pojem „*relative density / relative abundance*“ se v literatuře vyskytuje, nikdy ale nevyjadřuje totožnou informaci jako v mém případě; vyjadřují početnosti po korekci různé detektability druhů - Jarvinen 1978; početnosti po korekci vynaloženým úsilím odchyty - Mills et al. 1991; procento obsazených ploch - Reader 1998 a Utrera et al. 2000; či početnosti pouze na konkrétně ohraničené lokalitě - Cornwell & Ackerly 2010), je tedy zajímavé se na vztah ve variabilitě relativních densit a ekologických vlastností druhů podívat.

1.3 Variabilita abundancí v jednom konkrétním habitatu

Navzdory obecnému přesvědčení, že variabilita v abundancích je dána především habitatem (Cornwell & Ackerly 2010), je zdokumentována prostorová patnost v rozložení abundancí i na velmi malém měřítku, v rámci jednoho habitatu (Ricklefs 2013). Autor popisuje nerovnoměrnost v osídlení prostoru (zde jednoho typu habitatu) druhem a v něm zejíící mezery ve výskytech, přestože jde o habitat pro daný druh vhodný. Ricklefs nabízí čtyři potenciální vysvětlení pro tento fenomén a sice (i) mezidruhovou kompetici, (ii) populační dynamiku, (iii) schopnost čelit parazitům a patogenním nákazám nebo (iv) fragmentací lesa u druhů citlivých na velikost plochy.

Jedná se o ještě detailnější pohled na variabilitu v početnostech, a to na velmi malém měřítku v rámci jednoho habitatu, který ukáže, jestli se rozložení početností ptáků v jednom habitatu liší od rozložení jejich početností v prostoru a zda patnosti v početnostech ptáků v habitatu vykazují jiný vztah s ekologickými vlastnostmi ptáků. Také zda míra specializace měřená v rámci jednoho habitatu koreluje s habitatovou specializací měřenou v celém prostoru.

V této práci publikuji také předběžnou analýzu heterogenity prostředí a abundancí ptáků, respektive druhové bohatosti lužních lesů České a Slovenské republiky, ve kterých jsem v letech 2015-2017 sbíral data o početnostech ptáků.

1.4 Ptáci jako předmět zájmu

Pro zkoumání těchto vztahů byli jako cílová skupina vybráni ptáci, a to z několika důvodů. Jednak je to všudypřítomná a velmi hojná skupina poskytující mnoho dat, která je zároveň i velmi oblíbená, a tak se o ni zajímá mnoho lidí – nejen z řad profesionálních ale často i amatérských ornitologů. Díky takovému zájmu máme k dispozici mnoho rozsáhlých databází o početnostech a výskytech ptáků (je to nejlépe prozkoumaná třída organismů) (Newbold et al. 2013). K této studii je právě jedna z takových databází využita – pracuji zde s databází Jednotného programu sčítání ptáků (JPSP) od České společnosti ornitologické (ČSO).

1.5 Cíle práce

Cílem této práce je hledání souvislostí ve vztahu různých charakteristik početností a ekologickými znaky, potažmo specializacemi jednotlivých ptačích druhů České republiky. Jednak jsou k tomu využita data z Jednotného programu sčítání ptáků vedeném pod ČSO, jednak vlastní nasbíraná data z lužních lesů České a Slovenské republiky.

Konkrétně jde tedy o otázky, zda jsou (i) početnost a její prostorové patrnosti u ptáků ovlivňovány ekologickými vlastnostmi ptáků, (ii) jak koreluje míra habitatové specializace s početností ptáků jednak v geografickém prostoru, a jednak v ekologickém prostoru (uvnitř habitatu), jestli a jak (iii) struktura biotopu ovlivňuje celkovou početnost a diverzitu ptačích společenstev.

2 Metodika

2.1 Část I: databáze jednotného programu sčítání ptáků

K odhadu prostorové variability v početnosti ptáků jsem použil data z českého Jednotného programu sčítání ptáků (dále JPSP), který od roku 1982 zajišťuje Česká společnost ornitologická (dále ČSO). JPSP je rozsáhlý monitorovací program, jehož chod je založený na činnosti dobrovolníků – zkušených ornitologů, schopných rozpoznávat ptačí druhy na základě akustického či vizuálního kontaktu.

Ptáci jsou sčítáni standardizovanou sčítací metodou – sčítací stanoviště sestává z transektu o 20-ti bodech rozmístěných v 300-500m intervalech. Na každém bodě vykonává sčítatel během hnízdní sezony dvě kontroly, jednu na jejím začátku (polovina dubna až polovina května), druhou na jejím konci (půle května – půle června). Jsou tedy zachyceny maximální početnosti jednak brzy hnízdicích ptáků (*Picus viridis*, *Sturnus vulgaris*), jednak později hnízdicích ptáků (*Hippolais icterina*, *Oriolus oriolus*, *Streptopelia turtur*). Čas strávený na sčítacím bodě je 5 minut.

Při analyzování dat jsem vždy počítal s maximální zjištěnou abundancí v daném roce na daném bodě. Data o početnostech ptáků jsou doplněna i o popis základních typů habitatů v okolí každého bodu (poměrové zastoupení jehličnatých, listnatých a smíšených lesů, křovin, luk, polí, skalnatých a vodních stanovišť, suburbánních a urbánních habitatů) – který umožňuje podrobnější analýzu.

Pro tuto analýzu jsem vybral data z roku 2009, a sice pro největší počet posčítaných záznamů (129 transektů, celkem 2580 bodů) Z analýz jsem vyloučil druhy s nízkým počtem záznamů (tj. nízkou okupací), arbitrárně jsem tuto hranici stanovil na alespoň 50-ti výskytech.

2.1.1 Charakteristiky abundancí

V této práci pracuji se šesti charakteristikami abundancí. Jsou to jednak celkové density a jednak variabilita v lokálních densitách. Obě z těchto charakteristik jsou počítané jak z absolutních hodnot, tak i z relativních hodnot nasbíraných dat (tzn. density přepočítané na plochu vhodného habitatu pro ten který druh) (tab. 1). Zbylé dvě charakteristiky jsou okupance, udávající počet obsazených transektů, a saturace, které vyjadřují nasycení vhodného prostředí pro druh právě tím druhem.

Tabulka 1: Přehledná tabulka druhů densit použitých v této práci. Jsou to absolutní density, variabilita v absolutních densitách, relativní density a variabilita v relativních densitách.

hodnoty \ density	celkové density	CV densit
absolutní	absolutní density	absolutní CV
relativní	relativní density	relativní CV

2.1.1.1 Densita

Je celková abundance (celkový počet jedinců každého druhu na všech transektech dohromady) každého druhu přepočítaná na plochu. Plocha byla spočítána jako počet transektů (129) * počet bodů na transektech (20) * poloměr bodu (50m) ² * π. Výsledná plocha je 2026 ha.

2.1.1.2 Variabilita v lokálních densitách

Pro určení míry variability v lokálních početnostech jsem zvolil variační koeficient (CV):

$$CV_x = \frac{sd_x}{\bar{x}}$$

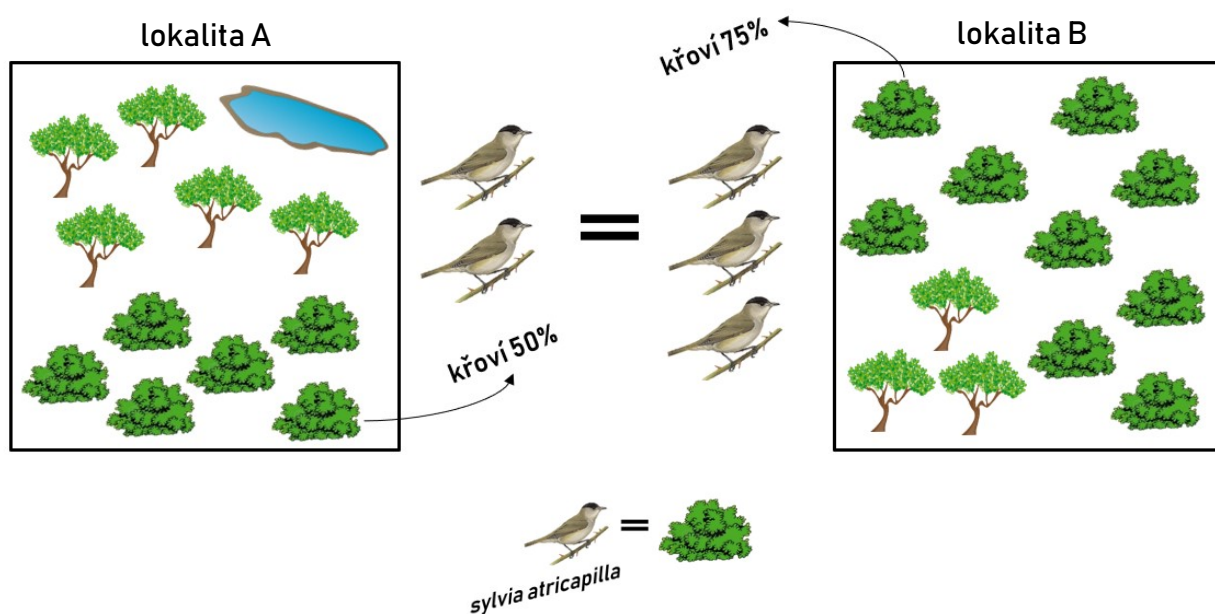
kde sd_x je směrodatná odchylka a \bar{x} je aritmetický průměr všech hodnot početností na transektu pro jeden druh. Abych předešel ovlivnění výsledku různými počty záznamů mezi druhy (každý druh má rozdílný počet záznamů v rozmezí od 50 do 129), CV jsem spočítal za použití randomizace. Z dat JPSP tak bylo pro každý druh náhodně vybráno 30 hodnot pro početnost na transektu a následně z těchto hodnot spočítán variační koeficient. Výsledný CV je aritmetickým průměrem stokrát takto spočítaných koeficientů. Korelační koeficient randomizovaných a nerandomizovaných dat je $r=0,988$.

2.1.1.3 Okupance

Okupance udává, na kolika transektech z celkových 129 se druh vyskytuje.

2.1.1.4 Relativní densita

Relativní densita je další charakteristikou početností druhů. Účelem této veličiny je kontrola druhové abundance habitatem pro ten který druh. Jedná se tedy o druhové density uvnitř přirozených habitatů daných druhů. Pro každý druh jsem spočítal jeho abundanci na transektu, pouze však z těch bodů, kde měl alespoň 1% vhodného habitatu. Z toho vyšel počet jedinců daného druhu v místech, kde se vyskytuje jeho přirozené prostředí. Následně jsem spočítal celkovou plochu vhodného habitatu pro daný druh na celém transektu (tzn. součet plochy z 20-ti bodů). Vydělením těchto dvou veličin jsem získal relativní density (obr. 1). Habitatové preference jednotlivých druhů jsem určil podle informací o vhodných habitatech dle Storchová & Hořák (2018).



Obrázek 1: Schéma počítání relativních densit, vlevo lokalita A, vpravo lokalita B. Na lokalitě A jsou dvě pěnice, její přirozený habitat – křoví – je na 50% plochy. Na lokalitě B jsou pěnice tři, jelikož je zde ale křoví na 75% plochy, je jejich relativní densita na obou lokalitách stejná – v případě lokality plné křoví jsou to 4 pěnice na lokalitu.

Jelikož se kategorie habitatů v Storchová a Hořák (2018) a databázi JPSP liší, bylo nutné některé kategorie sloučit. Pracuji zde tedy se sedmi habitaty – viz tabulka 2.

Z těchto relativních densit byly také spočítány variační koeficienty, stejně jako u absolutních početností (viz výše).

Tabulka 2: kategorie habitatů a jejich případné sloučení

kategorie dle Storchová & Hořák 2018	kategorie JPSP	název jednotné kategorie
deciduous	deciduous	listané lesy
coniferous	coniferous	jehličnaté lesy
coniferous \wedge deciduous	mixed	smíšené lesy
shrubs	bushes	křoví
rocks		
savanna	meadow	
tundra	field	otevřená krajina
grasslands	alpine	
mountains	rocks	
deserts		
reeds		
swamps	wateres	vodní habitaty
freshwaters	marshes	
marine habitats		
human settlements	suburban	urbánní habitaty
	urban	

*smíšené lesy jsou ve Storchová & Hořák 2018 u těch druhů, které mají jako vhodný habitat označený jak listnatý, tak i jehličnatý les. Ještě zde byla kategorie woodlands – tyto druh byly rozděleny buď do kategorie otevřená krajina nebo jeden z typů lesů dle odborného názoru školitele.

2.1.2 Prediktory

Jako koreláty k abundancím jsem vybral PCA morfologických traitů, PCA reprodukčních traitů alias slow-fast kontinuum, habitatový specializační index, potravní specializační index, saturaci prostředí daným druhem, velikost areálu, závislost na lese a typ hnízda.

2.1.2.1 PCA

Analýza hlavních komponent (PCA) umožňuje specifikovat dominantní patrnosti z více proměnných (Wold et al. 1987), v mém případě těch, které nesou informace o vlastnostech jednotlivých druhů. Jednou jsem analýzu počítal pro ekologické vlastnosti týkající se morfologie, jednou pro vlastnosti týkající se reprodukce (slow – fast continuum PCA). PCA morfologických vlastností se skládá konkrétně z délky těla, délky křídla, délky ocasu, délky zobáku a délky tarsu (průměry naměřených hodnot u obou pohlaví). PCA slow-fast kontinua sestává z velikosti snůšky, počtu páření v roce, váhy vejce a tělesné hmotnosti (Saether 1987). Data o ekologických znacích jsou z databáze Storchová & Hořák (2018).

2.1.2.2 Specializační index SSI

Jednou z metrik udávajících míru specializace daného druhu je specializační index neboli SSI („*species specilasiation index*“; Julliard et al. 2006):

$$SSI = \left(\frac{H}{h} - 1 \right)$$

který je počítán na základě poměru počtu pro druh dostupných habitatů (H) a počtu habitatů, ve kterých se druh skutečně vyskytuje (h) (počtu možných potravních zaměření a počtu jich skutečně využívaných, respektive).

Vzhledem k tomu, že zde pracuji i s abundancemi, je výhodou specializačních indexů, že nejsou počítány právě na základě abundancí. Přestože existuje korelace mezi okupancemi a početnostmi, jsou specializační indexy pro moji analýzu nejvhodnější.

Specializační indexy jsem pro tuto analýzu spočítal dva. Habitatový specializační index (habitat SSI) pro habitatovou specializaci a potravní specializační index (diet SSI) pro potravní specializaci. Habitatový SSI jsem počítal z celkových 15-ti možných habitatů (na rozdíl od sedmi kategorií pro počítání relativních densit, kde jsem vycházel z kategorií JPSP), potravní SSI z 9-ti možných potravních kategorií (data o habitatech a potravních zaměřeních jsou z databáze Storchová & Hořák 2018; tab. 3)

Tabulka 3: habitatové a potravní kategorie ze kterých byly počítány

kategorie habitatů	kategorie potravních zaměření
jehličnatý les	listí
listnatý les	plody
woodland	zrní
křoví	hmyz
savana	ostatní bezobratlí
tundra	ryby
grassland	ostatní obratlovci
rákos	mršiny
horské louky	všežravost
bažiny/močály	
poušť	
sladkovodní	
slanovodní (mořské)	
skály	
lidská obydlí	

2.1.2.3 Míra závislosti na lese

Tato proměnná je kategoriální a udává míru závislosti druhu na přítomnosti lesa. Nabývá čtyř hodnot (v závorce počet zastoupení v této analýze): nezávislý (6), mírně závislý (19), středně závislý (18) a velmi závislý (4). Údaje jsou z databáze *birdlife 2004*.

2.1.2.4 Typ hnízda

Typ hnízda je klasifikován podle databáze Storchová & Hořák (2018). Tato proměnná má pět kategorií a uvádí typ hnízda pro každý druh. Kategoriemi jsou: G (ground) – hnízdo přímo na zemi, H (hole) – hnízdo v dutinách a ve štěrbinách nejen ve stromech, nory v zemi. OA (open arboreal) – miskovité hnízdo ve stromech, křoví. CA (closed arboreal) – uzavřené hnízdo. GC (ground close) – hnízda v blízkosti země, obklopené vegetací nebo v ní schované, nikdy však neleží přímo na zemi. Jelikož jsou dvě kategorie zastoupeny pouze minimálním počtem druhů, byly sloučeny (viz tab. 4).

Tabulka 4: Kategorie typů hnízd, jejich zkratka, početní zastoupení a případně sloučení s jinou kategorií.

český název (<i>anglický</i>)	zkratka	n	úprava
hnízda na zemi (<i>ground</i>)	G	1	spojena s GC
hnízda blízko zemi (<i>ground close</i>)	GC	5	
otevřená lesní (<i>open arboreal</i>)	OA	19	
uzavřená lesní (<i>closed arboreal</i>)	CA	2	spojena s OA
dutinová hnízda (<i>hole</i>)	H	20	

2.1.2.5 Druhovú saturace prostředí (*relativní saturace*)

Relativní saturace druhů uvádí nasycenost konkrétního prostředí druhem, pro něhož je dané prostředí přirozené. Například: pro pěnici hnědokřídrou je přirozeným habitatem křoví a otevřená krajina – záznamy mám k dispozici ze 100 sčítacích bodů, přičemž je otevřená krajina nebo křoví pouze na 50 z nich. A pouze na 20ti bodech z 50ti, kde se nachází pro ni vhodný habitat, je skutečně přítomná. To znamená, že saturace druhu *Sylvia communis* je 40%. Tyto saturace je možné vypočítat díky vegetačním datům z databáze JPSP a atlasovým datům EBBC o vhodných habitatech pro jednotlivé druhy. Oproti okupancím je saturace počítána přes všechny body (okupance jsou počítány přes transekty, každý z nich sestává z 20-ti bodů), je to tedy detailnější metrika, navíc kontrolovaná habitatem.

2.1.2.6 Velikost areálu

Data o velikosti areálu jsou vzata z databáze *birdlife 2004* a jedná se o velikost hnízdního areálu v km².

2.2 Část II: lužní lesy

Lužní les byl pro terénní část práce vybrán z důvodu poměrně snadného vymezení habitatu, a především kvůli jeho druhové bohatosti a dobrému rozvrstvení vegetačních pater. K získávání dat o abundancích ptáků v lužních lesích jsme využívali bodovou sčítací metodu. Na každém bodě probíhalo sčítání po dobu 5-ti minut, z devíti bodů sestávala plocha o přibližné rozloze 1 km² (dále jen „čtverec“) a dle rozlohy daného lužního lesa do něj bylo umístěno odpovídající množství čtverců. Na každém bodě byly provedeny tři kontroly v jednom roce – na počátku, uprostřed a ke konci hnízdního období (konec dubna, střed května a začátek až střed června), k jejich přesné lokalizaci byla používána GPS Garmin GPSMAP 64st PRO spolu s mobilní aplikací Mapy.cz.

2.2.1 Lokality

Vzhledem k omezenému rozšíření lužních lesů po České republice jsem musel zahrnout i menší fragmenty lesů, do kterých bylo možné rozmístit alespoň jednu devítici bodů, následně jsem ještě přidal lokality na Slovensku. Sčítané lokality tedy jsou (v závorce počet čtverců na dané lokalitě): PR Úpor – Černínovsko (2), NPR Libický luh (2), CHKO Litovelské Pomoraví (5), oblast mezi Moravou a Dyjí u jejich soutoku (10), PR Niva Dyje (2), CHKO Dunajské luhy (6). Mapy lokalit viz přílohy IV-VII. PR Úpor a NPR Libický luh byly pilotní lokality, kde ještě nebyla úplně standardizovaná metodika, a tak s těmito daty nebylo v analýzách počítáno. Z toho důvodu se zde těmto lokalitám nebudu věnovat.

2.2.1.1 Litovelské Pomoraví

Litovelské Pomoraví je od roku 1990 chráněnou krajinnou oblastí z důvodu ochrany přirozených meandrů řeky Moravy a na ně vázaným lužním lesem (<http://litovelskepomoravi.ochranaprirody.cz/>). Rozloha celého CHKO je 96 km², nicméně samotný lužní les pokrývá podstatně menší plochu.

2.2.1.2 Soutok

Lužní les na soutoku řek Moravy a Dyje nemá žádný ochranný stupeň a obsahuje dvě maloplošná chráněná území (NPR Raňšpurk a NPR Cahnov), celý les je oplocen a funguje jako obora.

2.2.1.3 Niva Dyje

Přírodní park začínající na hranici města Břeclav poskytuje překvapivě pěkný lužní les. Rozlohou nejmenší z našich lokalit, nicméně kvalitou nikterak za ostatními nezaostávající, má rozlohu přibližně 1300 km² (<http://prirodniparky.hys.cz/niva-dyje/>).

2.2.1.4 Dunajské luhy

Oblast rozprostírající se v Podunajské nížině je mladou chráněnou krajinnou oblastí, vyhlášenou v roce 1998. Nachází se zde hustá síť slepých ramen a tůní Dunaje. Rozloha celého území je 123 km² z čehož velkou část zaujímají vodní či nezalesněné (často vykácené) plochy (<http://chkodunajskeluhys.sopsr.sk/>).

2.2.2 Čtverce

Celkový počet posčítaných čtverců činí 27. Data z první sezony (jaro 2015), z Neratovic a Libického luhu, nebyla použita. Byl to pilotní rok a metodika se do následující sezony upravovala, zde byly provedeny pouze dvě kontroly v sezoně, což není dostačující a zároveň nebyly pořízeny vegetační fotografie. Pro analýzy mi tedy zůstalo 24 čtverců. Čtverce byly umístěny co nejdále od okraje lesa, jak jen to jeho velikost dovozovala, aby bylo sčítání co nejméně ovlivněné druhy žijícími v ekotonu či v sousedním habitatu.

2.2.3 Body

Devítice bodů byla rozmístěna rovnoměrně po čtverci. Podmínkou bylo dodržení minimální vzdálenosti 200 metrů mezi jednotlivými body, aby nedocházelo k chybnému (dvojímu) zaznamenání jednoho jedince na obou sousedních bodech (Gibbons & Gregory 2006). Po příchodu na sčítací bod byly uloženy přesné souřadnice do GPS. Mezitím uplynula přibližně minuta, doporučovaná k uklidnění ptáků vyrušených příchodem (Gibbons & Gregory 2006). Následně jsme pomocí stopek odměřili 5 minut, po které jsme zaznamenávali veškeré slyšené i viděné jedince v okruhu padesáti metrů (dalekohled Vortex Diamondback

10x42). Jedince jsme zařazovali do distančních kategorií (tvořeny radiálními pásy po 10-ti metrech), ke kalibraci odhadu vzdáleností pro zařazování jedinců do distančních kategorií jsme používali dálkoměr Nikon Aculon AL11. Na každém sčítacím bodě byla navíc zaznamenávána širokoúhlými fotografiemi vegetace v jeho okolí (fotoaparátu Canon 70D a objektivu Canon EF-S 10-22mm f/3.5-4.5 USM).

2.3 Analýza dat

Data jsem zpracoval v programu R (verze 3.4.3), za použití balíčků ggplot2, MuMIn, Stats a Vegan.

2.3.1 JPSP

Pro test vztahu abundančních charakteristik a ekologických vlastností jsem použil zobecněný lineární model (GLM, z důvodu nedodržení normality v datech) a zpětný výběr pro získání signifikantních prediktorů. Jako korekce chybného rozložení byla pro abundance použita quasipoisson distribuce, pro variační koeficienty gamma distribuce a pro okupance poissonovské rozložení.

2.3.2 Lužní lesy

Pro tyto analýzy byl vybrán model GLS. Heterogenitu prostředí uvnitř lužního lesa vyjadřuje Shannon – Weaver index, který jsem spočítal pomocí funkce „diversity“ v programu R, package Vegan v2.4-2. Počítána je ze zastoupení výše popsáných kategorií ve čtverci. Jako korekce byla pro vztah heterogenity s celkovým počtem jedinců pomocí funkce „model.sel“ vybrána gausovská autokorelace, pro vztah s druhovou bohatostí ve čtvercích poměrová autokorelace a pro vztah s průměrným počtem jedinců na druh také poměrová autokorelace.

3 Výsledky

3.1 JPSP

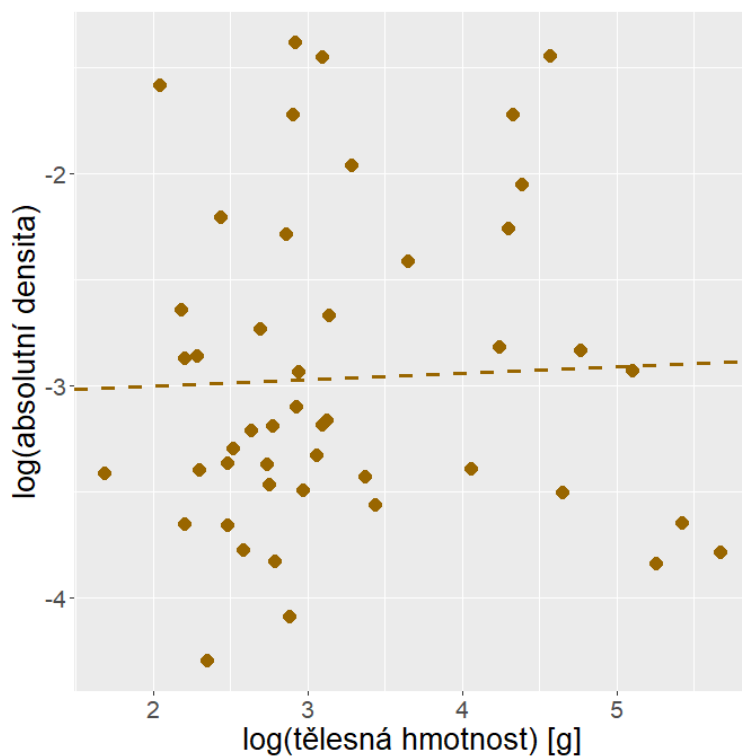
V analytické část práce s daty o početnostech českých ptáků z databáze Jednotného programu sčítání ptáků a jejich porovnání s údaji o ekologických vlastnostech ptáků (Storchová & Hořák 2018), jsem se zabýval vztahem absolutních densit a tělesné hmotnosti, vztahem densit, variability v lokálních densitách a okupancí s druhově specifickými ekologickými vlastnostmi ptáků a vztahem absolutních densit se saturací přirozeného prostředí druhů. Počet druhů vstupující do všech testů nabývá $n=47$, tabulka s hodnotami pro jednotlivé druhy je k nahlédnutí v přílohách (viz příloha II-III).

3.1.1 Vztah absolutní denisty a tělesné hmotnosti:

Nejprve jsem na datech JPSP testoval vztah mezi hmotností těla a celkovou densitou. Alternativní hypotéza pro tento vztah říká, že absolutní densita s rostoucí tělesnou hmotností klesá. K otestování tohoto vztahu jsem použil lineární model s logaritmovanými proměnnými: $lm(\log(abs.dens) \sim \log(body.mass))$. Můj výsledek se s obecným předpokladem tohoto vztahu neshoduje, lineární model ukazuje nesignifikantní, velmi slabě pozitivní vztah s p-hodnotou $p=0.793$ (SE = 0.113, F = 0.07, viz tab. 5). Dále je uvedený graf k tomuto modelu (obr. 2)

Tabulka 5: Přehledová tabulka lineárního modelu $lm(\log(abs.dens) \sim \log(body.mass))$. Ukazuje neprůkaznost výsledku ($p=0.793$) při velmi slabém pozitivním sklonu přímky 0.03.

<i>tělesná hmotnost</i>	estimate	SE	t hodnota	Pr(> t)
intercept	-3.063	0.386	-7.943	<0.001
log(tělesná hmotnost)	0.030	0.113	0.264	0.793

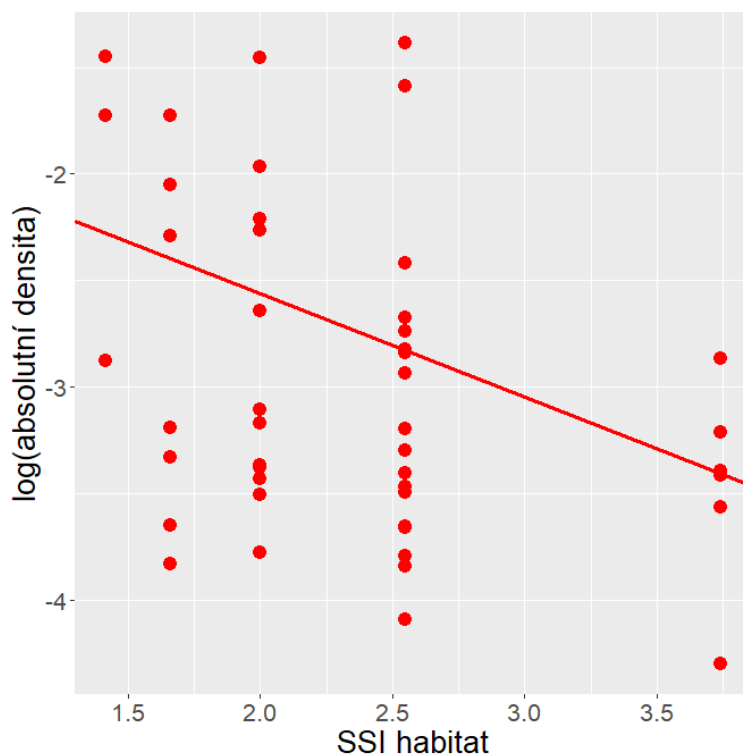


Obrázek 2: Graf k lineárnímu modelu $lm(\log(abs.dens) \sim \log(body.mass))$, na ose x je logaritmovaná proměnná tělesná hmotnost (v gramech), na ose y logaritmovaná proměnná absolutní densita, $p=0.793$, $n=47$. V grafu je přerušovanou čarou vyznačená přímka závislosti.

3.1.2 GLM: vztah abundančních charakteristik s ekologickými vlastnostmi ptáků

Další částí analýzy dat JPSP bylo pět zobecněných lineárních modelů (GLM) pro pět různých charakteristik početností ve vztahu s ekologickými vlastnostmi druhů (absolutní densita, variabilita v absolutních densitách, relativní densita, variabilita v relativních densitách, okupance).

Ve vztahu absolutních densit s ekologickými vlastnostmi (míra habitatové specializace, míra potravní specializace, PCA morfologických traitů, PCA slow-fast kontinua, závislost na lese, typ hnízda, velikost areálu) byla zpětnou eliminací nejméně průkazných prediktorů vyřazena většina prediktorů, jako jediný signifikantní zbyla habitatová specializace s hodnotou $p = 0,022$. Míra habitatové specializace vysvětluje 14% variability v absolutních densitách, $SE = 0.216$, $t=-2.372$. Průsečík přímky je 1,5 její sklon $-0,51$. Jako korekce nenormálního rozložení dat byla zvolena *family quasipoisson*. Graf k tomuto modelu je na obrázku 3.



Obrázek 3: Graf ke zobecněnému lineárnímu modelu $lm(\log(abs.dens) \sim SSI.hbaitat)$, na ose x je habitatová specializace, na ose y logaritmovaná proměnná absolutní densita, $p=0.022$, $R^2=0.14$, $n=47$. V grafu je čarou vyznačená přímka závislosti.

Ve vztahu variability v absolutních densitách s ekologickými vlastnostmi (míra habitatové specializace, míra potravní specializace, PCA morfologických traitů, PCA slow-fast kontinua, závislost na lese, typ hnízda, velikost areálu) neexistuje v mých datech žádná prokazatelná závislost, a to ani po zjednodušení modelu zpětnou eliminací prediktorů na základě statistické průkaznosti. Jako korekce nenormálního rozložení dat byla zvolena *family gamma*. Variabilita v absolutních densitách byla počítána jako variační koeficient hodnot absolutních densit jednotlivých transektů a k jeho spočtení byla použita randomizace kvůli eliminaci potenciální chyby v důsledku rozdílného počtu záznamů pro jednotlivé druhy (100x náhodně vybráno 30 hodnot densit, ze sta vypočítaných koeficientů byl následně vypočítán aritmetický průměr). Plný model a jeho výsledky jsou v tabulce 6.

Vztah relativních densit s ekologickými vlastnostmi (míra habitatové specializace, míra potravní specializace, PCA morfologických traitů, PCA slow-fast kontinua, závislost na lese, typ hnízda, velikost areálu) neukazuje žádnou statisticky prokazatelnou závislost, a to ani po zjednodušení modelu zpětnou eliminací prediktorů na základě statistické průkaznosti. Jako korekce nenormálního rozložení dat byla zvolena *family quasipoisson*. Plný model a jeho výsledky jsou v tabulce 7.

Výsledky

Tabulka 6: Přehledová tabulka zobecněného lineárního modelu $glm(abs.CV) \sim SSI.habitat+SSI.diet+PCA.sf+PCA.morph+range+forest.dep+nest.type$, $family=gamma$) ukazuje neprůkaznost prediktorů tohoto modelu, $n=47$.

<i>CV abs.</i>	Df	SD	reziduální Df	reziduální SD	Pr(>Chi)
SSI habitat	1	0.051	45	2.744	0.364
SSI potrava	1	0.001	44	2.743	0.906
PCA slow-fast	1	0.058	43	2.685	0.331
PCA morfologie	1	0.120	42	2.565	0.162
velikost areálu	1	0.001	41	2.564	0.898
závislost na lese	3	0.070	38	2.494	0.767
typ hnízda	2	0.037	36	2.457	0.742

Tabulka 7: Přehledová tabulka zobecněného lineárního modelu $glm(rel.dens \sim SSI.habitat+SSI.diet+PCA.sf+PCA.morph+range+forest.dep+nest.type$, $family=quasipoisson$) ukazuje neprůkaznost prediktorů tohoto modelu, $n=47$.

<i>relativní densita</i>	Df	SD	reziduální Df	reziduální SD	Pr(>Chi)
SSI habitat	1	0.013	45	37.42	0.917
SSI potrava	1	0.009	44	37.41	0.928
PCA slow-fast	1	0.416	43	36.99	0.550
PCA morfologie	1	0.148	42	36.84	0.721
velikost areálu	1	0.586	41	36.26	0.478
závislost na lese	3	2.867	38	33.39	0.481
typ hnízda	2	1.489	36	31.90	0.527

Podobně jako jsem počítal variabilitu v lokálních absolutních densitách, spočítal jsem i variabilitu v lokálních relativních densitách, se stejným způsobem randomizace, tedy 100x náhodný výběr 30 hodnot densit, ze sta vypočítaných koeficientů jsem následně vypočítal aritmetický průměr. Ve vztahu variability v relativních densitách s ekologickými vlastnostmi (míra habitatové specializace, míra potravní specializace, PCA morfologických traitů, PCA slow-fast kontinua, závislost na lese, typ hnízda, velikost areálu) neexistuje v mých datech žádná prokazatelná závislost. Jako korekci nenormálního rozložení dat jsem zvolil *family gamma*. Plný model a jeho výsledky jsou v tabulce 8.

Tabulka 8: Přehledová tabulka zobecněného lineárního modelu $glm(rel.CV \sim SSI.habitat+SSI.diet+PCA.sf+PCA.morph+range+forest.dep+nest.type, family=gamma)$ ukazuje neprůkaznost prediktorů tohoto modelu, $n=47$.

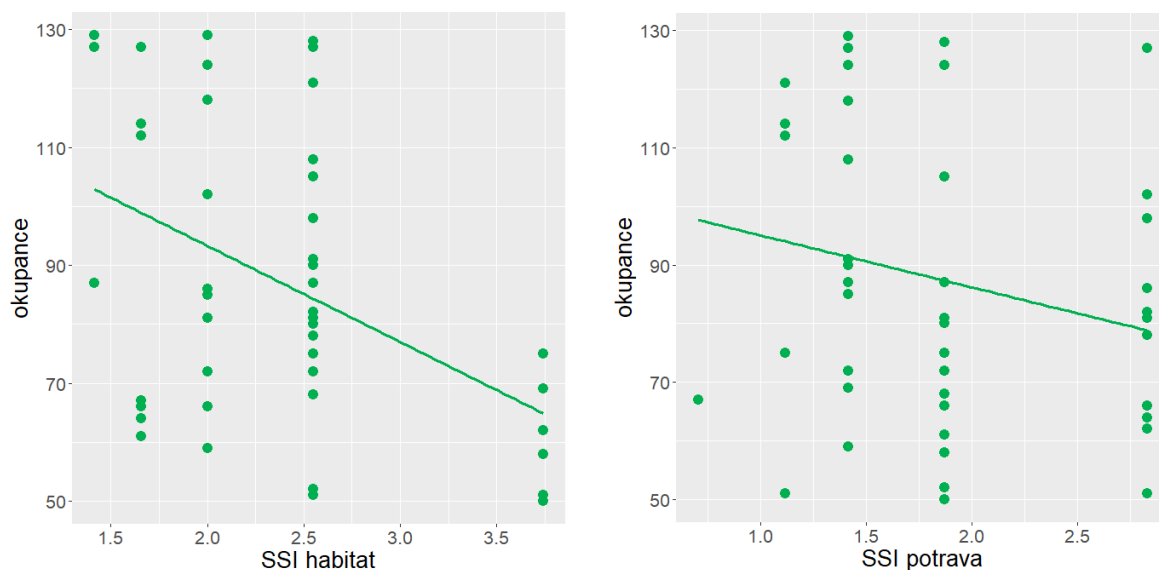
<i>CV rel.</i>	Df	SD	reziduální Df	reziduální SD	Pr(>Chi)
SSI habitat	1	0.114	45	6.884	0.406
SSI potrava	1	0.085	44	6.799	0.472
PCA slow-fast	1	0.004	43	6.795	0.878
PCA morfologie	1	0.002	42	6.793	0.916
velikost areálu	1	0.048	41	6.746	0.591
závislost na lese	3	0.977	38	5.769	0.115
typ hnízda	2	0.078	36	5.691	0.788

Poslední testovanou charakteristikou abundancí jsou okupance, tedy počet transektů s výskytem daného druhu ($n_{transektu}=129$, $n_{druhy}=47$) Ve vztahu okupancí s ekologickými vlastnostmi (míra habitatové specializace, míra potravní specializace, PCA morfologických traitů, PCA slow-fast kontinua, závislost na lese, typ hnízda, velikost areálu) zbyly po zpětné eliminaci nejméně průkazných prediktorů dva signifikantní prediktory. Jsou jimi obě specializace – jednak specializace habitatová s p-hodnotou $p < 0,001$, jednak potravní specializace také s p-hodnotou $p < 0,001$. Dohromady oba prediktory vysvětlují 22,6% variability. Jako korekci nenormálního rozložení dat jsem zvolil *family poisson*. Dále uvádím tabulku s hodnotami testu (tab. 9) a grafy závislosti okupancí na habitatové specializaci (obr. 4a) a potravní specializaci (obr. 4b).

Tabulka 9: Přehledová tabulka zobecněného lineárního modelu $glm(occup \sim SSI.habitat+SSI.diet, family=gamma)$ ukazující signifikanci obou prediktorů s p-hodnotou $p<0.001$, při $n=47$.

<i>okupance</i>	SE	z hodnota	Pr(> z)
intercept	0.073	69.18	<0.001
SSI habitat	0.025	-7.527	<0.001
SSI potrava	0.026	-3.460	<0.001

Výsledky



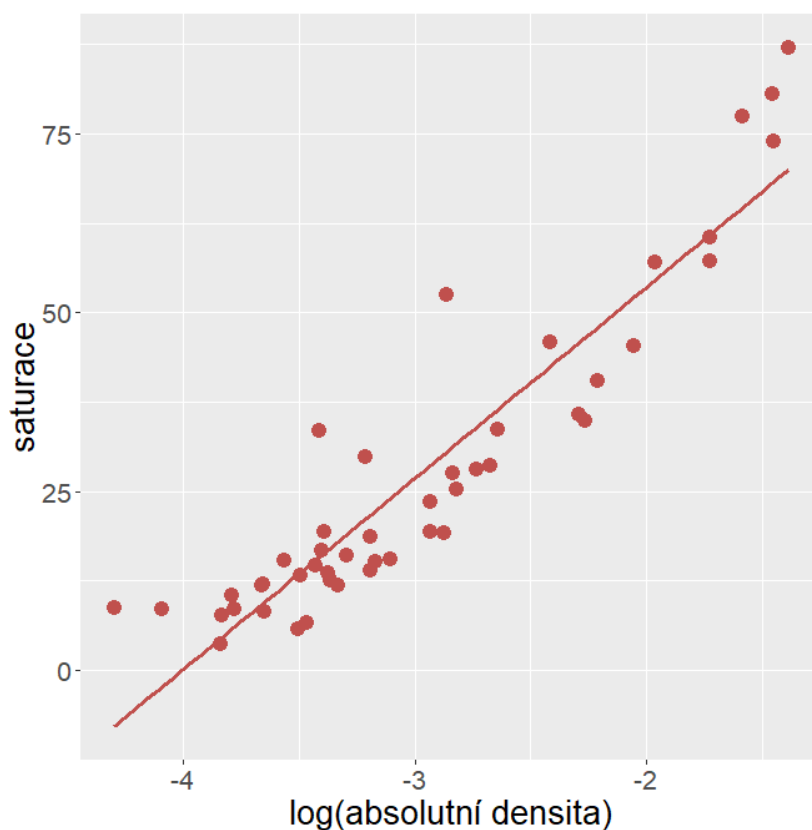
Obrázek 4a (vlevo) a 4b (vpravo): Grafy ukazující vztahy mezi okupancí a habitatovou specializací, respektive potravní specializací. Signifikance obou prediktorů je $p < 0.001$, dohromady vysvětlují 22,6% variability v okupancích. V grafech jsou čarou vyznačené přímky závislosti.

3.1.3 Vztah absolutních densit druhů a saturace v jejich přirozeném prostředí

Posledním vztahem testovaným na datech JPSP je vztah absolutních densit s relativní saturací prostředí. Ta vyjadřuje na kolika procentech bodů, na kterých má druh přirozený habitat, se ten daný druh vyskytuje. Základem pro počítání procent je tedy vždy počet sčítacích bodů, na kterém se vyskytuje přirozený habitat pro daný druh. Jde tedy o nasycení pro druh přirozeného prostředí. Pro vztah mezi absolutními densitami a relativní saturací jsem použil lineární model: $lm(\log(abs.dens) \sim saturace)$, s logaritmovanou proměnnou absolutní densita. Tento model ukazuje pozitivní signifikantní vztah s p-hodnotou $p < 0.001$ a vysvětluje 85.6% variability v absolutních densitách, $F=268.6$. Níže je uvedena tabulka lineárního modelu (tab. 10) a graf pro tento vztah (obr. 5).

Tabulka 10: Přehledová tabulka lineárního modelu $lm(\log(abs.dens) \sim saturace)$ ukazující signifikantní vztah těchto proměnných při p-hodnotě $p < 0.001$, $t=16.93$ a $R^2=0.86$.

<i>saturace</i>	SE	t hodnota	Pr(> t)
intercept	0.069	-56.12	<0.001
saturace	0.002	16.39	<0.001



Obrázek 5: Graf k lineárnímu modelu $lm(\log(abs.dens) \sim saturace)$, na ose x je logaritmovaná proměnná absolutní densita, na ose y proměnná saturace (v procentech), $p < 0.001$, $n = 47$. V grafu je čarou vyznačená přímka závislosti.

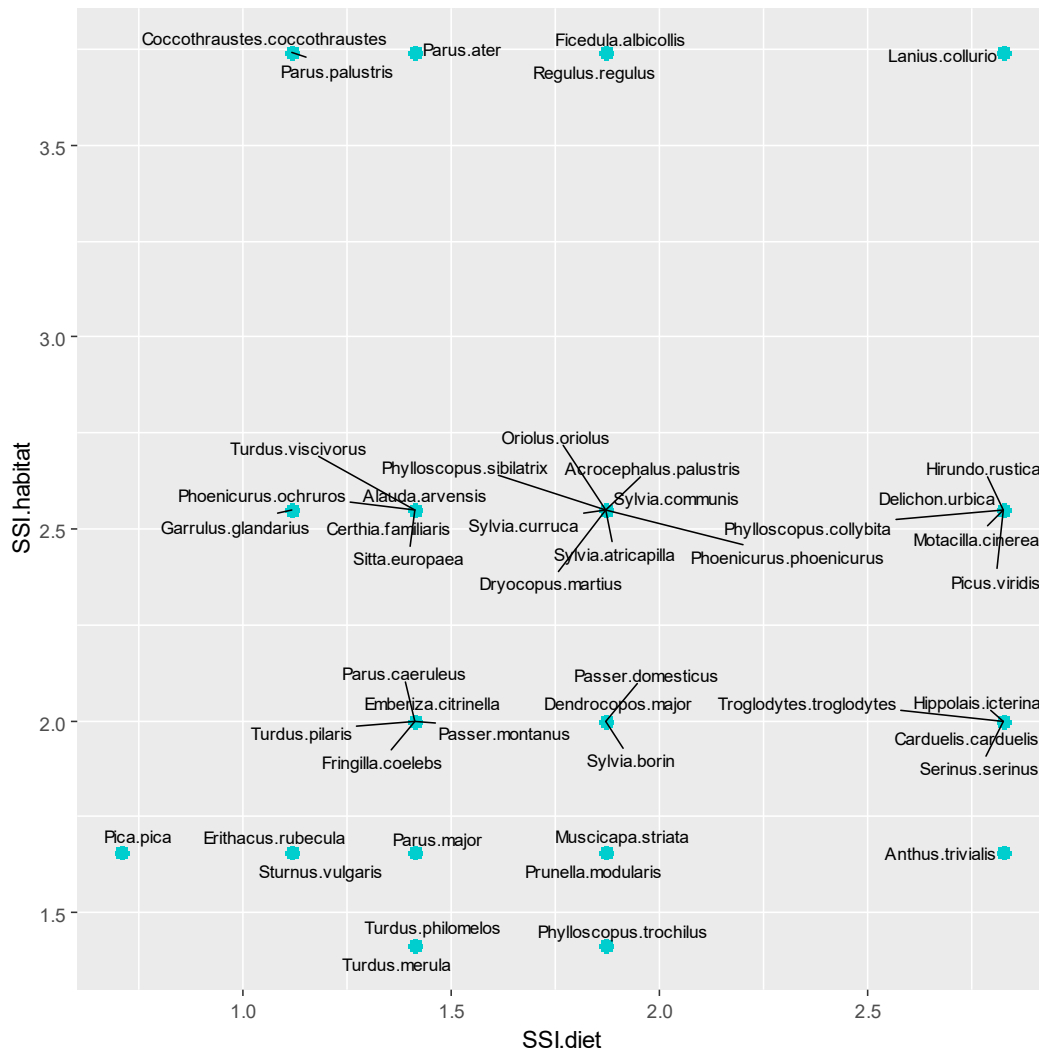
3.1.4 Doplnující vztahy

Vzhledem k předešlým výsledkům jsem se podíval ještě na dva vztahy. Zajímalo mě, jak jsou korelované habitatová specializace s potravní specializací, a také jak jsou korelované absolutní saturace (okupance převedené na procenta) s relativními saturacemi.

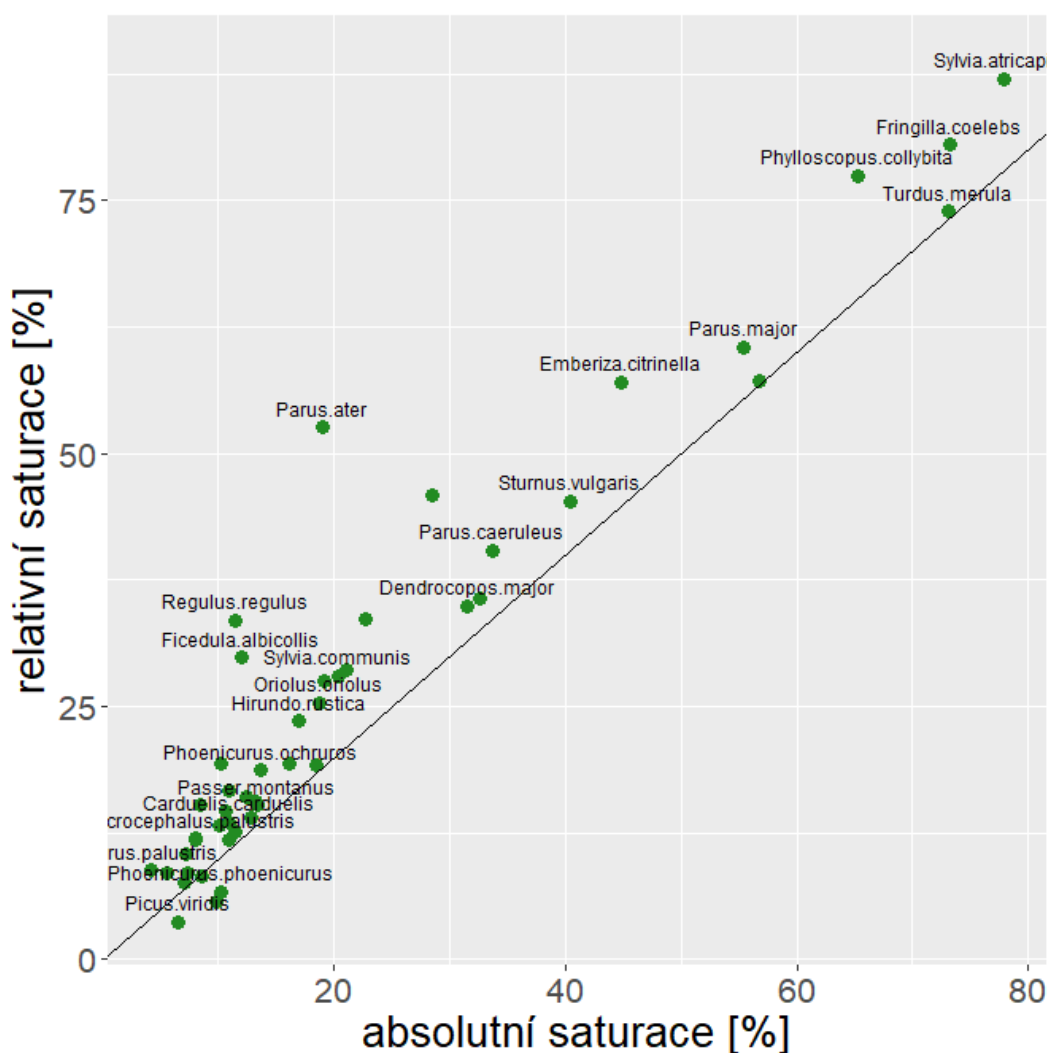
Habitatová a potravní specializace spolu vůbec nekorelují, korelační koeficient je $r = 0.042$. Lineární model $lm(SSI.habitat \sim SSI.diet)$ potvrzuje neexistenci vztahu p-hodnotou $p = 0.781$, při $t = 0.28$, $n = 47$. Graf vztahu je uveden níže, viz obrázek 6.

Vztah absolutních a relativních saturací je silně korelovaný, korelační koeficient je vysoký $r = 0.95$. Ke statistickému otestování jsem použil lineární model $lm(relative.sat \sim absolute.sat)$, který potvrdil silnou vazbu mezi absolutními a relativními saturacemi. Lineární model potvrzuje silně signifikantní pozitivní vztah mezi proměnnými při p-hodnotě $p < 0.001$, $t = 21.03$, $n = 47$. Absolutní saturace vysvětlují 91% variability v relativních saturacích. Graf vztahu je uveden níže, viz obrázek 7.

Výsledky



Obrázek 6: Graf vztahu potravní specializace (SSI.diet, osa x) a habitatové specializace (SSI.habitat, osa y) ukazující absenci jakékoli korelace ($r=0.042$). U jednotlivých bodů na grafu jsou popisky se jmény druhů. Hodnoty lineárního modelu jsou $p=0.781$, $t=0.28$, $n=47$.



Obrázek 7: Graf vztahu potravní absolutních saturací (osa x) a relativních saturací (osa y), ukazující silnou korelaci mezi těmito proměnnými ($r=0.95$). Lineární model potvrdil signifikantní silně pozitivní vztah s p-hodnotou $p<0.001$, $t=21.03$, $n=47$, $R^2=0.91$. Osa znázorněná v grafu vyjadřuje přímku $x=y$.

3.2 Lužní lesy

V analytické části mé práce týkající se lužních lesů jsem nejprve udělal popisnou analýzu čtyř různých lužních lesů, ve kterých jsem sbíral data. V každém lese byl různý počet sčítacích čtverců, se čtvercem o devíti sčítacích bodech zde počítám jako s „jednotkou“ (počet jednotek: Litovelské Pomoraví $n=5$, obora Soutok $n=10$, Niva Dyje $n=2$, Dunajské luhy $n=6$).

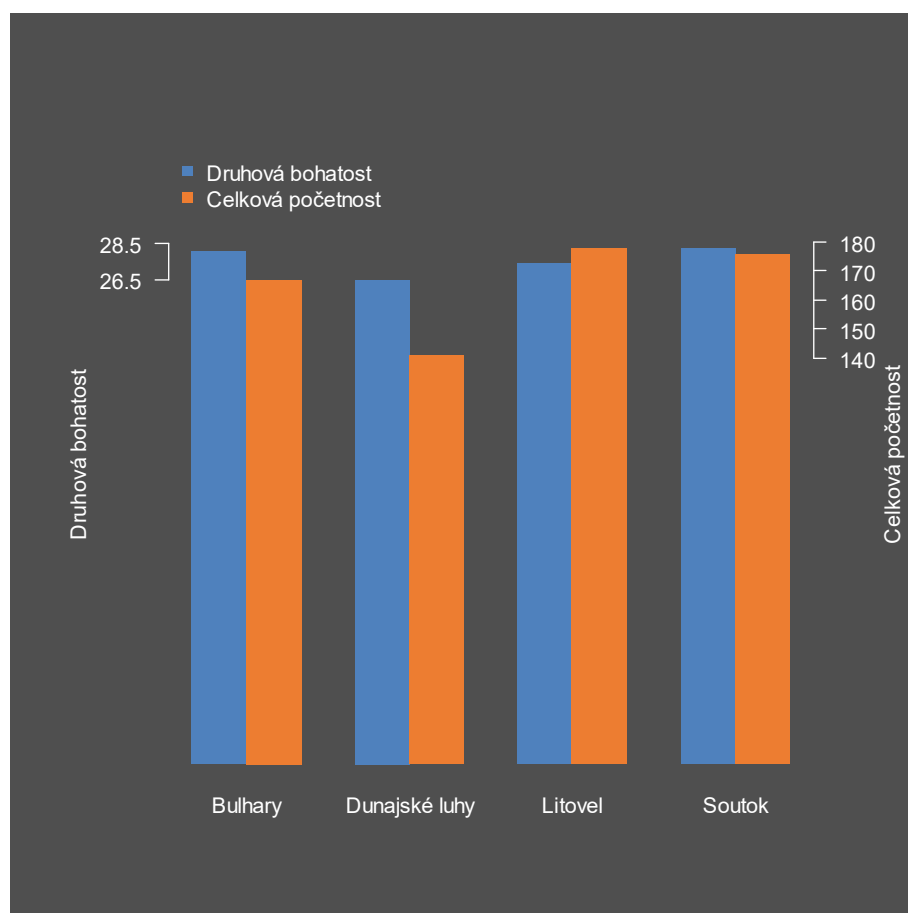
Nejdříve jsem se zajímal o srovnání druhové bohatosti a celkového počtu jedinců mezi lokalitami (obr. 8). Druhová bohatost je na všech lokalitách velmi uniformní (což potvrzuje i nesignifikance testu s p-hodnotou $p=0.76$, více viz tab. 11), celkový počet jedinců se mezi lokalitami liší signifikantně ($p=0.009$, více viz tab. 11), vypadá to ale, že je to dané především

Výsledky

nízkou početností v Dunajských luzích, neboť jsou celkové početnosti na ostatních lokalitách téměř totožné. Pro vyhodnocení těchto dat jsem použil neparametrický Kruskal-Wallis test.

Tabulka 11: Přehledová tabulka hodnot z neparametrických Kruskal-Wallis testů. Je zde porovnaná druhová bohatost a celková početnost ptáků na čtyřech lokalitách lužních lesů (n=23).

	H	df	p hodnota
diverzita	1.169	3	0.761
abundance	11.665	3	0.009



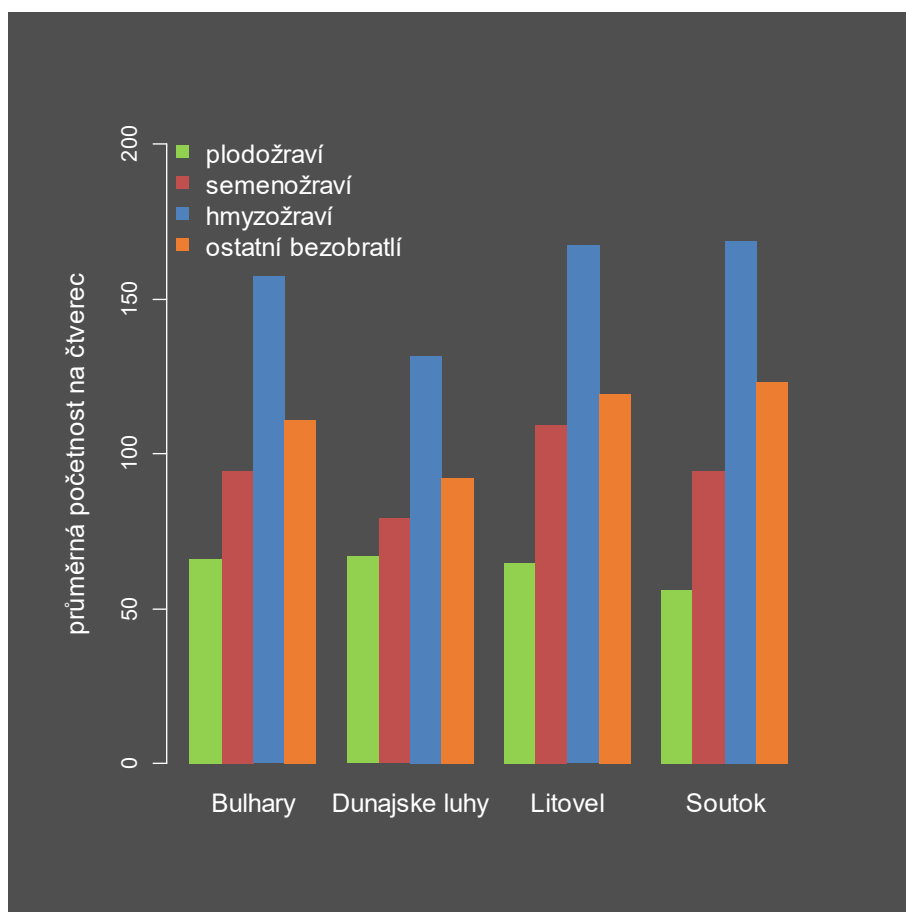
Obrázek 8: Sloupcový graf ukazující druhovou bohatost (modrá barva) a celkovou početnost (průměr na čtverec, oranžová barva) na čtyřech různých lokalitách lužních lesů.

Dále jsem se zaměřil na početnostní zastoupení jedinců ve čtyřech potravních a třech hnízdních guildách. Druhy jsem rozdělil do guild: semenožravých ptáků, plodožravých ptáků, hmyzožravých ptáků a ptáků žeroucích ostatní bezobratlí. Celková struktura společenstva je mezi lokalitami poměrně podobná, jednotlivé guildy se však co do početního zastoupení signifikantně liší (plodožraví $p=0.041$, semenožraví $p=0.003$, hmyzožraví $p=0.006$, bezobratlí

p=0.003). Data jsem vyhodnotil pomocí neparametrického Kruskal-Wallis testu. Hodnoty testů jsou níže v tabulce 12 a grafické znázornění pomocí sloupcového grafu v obrázku 9.

Tabulka 12: Přehledová tabulka hodnot z neparametrických Kruskal-Wallis testů. Testovány byly čtyři potravní guildy (plodožraví p=0.041, semenožraví p=0.003, hmyzožraví p=0.006, bezobratlí p=0.003, n=23).

<i>typ potravní guildy</i>	H	df	p hodnota
plodožravá	8.23	3	0.041
semenožravá	14.29	3	0.003
hmyzožravá	12.63	3	0.006
bezobratlí	13.96	3	0.003



Obrázek 9: Sloupcový graf ukazující početnosti rozložení jedinců do čtyř potravních guild na čtyřech různých lokalitách lužních lesů.

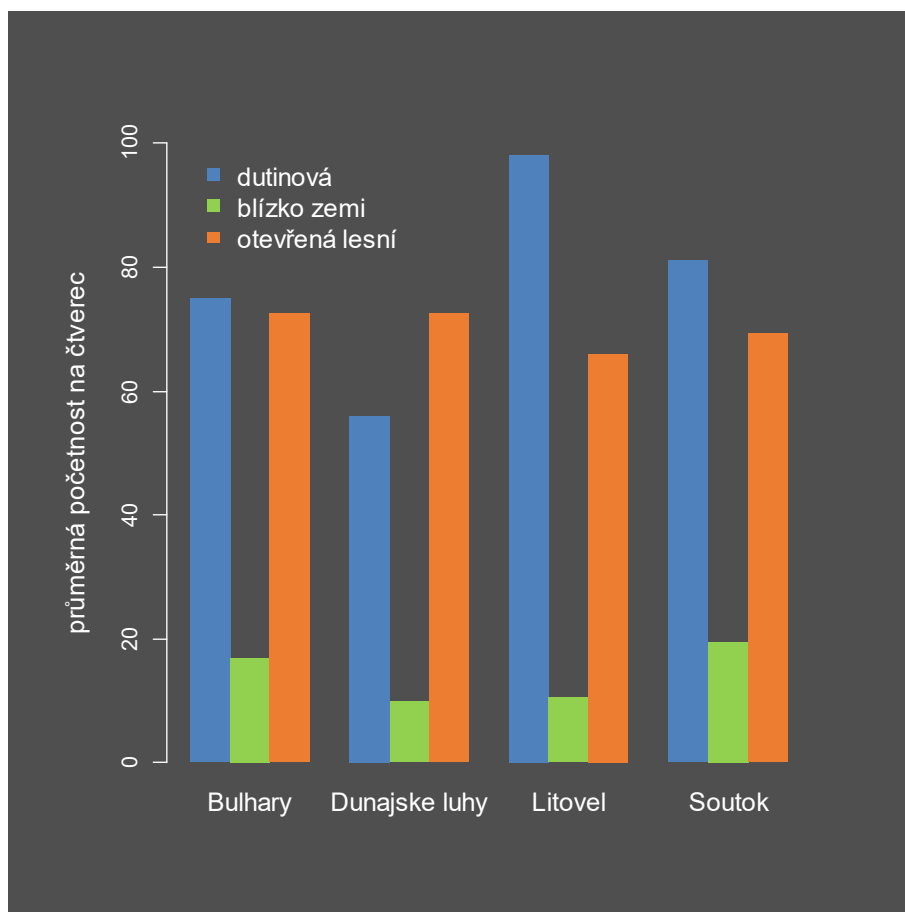
Druhy jsem následně rozdělil do tří hnízdních guild: druhy hnízdící v dutinách, druhy hnízdící v otevřených hnízdech v lesním prostoru a druhy hnízdící u země. Celková struktura

Výsledky

společenstva je mezi lokalitami poměrně podobná, výjimkou jsou Dunajské luhy, kde je obrácený poměr mezi počtem jedinců hnízdících v dutinách a počtem jedinců hnízdících v otevřených hnízdech. Guildy dutinových hnízdíků ($p < 0.001$) a jedinců hnízdících u země ($p = 0.001$) se signifikantně mezi lokalitami liší, nikoli však guilda jedinců hnízdících v otevřených hnízdech ($p = 0.512$). Pro vyhodnocení těchto dat jsem vybral neparametrický Kruskal-Wallis test, jehož výsledky uvádím v tabulce 13, data jsou graficky znázorněna ve sloupcovém grafu, viz obrázek 10.

Tabulka 13: Přehledová tabulka hodnot z neparametrických Kruskal-Wallis testů. Testovány byly tři hnízdní guildy (dutinová hnízda $p < 0.001$, hnízda u země $p = 0.001$, hnízda otevřená $p = 0.512$, $n = 23$).

<i>typ hnízdní guildy</i>	H	df	p hodnota
dutinová	16.64	3	< 0.001
blízko zemi	15.78	3	0.001
otevřená lesní	2.31	3	0.512

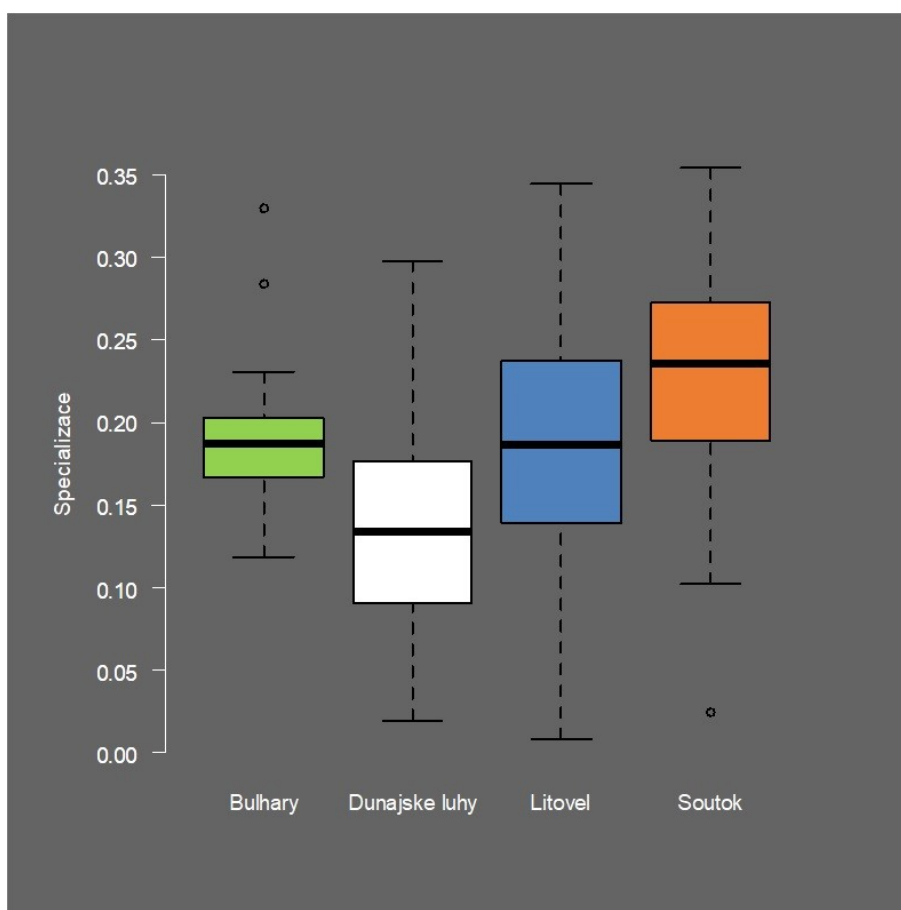


Obrázek 10: Sloupcový graf ukazující početností rozložení jedinců do tří hnízdních guild na čtyřech různých lokalitách lužních lesů.

Poslední popisnou analýzou je míra specializace společenstev na jednotlivých lokalitách. Testoval jsem je pomocí neparametrického Kruskal-Wallis testu. Míry specializace zde byly počítány nikoli po čtvercích, ale po bodech – je tedy jiné n , byť poměr mezi nimi je stále stejný (Litovelské Pomoraví $n=45$, obora Soutok $n=90$, Niva Dyje $n=18$, Dunajské luhy $n=54$). Specializace společenstev se mezi lokalitami signifikantně liší ($p<0.001$, $n=23$), nejvíce jsou společenstva specializovaná v oboře Soutok, nejméně pak v Dunajských luzích. Výsledky testu jsou uvedené v tabulce 14, data jsem graficky znázornil pomocí boxplotů (obr. 11).

Tabulka 14: Přehledová tabulka hodnot z neparametrických Kruskal-Wallis testů. V testu jsem porovnal průměrné míry specializace společenstev na jednotlivých lokalitách lužních lesů, ty se mezi lokalitami signifikantně liší ($p<0.001$, $n=207$)

	H	df	p hodnota
specializace	54.61	3	<0.001

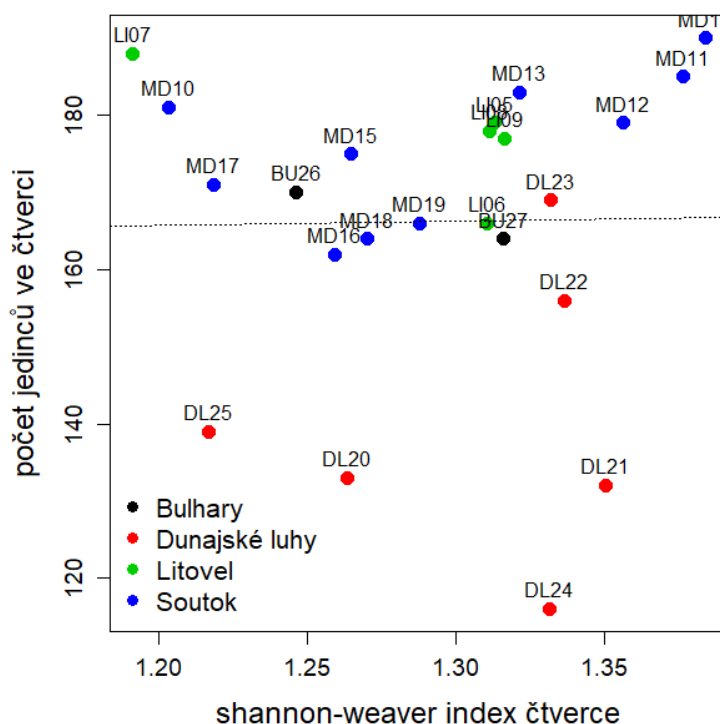


Obrázek 11: Boxplot ukazující specializace společenstev na čtyřech různých lokalitách lužních lesů.

V dalším modelu jsem testoval vliv heterogenity prostředí na celkový počet jedinců ve čtverci. Model $gls(no.ind \sim shannon.index)$ ukazuje nesignifikantní vztah ($p=0.479$, $n=23$, více viz tab.16), heterogenita prostředí nemá vliv na počet jedinců obývajících lokalitu. Jako korekce prostorové autokorelace byla pomocí funkce *model.sel* vybrána gausovská autokorelace. Výsledek je graficky znázorněn na obr. 13.

Tabulka 16: Přehledová tabulka hodnot z modelu $gls(no.ind \sim shannon.index, gaussian.autocor)$, vztah je zde nesignifikantní ($p=0.479$, $n=23$).

<i>počet jedinců</i>	value	SE	t hodnota	p hodnota
intercept	220.1	74.826	2.942	0.008
shannon index	-43.19	59.865	-0.721	0.479



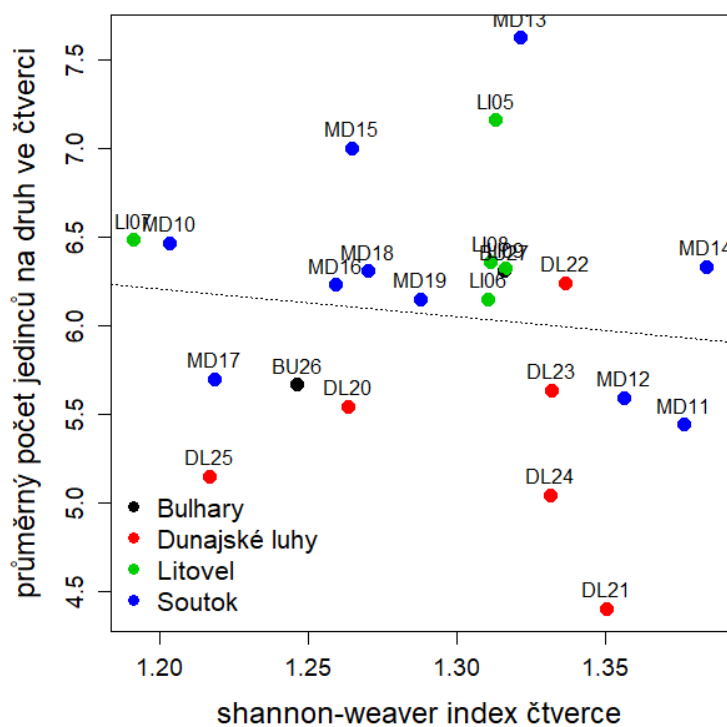
Obrázek 13: Graf závislosti celkového počtu jedinců ve čtverci na heterogenitě prostředí, jednotlivé lokality jsou odlišeny různými barvami (zkratky značí lokalitu a číslo čtverce; LI = Litovelské Pomoraví, MD = obora Soutok, DL = Dunajské luhy, BU = Bulhary/Niva Dyje). Na ose x je index heterogenity, na ose y počet jedinců ve čtverci.

Nakonec jsem testoval vztah heterogenity prostředí s průměrným počtem jedinců na druh. Model $gls(no.ind.spp \sim shannon.index)$ ukazuje slabě negativní nesignifikantní vztah ($p=0.304$, $n=23$, více viz tab. 17). Jako korekce prostorové autokorelace byla pomocí funkce *model.sel* vybrána poměrová autokorelace. Výsledek je graficky znázorněn na obr. 14.

Výsledky

Tabulka 17: Přehledová tabulka hodnot z modelu $gls(no.ind.spp \sim shannon.index, ratio.autocor)$, vztah je zde nesignifikantní ($p=0.304$, $n=23$).

<i>jedinci na druh</i>	value	SE	t hodnota	p hodnota
intercept	8.922	2.726	3.273	0.004
shannon index	-2.210	2.181	-1.053	0.304



Obrázek 14: Graf závislosti průměrného počtu jedinců na druh na heterogenitě prostředí, jednotlivé lokality jsou odlišeny různými barvami (zkratky značí lokalitu a číslo čtverce; LI = Litovelské Pomoraví, MD = obora Soutok, DL = Dunajské luhy, BU = Bulhary/Niva Dyje). Na ose x je index heterogenity, na ose y průměrný počet jedinců na druh ve čtverci.

4 Diskuze

V této práci se zabývám vztahy mezi distribucí ptáků v České republice a jejich ekologií, reprezentovanou jejich druhově specifickými ekologickými vlastnostmi. Tyto vlastnosti odrážejí adaptace na biotické a abiotické faktory prostředí (Valladares et al. 2007) a tak se očekává, že je mezi nimi a rozložením početností v prostoru nějaký vztah, a tedy o rozložení abundancí v prostoru vypovídají (Eriksson & Jakobsson 1998; Hurlbert & White 2007).

Neprokázal jsem žádný vztah mezi tělesnou hmotností a celkovou početností. To je v rozporu se standartním charakterem tohoto vztahu, který je běžně negativní – s rostoucí tělesnou hmotností početnost druhů běžně klesá (Brown & Maurer 1986; Blackburn et al. 1994; Blackburn & Gaston 1996; White et al. 2007), nicméně existují i výjimky kdy tento vztah chybí (Gaston 1988; Morse et al. 1988; Blackburn et al. 1994b). V mém případě může být odlišnost vztahu od běžných výsledků způsobena výběrem dat. Ten byl uzpůsoben testům početností s ekologickými vlastnostmi, a tak jsem do analýzy nezahrnoval málo početné druhy a výběr byl omezen na dva ptačí řády: pěvce ($n=44$) a šplhavce ($n=3$). Podobně nevyhází tento vztah u ptáků ve studii Peters & Wassenberg (1983), při testování savců a ptáků dohromady, nebo pouze savců však negativní vztah vychází. V práci Symonds & Johnson (2006) je na pěvcích testován vztah početnost-velikost areálu, který se také vymyká se běžně pozitivnímu vztahu. Tyto odlišnosti mohou být způsobeny vysokou uniformitou ve fylogenezi ptáků a pěvců obzvláště (Symonds & Johnson 2006; Barnagaud et al. 2014; Reif et al. 2016). Podle mých výsledků tedy nelze o početnostech ptáků na základě tělesné hmotnosti druhů nic vypovídat.

Ani druhově specifické ekologické vlastnosti, jako jsou morfologické charakteristiky a charakteristiky rozmnožování, nejsou v žádném vztahu s charakteristikami početností. Tento výsledek se neshoduje s teoretickým předpokladem, že jsou početnosti ovlivňované, mimo faktory prostředí a dostupností zdrojů, právě i druhově specifickými ekologickými znaky (Brown et al. 1995; McGill et al. 2006), který je v mnoha studiích dokázán (Pakeman et al. 2009; Mokany & Roxburgh 2010). Ne všechny vědecké práce na toto téma však dokládají existující vztah mezi těmito proměnnými (Laurance 1991; Hurlbert & White 2007).

Naopak míra specializace na habitat ukazuje průkazný negativní vztah s absolutními densitami. Takový vztah je očekávaný, neboť schopnost využít více zdrojů snižuje kompetici (Gaston & Lawton 1990; Cotgreave 1995) a s nižší kompeticí může žít v prostoru více jedinců

(Connell 1983; Anderson et al. 2002; Ritchie et al. 2009). Přestože existuje několik studií, ve kterých žádný vztah mezi mírou specializace a početnostmi prokázáný není (Seagle & McCracken 1986; Robey Jr. et al. 1987; Hughes 2000), či vyšel pozitivní (Rogovin et al. 1991; Shenbrot et al. 1991; Shenbrot 1992), nejčastěji vychází vztah mezi početností a mírou specializace negativní (Hanski & Koskela 1978; Brown 1984; Kolasa 1989; Ford 1990; Tokeshi 1990; Heino 2005).

Průkazně vychází i negativní vztah potravní a habitatové specializace s okupancemi. Jelikož okupance do jisté míry odrážejí početnosti, není překvapivé, že i zde je negativní vztah s mírou habitatové specializace. Negativní vztah mezi okupancemi a mírou potravní specializace je také pochopitelný, jde o stejný princip jako u habitatové specializace – ty druhy, které nejsou specializované, mají k dispozici více potravy, což jim umožňuje dosahovat vyšších početností (Brandl et al. 1994; Brändle et al. 2002; Goulson & Darvill 2003), existují však i studie, kde mezi početnostmi a potravní specializací žádný vztah není (Ford 1990; Brändle et al. 2002).

Zajímavé však je, že habitatová a potravní specializace nejsou vůbec korelované (viz obr. 6), přesto mají na okupance stejný vliv. To je opačný poznatek než v jiných studiích (Belmaker et al. 2011; Reif et al. 2016), kde vycházejí habitatová a potravní specializace korelované. Reif et al. (2016) nicméně dodávají, že vztah mezi specializacemi není silný a při jeho testování pouze v rámci pěvců byla jeho síla ještě menší a domnívají se, že je pravděpodobné, že druhy specializované na jeden druh habitatu mohou být v rámci něj potravní generalisté (specialista na les se může krmit semeny, hmyzem či jinými bezobratlými). Tuto domněnku podporuje můj výsledek. Proto je vhodné používat obě míry specializace při takových testech, neboť patrně specializaci popisují lépe než jen jedna složka z nich.

Jelikož je vztah mezi habitatovou specializací a lokální početností standardně negativní (Hanski & Koskela 1978; Brown 1984; Kolasa 1989; Ford 1990; Heino 2005), je víc než pravděpodobné, že je tažen především distribucí habitatů (Cornwell & Ackerly 2010; Gaston 2011). Druhy specializované na nějaký konkrétní habitat a schopné přežít pouze v něm jsou omezené prostorem, kde se pro ně vhodný habitat vyskytuje (Munday 2004). To se ale netýká generalistů, jejichž přirozený habitat zahrnuje více různých biotopů, a tedy mají k dispozici i více fyzického prostoru k osídlení. Habitatová specializace tedy nepřímou určuje, kolik prostoru může ten který druh na světě obsadit. Proto jsem stanovil alternativní charakteristiku početností, takzvané relativní density, tedy početnosti kontrolované plochou

výskytu pro daný druh vhodného habitatu. Tím jsem odstranil vliv množství habitatu na rozšíření druhů a získal tak relativní density.

Absence vztahu habitatové specializace s relativními densitami ukazuje rozdílný výsledek od vztahu habitatové specializace s absolutními densitami. To odporuje Brownově známé „resource breadth hypothesis“ (1984; druhy se širší nikou jsou početnější), a podporuje tvrzení, že vztah početností a specializace je tažen především množstvím habitatu (Cornwell & Ackerly 2010). Podobnou studii densit kontrolovaných množstvím dostupného habitatu patrně ještě nikdo neprovedl. Existují studie habitatově specifických početností, tedy jedinců sečtených pouze v daných habitatech (Newson et al. 2009; Stjernman et al. 2013; Sullivan et al. 2015), ale pouze ve vztahu k populačním trendům mezi jednotlivými habitaty.

Relativní density nabízí nový pohled na početnosti ptáků v prostoru, nikoli jako absolutní density v geografickém prostoru, nýbrž v prostoru ekologickém. Z mých výsledků je patrné, že se distribuce jedinců v těchto dvou odlišných prostorech liší. Zatímco jsou density v geografickém prostoru odvislé od habitatové specializace, co ovlivňuje density v ekologickém prostoru zůstává neznámé. Bylo by tedy zajímavé tuto alternativní charakteristiku početností do budoucna více studovat.

Dále jsem testoval saturace, které velmi silně korelují s celkovou početností – vyšší obsazení míst v prostoru tedy znamená více jedinců. V případě absolutních saturací by to byla samozřejmost, jde o jeden z nejobecnějších vztahů v ekologii (Gaston et al. 2000; He & Gaston 2000; Holt et al. 2002), relativní saturace však mohly ukázat, že i málo početné druhy mohou být vysoce saturované ve svém prostředí. To se však nestalo.

Proto jsem otestoval vztah mezi relativními a absolutními saturacemi (pozn, absolutní saturace vyjadřuje okupance počítané po bodech, nikoli transektech). Vztah ukazuje velmi malou změnu relativních saturací oproti absolutním saturacím. Očekával jsem nárůst saturací při kontrole přirozenými habitaty (odstraněním bodů, kde druh nemá přirozený habitat, by jejich saturace měla přirozeně narůst). Na grafu (obr. 7) je však vidět, že relativní saturace oproti absolutním saturacím příliš nenarůstají. Absence rozdílu může být způsobena tím, že (i) druhy žijí jen ve svých preferovaných habitatech, (ii) druhy nemají problém žít i v jimi nepreferovaných habitatech, (iii) nemáme správně kategorizované habitaty tak, jak je ptáci vnímají, (iv) mám nepřesné záznamy o habitatech vyplňující sčítací plochy. Například u druhů, které jsou pod přímkou $x=y$, očekávám nesprávné zařazení do kategorií habitatů (nebo nesprávně kategorizované habitaty), neboť jich podle tohoto srovnání žije více v místech, kde nemají sobě přirozený habitat.

Jelikož se ukázalo, že po odfiltrování vlivu habitatu není v abundancích českých ptáků žádná patrnost, zajímalo mě, jak vypadají početnosti uvnitř konkrétního habitatu, jestli je v nich nějaký vzor. Zvoleným habitatem jsou lužní lesy, ve kterých jsem se snažil najít patrnost mezi základními charakteristikami početností ptáků a prostředím.

Nejprve jsem srovnával početnosti a druhovou bohatost na jednotlivých lokalitách lužních lesů. Hodnoty jsou mezi lokalitami poměrně uniformní, jedinou výjimkou jsou celkové abundance v Dunajských luzích. Ty jsou v porovnání s ostatními lokalitami nižší. Tento pokles v početnostech může být způsoben větší fragmentací lesa (Lynch & Whigham 1984; Robinson et al. 1995; Cordeiro et al. 2015), jednak jelikož je zde více vodních ploch (především slepá ramena) (Munes et al. 2015), jednak způsobenou intenzivním hospodařením (Hagan et al. 1997) a s tím spojenou výsadbou kanadských topolů. V podstatě je překvapivé, že druhová bohatost za ostatními lesy příliš nezaostává, neboť vizuálně byl mezi lokalitou Dunajské luhy a ostatními lokalitami veliký rozdíl.

Dále mě zajímala rozdílnost mezi lokalitami v zastoupení čtyř potravních (plodožraví, semenožraví, hmyzožraví, zaměření na ostatní bezobratlí), respektive tří hnízdnicích guild (druhy hnízdící blízko u země, hnízdící v otevřených hnízdech v lese a hnízdící v dutinách). Zastoupení potravních guild je ve čtyřech různých lužních lesích velmi uniformní, poměry mezi jednotlivými guildami na lokalitách jsou velmi podobné. Nejpočetnější potravní guildu tvoří hmyzožraví jedinci, podobně jako v jiných typech lesů (MacNally 1994; Recher & Davis 1998). Nejméně zastoupené pak byly guildy plodožravých a semenožravých jedinců, což potvrzují i ostatní studie (MacNally 1994). Při porovnání tří hnízdnicích guild na čtyřech lokalitách lužních lesů vychází jako nejpočetnější guilda dutinových hnízdičů s druhy hnízdícími v otevřených hnízdech v lesním porostu, nejméně početnou guildou jsou ptáci hnízdící u země. I hnízdnicí guildy jsou co do početnostního zastoupení mezi lokalitami podobné, pouze v Dunajských luzích je obrácený poměr jedinců hnízdících v otevřených hnízdech a v jedinců hnízdících v dutinách.

Při porovnání míry specializace společenstev ve čtyřech různých lokalitách lužních lesů, se jako nejvíce specializované ukázalo společenstvo v oboře Soutok, zatímco nejméně specializované v Dunajských luzích. Specializace může vypovídat o kvalitě prostředí a náchylnosti společenstva k vyhynutí v důsledku disturbancí (McKinney 1997; Vázquez & Simberloff 2002; Devictor et al. 2008; Belmaker et al. 2011) nebo ztráty habitatu (Munday 2004; Zurita et al. 2017). V tomto světle není překvapivé, že nejméně specializované společenstvo se vyskytuje právě v Dunajských luzích. Zato největší míra specializace

společenstva v oboře Soutok mě trochu překvapila, neboť se i v tomto lese, oproti zbylým českým lokalitám, hospodaří více.

Po popisné části analýzy lužních lesů jsem se zabýval vztahem heterogenity prostředí – zde vnitrohabitatové heterogenity (poměrné zastoupení podrostu, křoví, mladých stromů a starých stromů) – s charakteristikami společenstva (druhovú bohatost, počet jedinců a průměrný počet jedinců na druh). Ve vztahu heterogenity a druhové bohatosti vyšel nesignifikantní slabě pozitivní vztah. Byť je tento výsledek neprůkazný, charakterem vztahu se blíží k ostatním výsledkům studií na toto téma (MacArthur & MacArthur 1961; Roth 1976; Ricklefs 1977; Bell et al. 2000; Stein et al. 2014; Stein & Krefť 2015). Heterogenita prostředí, tedy větší množství různých nik, přítomnost různých refugií a zároveň větší potenciál pro izolaci umožňují výskyt více živočišných druhů (MacArthur 1965). Mezi heterogenitou prostředí a počtem jedinců nevyšel v mých datech žádný vztah. Z ostatních studií vyplývá, že vyšší heterogenita prostředí je v pozitivním vztahu s počtem jedinců, neboť heterogennější prostředí poskytuje více ekologického prostoru pro všechny jedince (Peck 1989; Poulsen 2002). Poslední proměnnou charakterizující společenstvo jsem zvolil průměrný počet jedinců na druh. Zde také žádný vztah nevyšel. Pakliže heterogenita pozitivně ovlivňuje jak počet druhů (Stein & Krefť 2015), tak i počet jedinců (Peck 1989; Poulsen 2002), očekával bych tento vztah bez významné závislosti.

Nezjistil jsem žádný vztah mezi tělesnou hmotností a absolutní densitou, ani mezi jinými ekologickými vlastnostmi s charakteristikami početností. Absolutní densita je negativně ovlivněna mírou habitatové specializace a okupance jsou negativně ovlivněny mírou habitatové i potravní specializace.

Ani v rámci analýzy lužních lesů, tedy patrností v ptačích početnostech uvnitř jednoho habitatu, nebyla prokázána žádná závislost mezi druhovou bohatostí a heterogenitou prostředí, mezi počtem jedinců a heterogenitou prostředí ani mezi průměrným počtem jedinců na druh a heterogenitou prostředí.

5 Seznam zdrojů

5.1 Použitá literatura

* převzaté citace jsou označeny hvězdičkou

- ANDERSON, R. P., PETERSON, A. T., & GÓMEZ-LAVERDE, M. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos*, 98: 3–16.
- AUSTRHEIM, G., EVJU, M., & MYSTERUD, A. 2005. Herb abundance and life-history traits in two contrasting alpine habitats in southern Norway. *Plant Ecology*, 179: 217–229.
- BARNAGAUD, J. Y., DANIEL KISSLING, W., SANDEL, B., EISERHARDT, W. L., ŞEKERCIOĞLU, Ç. H., ENQUIST, B. J., TSIROGIANNIS, C., & SVENNING, J. C. 2014. Ecological traits influence the phylogenetic structure of bird species co-occurrences worldwide. *Ecology Letters*, 17: 811–820.
- BATÁRY, P., BÁLDI, A., & ERDOS, S. 2007. Grassland versus non-grassland bird abundance and diversity in managed grasslands: Local, landscape and regional scale effects. *Biodiversity and Conservation*, 16: 871–881.
- BELL, G., LECHOWICZ, M. J., & WATERWAY, M. J. 2000. Environmental heterogeneity and species diversity of forest sedges. *Journal of Ecology*, 88: 67–87.
- BELMAKER, J., SEKERCIOĞLU, C. H., & JETZ, W. 2011. Global patterns of specialization and coexistence in bird assemblages. *Journal of Biogeography*, 39: 193–203.
- BIELBY, J., MACE, G. M., BININDA-EMONDS, O. R. P., CARDILLO, M., GITTLEMAN, J. L., JONES, K. E., ORME, C. D. L., & PURVIS, A. 2007. The Fast-Slow Continuum in Mammalian Life History: An Empirical Reevaluation. *The American Naturalist*, 169: 748–757.
- BLACKBURN, T. M., BEVERTON, R. J. H., CLARKE, K. R., & LAWTON, J. H. 1994a. Population Abundance and Body Size in Animal Assemblages [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 343: 33–39.
- BLACKBURN, T. M., & GASTON, K. J. 1996. Abundance-body size relationships: The area you census tells you more. *Oikos*, 75: 303–309.
- BLACKBURN, T. M., GATES, S., LAWTON, J. H., & GREENWOOD, J. J. D. 1994b. Relations between body size, abundance and taxonomy of birds wintering in Britain and Ireland. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 343: 135–144.
- BLACKBURN, T. M., LAWTON, J. H., & GREGORY, R. D. 1996. Relationships between abundances and life histories of British birds. *Journal of Animal Ecology*, 65: 52–62.
- BRANDL, R., KRISTÍN, A., & LEISLER, B. 1994. Dietary niche breadth in a local community of passerine birds: an analysis using phylogenetic contrasts. *Oecologia*, 98: 109–116.
- BRÄNDLE, M., PRINZING, A., PFEIFER, R., & BRANDL, R. 2002. Dietary niche breadth for Central European birds: Correlations with species-specific traits. *Evolutionary Ecology Research*, 4: 643–657.
- BROWN, J. H. 1984. On the Relationship between Abundance and Distribution of Species.

- American Society of Naturalists*, 124: 255–279.
- BROWN, J. H., & MAURER, B. A. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, 324: 248–250.
- BROWN, J. H., MEHLMAN, D. W., & STEVENS, G. C. 1995. Spatial Variation in Abundance. *Ecology*, 76: 2028–2043.
- CONNELL, J. H. 1983. On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition: Evidence from Field Experiments. *The American Naturalist*, 122: 661–696.
- CORDEIRO, N. J., BORGHESIO, L., JOHO, M. P., MONOSKI, T. J., MKONGEWA, V. J., & DAMPF, C. J. 2015. Forest fragmentation in an African biodiversity hotspot impacts mixed-species bird flocks. *Biological Conservation*, 188: 61–71.
- CORNWELL, W. K., & ACKERLY, D. D. 2009. Community Assembly and Shifts in Plant Trait Distributions across an Environmental Gradient in Coastal California Published by: Ecological Society of America Community across an environmental in plant trait distributions assembly and shifts gradient and. *Ecological Monographs*, 79: 109–126.
- CORNWELL, W. K., & ACKERLY, D. D. 2010. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants. *Journal of Ecology*, 98: 814–821.
- COTGREAVE, P. 1995. Population density, body mass and niche overlap in Australian birds. *Functional Ecology*, 9: 285–289.
- DAMUTH, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699–670.
- *DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life*. John Murray, London.
- DEVICTOR, V., CLAVEL, J., JULLIARD, R., LAVERGNE, S., MOUILLOT, D., THULLER, W., VENAIL, P., VILLÉGER, S., & MOUQUET, N. 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47: 15–25.
- DEVICTOR, V., JULLIARD, R., & JIGUET, F. 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos*, 117: 507–514.
- DOLEDEC, S., CHESSEL, D., & GIMARET-CARPENTIER, C. 2000. Niche Separation in Community Analysis: A New Method. *Ecology*, 81: 2914.
- DUARTE, C. M., SAND-JENSEN, K., NEISON, S. L., ENRÍQUEZ, S., & AUGUSTÍ, S. 1995. Comparative functional plant ecology: rational and potentials. *Tree*, 10: 418–421.
- EHRLÉN, J., & MORRIS, W. F. 2015. Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecology Letters*, 18: 303–314.
- ELTON, C. 1927. *Animal Ecology*. University of Chicago Press.
- ERIKSSON, O., & JAKOBSSON, A. 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: A comparative study of 81 species. *Journal of Ecology*, 86: 922–933.
- FILLOY, J., & BELLOCQ, M. I. 2013. Spatial variation in bird species abundances: Environmental constraints across southern Neotropical regions. *Basic and Applied Ecology*, 14: 263–270.
- FORD, H. A. 1990. Relationships between Distribution, Abundance and Foraging Specialization in Australian Landbirds. *Ornis Scandinavica*, 21: 133–138.

- GALAIK, R., HALFORD, A. R., RADFORD, B. T., MOORE, C. H., & HARVEY, E. S. 2017. Regional-scale environmental drivers of highly endemic temperate fish communities located within a climate change hotspot. *Diversity and Distributions*, 23: 1256–1267.
- GASTON, K. J. 1988. Patterns in the Local and Regional Dynamics of Moth Populations. *Oikos*, 53: 49–57. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3565662>
- GASTON, K. J. 2011. Common Ecology. *BioScience*, 61: 354–362.
- GASTON, K. J., BLACKBURN, T. I. M. M., GREENWOOD, J. D., GREGORY, R. D., QUINN, M., & LAWTON, J. H. 2000. Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, 37: 39–59.
- GASTON, K. J., BLACKBURN, T. M., & LAWTON, J. H. 1997. Interspecific Abundance-Range Size Relationships: An Appraisal of Mechanisms. *The Journal of Animal Ecology*, 66: 579.
- GASTON, K. J., & KUNIN, W. E. 1997. Rare-common differences : an overview. *The Biology of Rarity* (pp. 12–29).
- GASTON, K., & LAWTON, J. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58: 329–335. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3545224>
- GIBBONS, D. W., & GREGORY, R. D. 2006. *Ecological Census Techniques*.
- GOULSON, D., & DARVILL, B. 2003. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie*, 35: 55–63.
- GREGORY, R. D., & GASTON, K. J. 2000. Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos*, 88: 515–526.
- GRINNELL, J. 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34: 427–433.
- HAGAN, J. M., MCKINLEY, P. S., MEEHAN, A. L., & GROVE, S. L. 1997. Diversity and Abundance of Landbirds in a Northeastern Industrial Forest. *The Journal of Wildlife Management*, 61: 718–735.
- HANSKI, I., & KOSKELA, H. 1978. Nordic Society Oikos Stability, Abundance, and Niche Width in the Beetle Community Inhabiting cow Dung. *Oikos*, 31: 290–298.
- HANSKI, I., KOUKI, J., & HALKKA, A. 1993. Three Explanations of the Positive Relationship between Distribution and Abundance of Species (pp. 108–116).
- HE, F. L., & GASTON, K. J. 2000. Occupancy-abundance relationships and sampling scales. *Ecography*, 23: 503–511.
- HEINO, J. 2005. Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: A consequence of niche breadth or niche position? *Ecography*, 28: 345–354.
- HENGEVELD, R. 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- HENGEVELD, R., & HAECK, J. 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 9: 303–316.
- HOLT, A. R., GASTON, K. J., & HE, F. 2002. Occupancy-abundance relationships and spatial distribution: A review. *Basic and Applied Ecology*, 3: 1–13.

- HUGHES, J. B. 2000. The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. *Oecologia*, 123: 375–383.
- HURLBERT, A. H., & WHITE, E. P. 2005. Disparity between range map- and survey-based analyses of species richness: Patterns, processes and implications. *Ecology Letters*, 8: 319–327.
- HURLBERT, A. H., & WHITE, E. P. 2007. Ecological correlates of geographical range occupancy in North American birds. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 764–773.
- *HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 415–527.
- JARVINEN, O. 1978. Estimating relative densities of land birds by point counts. *Annales Zoologici Fennici*.
- JULLIARD, R., CLAVEL, J., DEVICTOR, V., JIGUET, F., & COUVET, D. 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9: 1237–1244.
- KATTGE, J., DÍAZ, S., LAVOREL, S., PRENTICE, I. C., LEADLEY, P., BÖNISCH, G., GARNIER, E., WESTOBY, M., REICH, P. B., WRIGHT, I. J., CORNELISSEN, J. H. C., VIOLLE, C., HARRISON, S. P., VAN BODEGOM, P. M., REICHSTEIN, M., ENQUIST, B. J., SOUDZILOVSKAIA, N. A., ACKERLY, D. D., ANAND, M., ATKIN, O., ET AL. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17: 2905–2935.
- KEDDY, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157–164.
- KOLASA, J. 1989. Ecological Systems in Hierarchical Perspective: Breaks in Community Structure and Other Consequences. *Ecology*, 70: 36–47.
- KOTZE, D. J., NIEMELÄ, J., O'HARA, R. B., & TURIN, H. 2003. Testing abundance range size relationships in European carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography*, 26: 553–1119.
- KUNSTLER, G., FALSTER, D., COOMES, D. A., HUI, F., KOOYMAN, R. M., LAUGHLIN, D. C., POORTER, L., VANDERWEL, M., VIELLEDENT, G., WRIGHT, S. J., AIBA, M., BARALOTO, C., CASPERSEN, J., CORNELISSEN, J. H. C., GOURLET-FLEURY, S., HANEWINKEL, M., HERAULT, B., KATTGE, J., KUROKAWA, H., ONODA, Y., ET AL. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529: 204–207.
- LACY, R. 1982. Niche breadth and abundance as determinants of genetic variation in populations of mycophagous drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae). *Evolution*, 36: 1265–1275.
- LAMANNA, J. A., MANGAN, S. A., ALONSO, A., BOURG, N. A., BROCKELMAN, W. Y., BUNYAVEJCHEWIN, S., CHANG, L., CHIANG, J., CHUYONG, G. B., CLAY, K., CONDIT, R., CORDELL, S., DAVIES, S. J., FURNISS, T. J., GIARDINA, C. P., INMAN-NARAHARI, F. M., JANÍK, D., JOHNSON, D. J., KENFACK, D., MCMAHON, S. M., ET AL. 2017. Plant diversity increases with the strength of negative density dependence at the global scale. *Forest Ecology*, 1392: 1389–1392.
- LAURANCE, W. 1991. Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. *Conservation Biology*, 5: 79–89.
- LOMAN, Z. G., DELUCA, W. V., HARRISON, D. J., LOFTIN, C. S., ROLEK, B. W., & WOOD, P. B. 2018. Landscape capability models as a tool to predict fine-scale forest bird occupancy

- and abundance. *Landscape Ecology*, 33: 77–91.
- LYNCH, J. F., & WHIGHAM, D. F. 1984. Effects of Forest Fragmentation on Breeding Bird Communities in Maryland, USA. *Biological Conservation*, 28: 287–324.
- MACARTHUR, R. H. 1965. Patterns of Species Diversity. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*.
- MACARTHUR, R. H., & MACARTHUR, J. 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42: 594–598.
- MACARTHUR, R. H., & PIANKA, E. R. 1962. On Bird Species Diversity. II. Prediction of Bird Census from Habitat Measurements. *American Naturalist*, 100: 603–609.
- MACNALLY, R. C. 1994. Habitat-specific guild structure of forest birds in south-eastern Australia: a regional scale perspective. *Journal of Animal Ecology*, 63: 988–1001.
- MCGILL, B. J., ENQUIST, B. J., WEIHER, E., & WESTOBY, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178–185.
- MCKINNEY, M. L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 495–516.
- MILLS, J., ELLIS, B., MCKEE, K., MAIZTEGUI, J., & CHILDS, J. 1991. Habitat associations and relative densities of rodent populations in cultivated areas of central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 72: 470–479.
- MOKANY, K., & ROXBURGH, S. H. 2010. The importance of spatial scale for trait-abundance relations. *Oikos*, 119: 1504–1514.
- MORSE, D. R., STORK, N. E., & LAWTON, J. H. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*, 13: 25–37.
- MUNDAY, P. L. 2004. Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biology*, 10: 1642–1647.
- MUNES, E. C., DIXON, M. D., SWANSON, D. L., MERKORD, C. L., BENSON, A. R., & PETERS, D. P. C. 2015. Large, infrequent disturbance on a Regulated river: Response of floodplain forest birds to the 2011 Missouri River flood. *Ecosphere*, 6: 1–19.
- NEWBOLD, T., SCHARLEMANN, J. P. W., BUTCHART, S. H. M., SEKERCIOGLU, Ç. H., ALKEMADE, R., BOOTH, H., & PURVES, D. W. 2013. Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2131.
- NEWSON, S. E., OCKENDON, N., JOYS, A., NOBLE, D. G., & BAILLIE, S. R. 2009. Comparison of habitat-specific trends in the abundance of breeding birds in the UK. *Bird Study*, 56: 233–243.
- PÄIVINEN, J., GRAPPUTO, A., KAITALA, V., KOMONEN, A., KOTIAHO, J. S., SAARINEN, K., & WAHLBERG, N. 2005. Negative density-distribution relationship in butterflies. *BMC biology*, 3: 5.
- PAKEMAN, R. J., LEPŠ, J., KLEYER, M., LAVOREL, S., & GARNIE, E. 2009. Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. *Journal of Vegetation Science*, 20: 148–159.

- PECK, K. M. 1989. Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantation in northern England. *Biological Conservation*, 48:4380: 41–57.
- PETERS, R. H., & WASSENBERG, K. 1983. The effect of body size on animal abundance. *Oecologia (Berlin)*, 60: 89–96. Retrieved from Size-Shape and Allometry
- POCHEVILLE, A. 2015. The Ecological Niche: History and Recent Controversies. *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences* (pp. 1–910).
- POULSEN, B. O. 2002. Avian richness and abundance in temperate Danish forests: Tree variables important to birds and their conservation. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1551–1566.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RABINOWITZ, D. 1978. Abundance and diaspore weight in rare and common prairie grasses. *Oecologia*, 37: 213–219.
- RABINOWITZ, D., & RAPP, J. K. 1981. Dispersal abilities of seven sparse and common grasses from a Missouri prairie. *American Journal of Botany*, 68: 616–624.
- READER, R. J. 1998. Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat. *Plant Ecology*, 134: 43–51.
- RECHER, H. F., & DAVIS, W. E. 1998. The foraging profile of a wandoo woodland avifauna in early spring. *Austral Ecology*, 23: 514–527.
- REES, M. 1995. Community structure in sand dune annuals: Is seed weight a key quantity? *Journal of Ecology*, 83: 857–863.
- REIF, J., HOŘÁK, D., KRIŠTÍN, A., KOPSOVÁ, L., & DEVICTOR, V. 2016. Linking habitat specialization with species' traits in European birds. *Oikos*, 125: 405–413.
- REIF, J., HOŘÁK, D., SEDLÁČEK, O., RIEGERT, J., PEŠATA, M., HRÁZSKÝ, Z., JANEČEK, Š., & STORCH, D. 2006. Unusual abundance-range size relationship in an Afrotropical bird community: The effect of geographical isolation? *Journal of Biogeography*, 33: 1959–1968.
- RICKLEFS, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *Am. Nat.*, 111: 376–381.
- RICKLEFS, R. E. 2013. Habitat-independent spatial structure in populations of some forest birds in eastern North America. *Journal of Animal Ecology*, 82: 145–154.
- RITCHIE, E. G., MARTIN, J. K., JOHNSON, C. N., & FOX, B. J. 2009. Separating the influences of environment and species interactions on patterns of distribution and abundance: Competition between large herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 78: 724–731.
- ROBEY JR., E. H., SMITH, D. H., & BELK, M. C. 1987. Niche Pattern in a Great Basin Rodent Fauna. *The Great Basin Naturalist*, 47: 276–279.
- ROBINSON, S. K., THOMPSON, F. R. I. I. I., DONOVAN, T. M., WHITEHEAD, D. R., & FAABORG, J. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science*, 267: 1987–1990.
- ROGOVIN, K., SHENBROT, G., & SUROV, A. 1991. Analysis of Spatial Organization of a Desert Rodent Community in Bolson De Mapimi, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 72: 347–

- ROTH, R. R. 1976. Spatial Heterogeneity and Bird Species Diversity. *Ecology*, 57: 773–782.
- SAETHER, B.-E. 1987. The Influence of Body Weight on the Covariation between Reproductive Traits in European Birds. *Oikos*, 48: 79–88.
- SCHWARZ, R., & MEIRI, S. 2017. The fast-slow life-history continuum in insular lizards: a comparison between species with invariant and variable clutch sizes. *Journal of Biogeography*, 44: 2808–2815.
- SEAGLE, S. W., & MCCracken, G. F. 1986. Species Abundance, Niche Position, and Niche Breadth for Five Terrestrial Animal Assemblages. *Ecology*, 67: 816–818.
- SHENBROT, G. I. 1992. Spatial structure and niche patterns of a rodent community in the south Bukhara desert (Middle Asia). *Ecography*, 15: 347–357.
- SHENBROT, G. I., ROGOVIN, K. A., & SUROV, A. V. 1991. Comparative analysis of spatial organisation of desert lizard communities in Middle Asia and Mexico. *Oikos*, 61: 157–168.
- SLATYER, R. A., HIRST, M., & SEXTON, J. P. 2013. Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16: 1104–1114.
- STEIN, A., GERSTNER, K., & KREFT, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17: 866–880.
- STEIN, A., & KREFT, H. 2015. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 90: 815–836.
- STJERNMAN, M., GREEN, M., LINDSTRÖM, Å., OLSSON, O., OTTVALL, R., & SMITH, H. G. 2013. Habitat-specific bird trends and their effect on the Farmland Bird Index. *Ecological Indicators*, 24: 382–391.
- STORCHOVÁ, L., & HOŘÁK, D. 2018. Life-history characteristics of European birds. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 400–406.
- SUGIHARA, G. 1980. Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *The American Naturalist*, 116: 770–787.
- SULLIVAN, M. J. P., NEWSON, S. E., & PEARCE-HIGGINS, J. W. 2015. Using habitat-specific population trends to evaluate the consistency of the effect of species traits on bird population change. *Biological Conservation*, 192: 343–352.
- SYMONDS, M. R. E., & JOHNSON, C. N. 2006. Range size-abundance relationships in Australian passerines. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 143–152.
- TEWS, J., BROSE, U., GRIMM, V., TIELBÖRGER, K., WICHMANN, M. C., SCHWAGER, M., & JELTSCH, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79–92.
- THULLER, W., RICHARDSON, D. M., PY EK, P., MIDGLEY, G. F., HUGHES, G. O., & ROUGET, M. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11: 2234–2250.
- TOKESHI, M. 1990. Niche Apportionment or Random Assortment: Species Abundance Patterns Revisited Author (s): Mutsunori Tokeshi Source : Journal of Animal Ecology , Vol . 59 , No . 3 (Oct . , 1990) , pp . 1129-1146 Published by : British Ecological Society

- Stable URL : h. *journal of Animal Ecology*, 59: 1129–1146.
- UTRERA, A., DUNO, G., ELLIS, B. A., SALAS, R. A., DE MANZIONE, N., FULHORST, C. F., TESH, R. B., & MILLS, J. N. 2000. Small Mammals in Agricultural Areas of the Western Llanos of Venezuela: Community Structure, Habitat Associations, and Relative Densities. *Journal of Mammalogy*, 81: 536–548.
- VALLADARES, F., GIANOLI, E., & GÓMEZ, J. M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist*, 176: 749–763.
- VÁZQUEZ, D. P., & SIMBERLOFF, D. 2002. Ecological Specialization and Susceptibility to Disturbance: Conjectures and Refutations. *The American Naturalist*, 159: 606–623.
- WHITE, E. P., ERNEST, S. K. M., KERKHOFF, A. J., & ENQUIST, B. J. 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 323–330.
- WIENS, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385–397.
- WITTMANN, M. E., ANNIS, G., KRAMER, A. M., MASON, L., RISENG, C., RUTHERFORD, E. S., CHADDERTON, W. L., BELETSKY, D., DRAKE, J. M., & LODGE, D. M. 2017. Refining species distribution model outputs using landscape-scale habitat data: Forecasting grass carp and Hydrilla establishment in the Great Lakes region. *Journal of Great Lakes Research*, 43: 298–307.
- WOLD, S., ESBENSEN, K., & GELADI, P. 1987. Principal component analysis. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 2: 37–52.
- ZURITA, G. A., PE'ER, G., & BELLOCQ, M. I. 2017. Bird responses to forest loss are influence by habitat specialization. *Diversity and Distributions*, 23: 650–655.

5.2 Internetové zdroje

<http://chkodunajskeluhy.sopsr.sk/>

<http://litovelskepomoravi.ochranaprirody.cz/>

<http://prirodniparky.hys.cz/niva-dyje/>

6 Přílohy

6.1 Seznam příloh

II – III	Tabulka hodnot proměnných vstupujících do analýz JPSP
IV	Mapa lokality Litovelské Pomoraví
V	Mapa lokality Niva Dyje (Bulhary)
VI	Mapa lokality obora Soutok
VII	Mapa lokality Dunajské luhy

Přílohy

species	occupancy	abs dnes	abs CV	rel dnes	rel CV	habitat SSI	diet SSI
<i>Acrocephalus palustris</i>	52	0.026	1.277	0.334	1.084	2.550	1.871
<i>Alauda arvensis</i>	91	0.089	0.993	0.480	0.774	2.550	1.414
<i>Anthus trivialis</i>	64	0.041	1.178	0.064	1.417	1.658	2.828
<i>Carduelis carduelis</i>	86	0.034	0.841	0.389	1.337	2.000	2.828
<i>Certhia familiaris</i>	72	0.026	0.805	0.103	2.182	2.550	1.414
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	75	0.034	1.124	0.337	1.437	3.742	1.118
<i>Delichon urbica</i>	82	0.030	1.264	0.389	1.501	2.550	2.828
<i>Dendrocopos major</i>	124	0.104	0.784	0.262	0.903	2.000	1.871
<i>Dryocopus martius</i>	75	0.023	0.676	0.046	0.756	2.550	1.871
<i>Emberiza citrinella</i>	118	0.140	0.752	2.100	2.344	2.000	1.414
<i>Erithacus rubecula</i>	112	0.101	0.875	0.192	0.557	1.658	1.118
<i>Ficedula albicollis</i>	50	0.040	1.085	0.206	1.175	3.742	1.871
<i>Fringilla coelebs</i>	129	0.233	0.692	1.140	1.160	2.000	1.414
<i>Garrulus glandarius</i>	121	0.053	0.808	0.956	2.922	2.550	1.118
<i>Hippolais icterina</i>	66	0.023	0.900	0.130	1.342	2.000	2.828
<i>Hirundo rustica</i>	98	0.053	1.065	0.328	1.427	2.550	2.828
<i>Lanius collurio</i>	62	0.028	1.141	0.487	1.596	3.742	2.828
<i>Motacilla cinerea</i>	51	0.017	0.994	0.304	1.553	2.550	2.828
<i>Muscicapa striata</i>	61	0.022	1.012	0.060	1.269	1.658	1.871
<i>Oriolus oriolus</i>	68	0.060	0.870	0.520	1.436	2.550	1.871
<i>Parus ater</i>	69	0.057	1.096	0.550	1.450	3.742	1.414
<i>Parus caeruleus</i>	124	0.110	0.758	1.120	1.523	2.000	1.414
<i>Parus major</i>	127	0.178	0.582	0.741	1.095	1.658	1.414
<i>Parus palustris</i>	51	0.014	0.914	0.117	1.419	3.742	1.118
<i>Passer domesticus</i>	72	0.032	0.919	0.427	0.866	2.000	1.871
<i>Passer montanus</i>	85	0.042	1.007	0.612	1.465	2.000	1.414
<i>Phoenicurus ochruros</i>	90	0.041	0.828	0.149	1.102	2.550	1.414
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	81	0.031	0.856	0.617	2.095	2.550	1.871
<i>Phylloscopus collybita</i>	127	0.204	0.469	2.796	2.691	2.550	2.828
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	72	0.033	1.093	0.136	1.902	2.550	1.871
<i>Phylloscopus trochilus</i>	87	0.056	1.449	0.102	1.338	1.414	1.871
<i>Pica pica</i>	67	0.026	1.104	0.146	1.599	1.658	0.707
<i>Picus viridis</i>	78	0.022	0.618	0.571	1.652	2.550	2.828
<i>Prunella modularis</i>	66	0.036	1.099	0.062	0.977	1.658	1.871
<i>Regulus regulus</i>	58	0.033	0.996	0.356	2.044	3.742	1.871
<i>Serinus serinus</i>	81	0.035	0.797	0.631	2.194	2.000	2.828
<i>Sitta europaea</i>	108	0.069	0.910	0.455	2.156	2.550	1.414
<i>Sturnus vulgaris</i>	114	0.128	1.169	0.957	1.053	1.658	1.118
<i>Sylvia atricapilla</i>	128	0.250	0.457	6.129	3.063	2.550	1.871
<i>Sylvia borin</i>	81	0.045	0.955	0.355	1.493	2.000	1.871
<i>Sylvia communis</i>	105	0.065	1.010	1.285	1.524	2.550	1.871
<i>Sylvia curruca</i>	80	0.037	1.067	0.607	1.504	2.550	1.871
<i>Troglodytes troglodytes</i>	102	0.071	1.002	0.539	2.806	2.000	2.828
<i>Turdus merula</i>	129	0.234	0.553	0.744	0.932	1.414	1.414
<i>Turdus philomelos</i>	127	0.178	0.670	0.566	1.435	1.414	1.414
<i>Turdus pilaris</i>	59	0.030	1.183	2.262	3.737	2.000	1.414
<i>Turdus viscivorus</i>	87	0.059	1.132	0.229	1.681	2.550	1.414

species	PCA sf	PCA morph	range (mil. km2)	forest dep	nest type	saturation
<i>Acrocephalus palustris</i>	-1.645	-1.787	2.26	low	OA	11.88
<i>Alauda arvensis</i>	-0.348	0.243	33	no	G	45.88
<i>Anthus trivialis</i>	-1.148	-0.865	12.3	medium	GC	14.02
<i>Carduelis carduelis</i>	-1.477	-1.724	9.92	low	OA	13.59
<i>Certhia familiaris</i>	-1.788	-1.758	20.5	high	H	11.99
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	0.601	-0.245	10.4	medium	OA	19.36
<i>Delichon urbica</i>	-1.279	-0.006	16.2	low	H	13.31
<i>Dendrocopos major</i>	1.390	2.378	24.4	medium	H	34.96
<i>Dryocopus martius</i>	12.004	9.185	19.6	high	H	10.48
<i>Emberiza citrinella</i>	-0.922	-0.509	12.9	low	GC	57.04
<i>Erithacus rubecula</i>	-1.373	-1.500	6.42	low	H	35.72
<i>Ficedula albicollis</i>	-1.550	-1.365	1.16	no	H	29.81
<i>Fringilla coelebs</i>	-1.148	-0.769	7.15	low	OA	80.51
<i>Garrulus glandarius</i>	5.813	6.221	21.8	medium	OA	19.37
<i>Hippolais icterina</i>	-1.582	-1.425	5.5	medium	OA	8.58
<i>Hirundo rustica</i>	-1.306	1.726	43.4	no	H	23.54
<i>Lanius collurio</i>	-0.704	-0.023	5.36	low	OA	15.32
<i>Motacilla cinerea</i>	-1.359	0.405	16.6	no	H	8.47
<i>Muscicapa striata</i>	-1.435	-0.863	11.8	low	OA	7.66
<i>Oriolus oriolus</i>	1.187	2.712	10.5	high	OA	25.35
<i>Parus ater</i>	-1.755	-2.385	52.5	medium	H	52.59
<i>Parus caeruleus</i>	-1.672	-2.028	9.62	low	H	40.4
<i>Parus major</i>	-1.341	-1.261	32.6	medium	H	60.49
<i>Parus palustris</i>	-1.720	-2.050	9.04	medium	H	8.79
<i>Passer domesticus</i>	-0.800	-1.310	34.8	low	H	14.61
<i>Passer montanus</i>	-1.117	-1.788	38.4	low	H	15.24
<i>Phoenicurus ochruros</i>	-1.449	-0.832	12.6	no	H	18.67
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	-1.464	-1.282	5.28	low	H	6.62
<i>Phylloscopus collybita</i>	-1.857	-2.346	17	medium	GC	77.46
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	-1.746	-1.688	4.06	medium	GC	16.75
<i>Phylloscopus trochilus</i>	-1.788	-2.011	15.8	medium	GC	19.22
<i>Pica pica</i>	8.922	10.473	32.1	low	CA	8.19
<i>Picus viridis</i>	7.185	3.854	11.8	low	H	3.66
<i>Prunella modularis</i>	-1.193	-1.567	4.68	medium	OA	11.86
<i>Regulus regulus</i>	-1.970	-2.879	13.2	medium	CA	33.54
<i>Serinus serinus</i>	-1.649	-1.908	2.42	low	OA	12.59
<i>Sitta europaea</i>	-1.105	-1.481	23.3	high	H	28.6
<i>Sturnus vulgaris</i>	1.714	1.149	8.87	low	H	45.3
<i>Sylvia atricapilla</i>	-1.322	-1.358	6.86	medium	OA	87.04
<i>Sylvia borin</i>	-1.317	-1.327	9.65	medium	OA	15.54
<i>Sylvia communis</i>	-1.511	-1.351	9.16	no	OA	28.03
<i>Sylvia curruca</i>	-1.626	-1.855	8.17	low	OA	16.03
<i>Troglodytes troglodytes</i>	-1.798	-3.393	20.6	medium	H	33.7
<i>Turdus merula</i>	2.518	2.517	10.7	medium	OA	73.93
<i>Turdus philomelos</i>	1.490	1.229	5.8	low	OA	57.21
<i>Turdus pilaris</i>	2.909	3.171	9.16	medium	OA	5.72
<i>Turdus viscivorus</i>	3.530	3.679	5.94	low	OA	27.57

