

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Ekologická a evoluční biologie



Jan Farkač

**Vztah mezi lokální početností a regionálním rozšířením:
vliv ekologické specializace**

**Abundance-distribution relationship: the importance of ecological
specialization**

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Michal Ferenc

Praha, 2015

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. května 2015

Podpis

Poděkování

Chtěl bych poděkovat především Davidovi Hořákovi, který byl mým školitelem a Michalovi Ferencovi, mému konzultantovi. Oba mi poskytli mnoho rad a vřelé pomoci. Moje poděkování patří i mé sestře Kláře, která mi také poskytla mnoho rad, přítelkyni Veronice za její podporu a v neposlední řadě i mým rodičům za podporu rodičovskou.

Obsah

Abstrakt	4
Abstract	5
1 Úvod	7
2 Vztah mezi lokální početností a velikostí areálu	8
2.1 Obecně o vztahu	8
2.2 Hypotézy vzniku vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu (abundance-range size relationship).....	11
2.2.1 Hypotézy chybného měření	11
2.2.2 Biologické mechanismy	12
2.3 Přehled studií vztahu mezi početností a velikostí areálu	13
2.3.1 Studie	13
2.3.2 Výjimky	15
2.4 Vliv míry specializace na pozitivní vztah mezi lokální početností a rozšířením („resource breadth hypothesis“)	17
2.4.1 Co je to ekologická specializace?	17
2.4.2 Hypotéza resource breadth	17
3 Vliv šířky niky na jednotlivé složky vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu	19
3.1 Měření šířky niky	19
3.2 Vztah mezi šířkou niky a velikostí areálu	19
3.3 Vztah mezi šířkou niky a početností	21
4 Závěr	23
5 Použitá literatura	24

Abstrakt

Vztah mezi lokální početností a velikostí areálu je obecnou makroekologickou patrností. Je běžně pozitivní, nicméně se najdou i výjimky. Co za tím stojí, však jasné není. Mechanismy vysvětlující tento vztah jsou různé, od těch, které se opírají pouze o statistické chyby, přes ty, které vztah odůvodňují přes metapopulační dynamiku či míru ekologické specializace (ty jsou nejdiskutovanější). Je ale velmi pravděpodobné, že více z těchto mechanismů pracuje dohromady. Dobře tento vztah vysvětluje hypotéza „resource breadth“, která u generalistů předpokládá široké rozšíření a vysokou početnost na rozdíl od specialistů, kde by tomu mělo být přesně obráceně. K tomu se pojí další dva vztahy, a sice vztah šířky niky k velikosti areálu, respektive početnosti. Zatímco ten první je poměrně dobře prostudovaný, ten druhý zdaleka ne tolik. Tato práce shrnuje dosavadní poznatky na téma vztahu mezi rozšířením a početností s důrazem na ekologickou specializaci a možnosti, jakým daný vztah ovlivňuje.

Klíčová slova: geografická distribuce, lokální početnost, šířka niky, ekologická specializace

Abstract

The relationship between local abundance and regional distribution is a widespread ecological pattern. It is frequently reported to be positive, however exceptions have been evidenced. But the explanation is not clear at all. There are many of mechanisms explaining this relationship, from those related to statistical issues, those explaining it by metapopulation dynamics, to rates of ecological specialization, which are the most frequently considered. But it is likely that certain mechanisms work together. One of the principal hypotheses is the resource breadth hypothesis, which claims that generalists tend to be more abundant and widespread whereas specialists occur in small range and less abundant. There are two ecological relationships linked to ecological specialization. It is a niche breadth-range size relationship and niche breadth-abundance relationship. While the former is well documented, the information about latter is rather scarce. This thesis sums up existing studies about distribution-abundance relationship with a special focus on importance of ecological specialization.

Key words: geographical distribution, local density, niche breadth, ecological specialization

1 Úvod

V přírodě nabývají druhy různých početností a stejně tak i různých velikostí areálu. Některé druhy jsou velmi početné a hojně rozšířené (například kos černý, *Turdus merula* nebo kavka obecná, *Corvus monedula*), jiné mají početnost i rozšíření poměrně omezené (například kavče červenezobé, *Pyrrhocorax pyrrhocorax*). Pak zde jsou ještě druhy, které mají sice velkou lokální početnost, nikoliv však areál. A obráceně druhy s velkým rozšířením, ale nízkou početností. Nikdo ale nedokáže říct, co přesně za tím stojí.

„Who can explain why one species ranges widely and is very numerous, and why another allied species has a narrow range and is rare?“

Charles Darwin, 1859

Na to, že ekologie jako taková byla nazývána jako studie rozšíření a početností druhů, se o těchto složkách velmi dlouho mnoho nevědělo, ba ani nezkoumalo (Hanski et al. 1993). Až počátkem osmdesátých let vyšly studie dávající najevo, že druhy se širokým rozšířením mají tendenci být zároveň i lokálně početné (Hanski 1982), pravděpodobně první zmínka přišla ale už dříve, ve studii McNaughton and Wolf (1970). Následně bylo navrženo mnoho hypotéz snažících se vysvětlit vztah mezi lokální početností a regionálním rozšířením. Jedny tvrdí, že jde jen o statistický artefakt (Brown 1984; Harvey 1996), jiné se opírají o zdroje a jejich využívání organismy (Brown 1984; Hanski et al. 1993), další o metapopulační dynamiku (Hanski et al. 1993) a jiné mechanismy (Holt et al. 1997).

Během dalších let bádání se z pozitivního vztahu lokální početnosti a velikosti areálu stalo ekologické pravidlo. Navzdory tomu, že v tomto vztahu vychází ve většině studií pozitivní korelace, existuje poměrně velká míra nevysvětlené variability, a tedy se vyskytují i výjimky, kdy je tento vztah negativní, či chybí. Právě výjimky jsou místa, která nám mohou pomoci poodhalit některá tajemství stojící za tímto vztahem.

Nejvíce diskutovanou hypotézou je ta, se kterou přišel J. H. Brown (1984). Ta vztah vysvětluje mírou ekologické specializace druhů. V této práci se pokusím shrnout mnohaletá bádání a mechanismy, které se týkají vlivu ekologické specializace na vztah mezi lokální početností a regionálním rozšířením.

2 Vztah mezi lokální početností a velikostí areálu

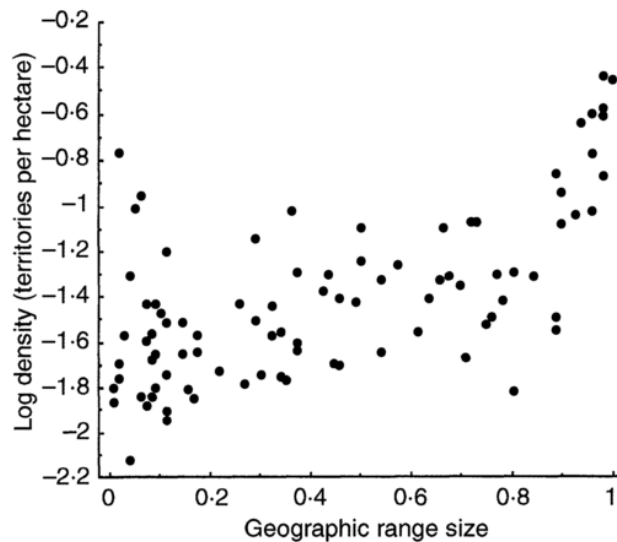
2.1 Obecně o vztahu

Už po mnoho desetiletí si ekologové po celém světě dávají za cíl přijít nejednoduchému vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu na kloub. Za základní princip vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu byla dlouho považována teorie o evolučních adaptacích, které některým druhům zkrátka umožňovaly větší úspěšnost (a tedy i větší početnost a širší rozšíření), než těm ostatním (McNaughton & Wolf 1970). Od devadesátých let začalo být publikováno mnoho nových hypotéz snažících se vysvětlit tento vztah, které se během pár let začaly ujímat, aby se následně od teorie o evolučních adaptacích upustilo.

Pozitivní vztah mezi velikostí areálu a lokální početností (definovanou jako počet jedinců na jednotku oblasti nebo populační hustota, obr. 1) je hojně považován za klíčový prvek makroekologie (Lawton 1999). Přestože je tento vztah typicky pozitivní, rozhodně nemůže být považován za univerzální. V některých studiích není prokázán, v jiných je dokonce publikován jako negativní (Gaston & Lawton 1990).

Většina studií vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu byla provedena na avifauně, neboť právě ptáci jsou díky velkému zájmu dobrovolníků a amatérských ornitologů skupinou s mnoha kvalitními záznamy o výskytech druhů (Brändle & Brandl 2001). Studie byly mimo ptáky (Lacy & Bock 1986) provedeny i na mnoha jiných skupinách, například savcích (Blackburn et al. 1997), rybách (Macpherson 1989), měkkýších (Russell & Lindberg 1988), motýlech (Conrad et al. 2001; Pollard et al. 1995), dále u protist (Holt et al. 2002) a několik studií bylo provedeno i na rostlinách (Thompson et al. 1998), kterým se zde ale věnovat nebudu. Veliká je nejen škála taxonomických skupin, které byly studovány, ale i škála prostorová. Daný vztah byl doložen v prostorových měřítkách od mikroskopických bezobratlých žijících ve fragmentech mechů na kamenech (Gonzalez et al. 1998) po avifaunu celé Severní Ameriky (Brown & Maurer 1987). Jak už tato variabilita napovídá, přestože bylo nejvíce studií provedeno v terestrických ekosystémech, ani sladkovodní (Heino 2005) či mořské (Foggo et al. 2003) habitaty nebyly vynechány. Bohužel, stejně heterogenní jsou i pojmenování tohoto vztahu, což poměrně snižuje přehlednost a tedy i ztěžuje práci, a tak Borregaard & Rahbek (2010) navrhl k popisování jakýchkoli vztahů mezi početností a rozšířením obecný název „distribution abundance relationship“. Jak už bylo naznačeno výše,

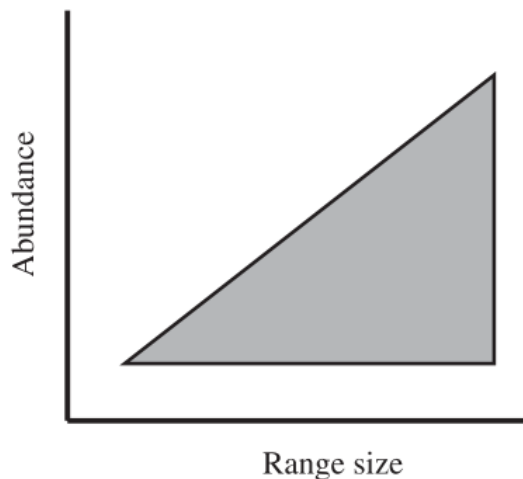
ne vždy je výsledkem studie jen vztah pozitivní, někdy je negativní (Ford 1990), či úplně chybí (Willson 1974).



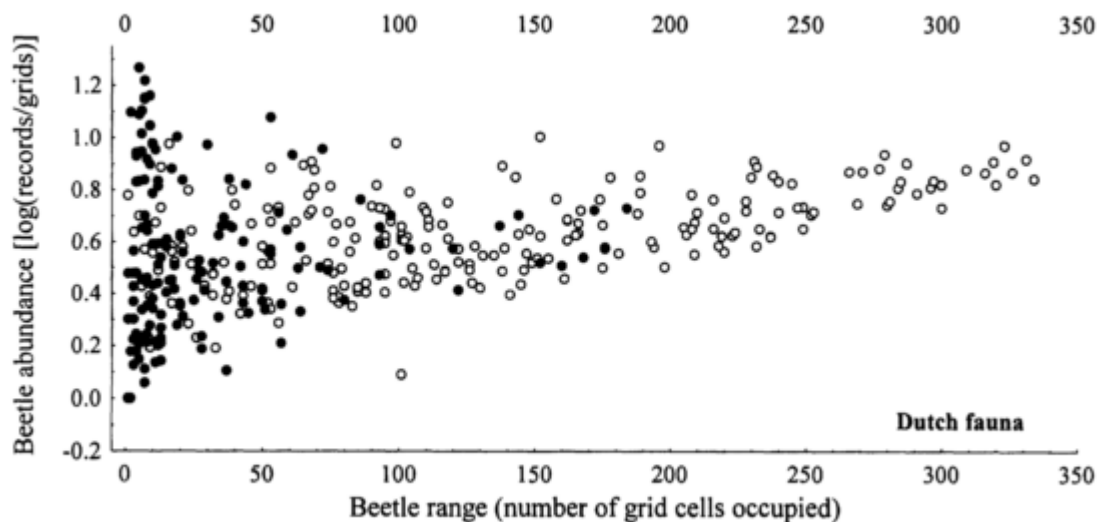
Obr. 1: Vztah mezi lokální densitou a podílem obsazených míst (ptačí druhy, Británie) (Gaston et al. 1997).

Vztah mezi lokální početností a regionálním rozšířením nemusí být však vždy lineární. Byly publikovány studie, kde podoba vztahu byla triangulární, trojúhelníkovitá (Obr. 2) (Brown & Maurer 1987; Symonds & Johnson 2006). Brown & Maurer (1987) k tomuto vztahu podávají poměrně přesvědčivé vysvětlení. Jde o to, že by široce rozšířené druhy měly dosahovat vyšší mezidruhové variability ve velikosti těla a v metabolických nárocích. Na rozdíl od druhů s omezeným rozšířením by tedy ty široce rozšířené měly dosahovat také vysoké variability v početnostech. Gaston (1998) doplnil, že triangulární vztah bude pravděpodobně charakteristický při měření ve velkých prostorových měřítkách a při velké ekologické a taxonomické variabilitě v prostředí. Na druhou stranu ale Kotze et al. (2003) sice ve své studii střívkovitých brouků Belgie, Dánska a Německa také prokázali triangulární vztah, nicméně obrácený, než výše popsany. Větší variabilitu v početnostech zde zastávají druhy s úzkou nikou (Obr. 3). Odůvodňuje to tím, že specialisté mohou být různě úspěšní na svých biotopech, z čehož vzniká velká variabilita v početnostech, zatímco generalisté vykazují obecnější a jednotnější úroveň početnosti.

Velmi důležitým požadavkem ke studování tohoto problému je, aby měly studie detailní a obsáhlé odhady lokálních početností z rozsáhlých a standardizovaných terénních průzkumů. Jedním z největších problémů při zkoumání vztahu mezi početností a rozšířením je totiž zajištění velmi dobrých dat, aby se předešlo nejen, ale především falešné pozitivní korelaci způsobené nedostatečným nebo špatným samplingem (Hanski et al. 1993). Nedůsledný sběr dat totiž může způsobit statistickou chybu, která vyústí ve falešný pozitivní vztah.



Obr. 2: Triangulární vztah mezi lokální početností a velikostí areálu (Symonds and Johnson 2006 podle Brown and Maurer 1987).



Obr. 3: Obrácený triangulární vztah (Kotze et al. 2003).

2.2 Hypotézy vzniku vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu (*abundance-range size relationship*)

Navzdory všudypřítomnosti tohoto vztahu, není stále zřejmé, co k němu vede. Je navrženo několik hypotéz, které se pozitivní vztah mezi lokální početností a velikostí areálu snaží vysvětlit. Část z nich jsou hypotézy, které tvrdí, že jde pouze o statistický artefakt, část se opírá o čistě biologické mechanismy (Gaston et al. 1997). Nicméně je velmi pravděpodobné, že mechanismy fungují dohromady (Cowley et al. 2001).

2.2.1 Hypotézy chybného měření

Mezi hypotézy, které tento vztah dávají za vinu pouze statistickému artefaktu, patří hypotézy „sampling artefact“ (vzorkovací artefakt) a „phylogenetic non-independence“ (fylogenetická závislost).

Dle „sampling artefact“ hypotézy vzniká pozitivní korelace nepřesným samplingem. V praxi vzácnější, méně rozšířené druhy detekujeme s daleko menší pravděpodobností, nežli druhy běžné, vyskytující se ve větších hustotách, přestože by jejich rozšíření bylo rovnocenné (Brown 1984; Gaston et al. 1997). Brown (1984) nicméně vidí dva důvody, proč tato hypotéza není dostatečná k vysvětlení celého vztahu mezi početností a rozšířením. Zprv se domnívá, že je tento efekt, minimálně v některých případech, k vysvětlení uvedené míry změny geografického areálu se vzrůstající densitou příliš slabý. Zadruhé je přesvědčený, že jisté soubory dat jsou velmi precizně provedené. Efekt tohoto mechanismu má pravděpodobně vliv pouze na malých prostorových škálách, při rozšíření druhů kvantifikovaném jako poměr lokalit, na kterých se vyskytují a při ne příliš dobře odvedeném samplingu (Hanski et al. 1993).

Další hypotéza se opírá o fylogenetickou nezávislost. V případě, že sčítané druhy mají společného předka, nemusí být data kvůli jejich fylogenetické příbuznosti nezávislá (Harvey 1996). Pak by snadno mohla vzniknout uměle vytvořená vazba mezi početností a velikostí areálu. Například Nee et al. (1991) prokázal negativní korelaci mezi početností a velikostí těla u britských ptáků, kdy pěvci vykazovali vysokou početnost a malá těla, kdežto ostatní ptačí skupiny byly početné málo, zatímco dorůstaly větších velikostí těl. Bohužel to ale neprokazuje žádný skutečný vztah, nýbrž jen evoluční rozdílnost mezi pěvci a ostatními ptačími skupinami.

Wright (1991) přišel s tím, že je tento pozitivní vztah mezi lokální početností a rozšířením předem daný. Pro představu uvádí přirovnání k házení zrněk rýže na mřížku. Při

upuštění pár zrněk bude výskyt (počet obsazených políček) i početnost (počet zrněk na políčko) nízká. Pokud ale rozhodíme více zrněk, počet zrněk na políčko naroste a prakticky každé políčko bude obsahovat alespoň jedno zrnko. Při zvyšování početnosti zpočátku rychle narůstá i výskyt, pak se ale jen asymptoticky přibližuje jedné.

2.2.2 Biologické mechanismy

Hypotéz vysvětlujících vztah mezi lokální početností a rozšířením je více (viz review Borregaard & Rahbek 2010; Gaston et al. 1997), zmíním se tedy jen o některých, těch podstatnějších.

„Range position“ hypotéza (poloha areálu) je založena na pozorování Grinnella (1917), že se početnosti druhů snižují směrem k hranicím jejich geografických areálů. V případě špatného výběru oblasti ke studii by mohly být běžné druhy v daném místě detekovány pouze jako okrajové/vzácné, neboť by do studované oblasti mohl zasahovat pouze okraj jejich areálu. To by mohlo vyústit v pozitivní korelaci mezi početností a rozšířením (Bock & Ricklefs 1983).

Hypotéza „resource availability“ (dostupnost zdrojů) Hanski et al. (1993) vysvětluje pozitivní korelaci mezi početností a velikostí areálu na základě dostupnosti zdrojů. Přesněji, druhy které využívají běžnější (častější) a také více rozšířené zdroje, se mohou stát početnými a široce rozšířenými. U druhů využívajících vzácné zdroje (nepočetné, nerozšířené) by pak naopak nastal případ malých početností na malých areálech.

Následující hypotéza „vital rates“ (Holt et al. 1997) je považována za jedno z nejjednodušších vysvětlení pozitivního vztahu mezi početností a velikostí areálu (Gaston et al. 1997). Tvrdí se v ní, že počet osídlených lokalit i lokální početnost druhů jsou dány mírou narození a mírou úmrtí mezi populacemi. Vysoký populační růst tedy může vést k vysoké početnosti, která dále umožní obsazení více lokalit (Holt et al. 1997).

O'Connor (1987 ex Gaston et al. 1997) přináší další potenciální hypotézu k vysvětlení vztahu mezi abundancí a rozšířením. Jmenuje se „density-dependent habitat selection“ (hustotě závislý výběr prostředí) a daný mechanismus vysvětluje vztah na základě vnitrodruhové kompetice. Ve chvíli, kdy jsou jedinci v populacích s vysokou densitou, jsou nuceni osídlit další habitaty, které pro ně však nejsou optimální. To samozřejmě zvýší výskyt daného druhu a zároveň rozšíří jeho míru ekologické tolerance (minimálně habitatovou šířku niky).

Další hypotéza vysvětluje tento vztah na základě metapopulační dynamiky. Jmenuje se jednoduše „metapopulation dynamics“ a jak už název napovídá, vysvětlení k pozitivnímu vztahu mezi početností a velikostí areálu má od ostatních odlišné. Tvrdí, že lokálně početné druhy poskytují více migrujících jedinců mezi metapopulacemi druhů, kteří mají šanci na kolonizování dalších oblastí. Zároveň se snížením míry extinkce jednotlivých metapopulací to podporuje vznik metapopulací nových, ze kterých vzejdou další migranti a s pozitivní zpětnou vazbou nabudou i velkého rozšíření (Hanski 1991).

Poslední hypotézou, o které se zmíním, je hypotéza „resource breadth“ (o šířce spektra využívaných zdrojů), která je založena na ekologické specializaci druhů. Podle Gregory & Gaston (2000) patří tato hypotéza spolu s „resource availability“ hypotézou mezi přední mechanismy vysvětlující tento vztah. Princip je takový, že druhy se širokou tolerancí k prostředí (tj. se širokou nikou, generalisté) jsou schopni využít větší škálu zdrojů, a tedy budou moci dosahovat větších abundancí na větším území, které jsou díky této vlastnosti schopné osídlit. Na druhé straně druhy s omezenou tolerancí vůči prostředí (tj. s úzkou nikou, specialisté), které jsou schopné využít pouze malý rozsah zdrojů, nedosáhnou ani vysokých densit, ani širokého rozšíření (Brown 1984). Jelikož je tato hypotéza zásadní částí mé bakalářské práce, více se o ní zmíním níže, ve vlastní kapitole.

2.3 Přehled studií vztahu mezi početností a velikostí areálu

2.3.1 Studie

Převážná většina studií vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu vykazuje pozitivní korelace, nicméně vyskytují se i takové, kde vyšla korelace negativní nebo kde nebyla prokázána žádná. Většina z publikovaných studií byla provedena na avifauně, ale ostatní zahrnují velké spektrum nejen různých taxonomických skupin. Stejně tak variabilní jsou i prostorové škály, ve kterých byly studie provedeny. Zde uvádím tabulku (Tab. 1) s přehledem studií vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu.

Autor	Taxonomická skupina	Vztah	Měřítko
Berkström et al. (2012)	ryby	0	lokální
Blackburn et al. (1998)	ptáci	+	regionální
Bock (1987)	ptáci	+	regionální
Bock & Ricklefs (1983)	ptáci	+	kontinentální
Brändle & Brandl (2001)	ptáci	+	regionální
Brändle & Brandl (2001)	ptáci	0	kontinentální
Brown (1984)	zooplankton	+	regionální
Brown (1984)	ptáci	+	regionální
Brown (1984)	savci	+	lokální
Brown & Maurer (1987)	ptáci	+	kontinentální
Cowley et al. (2001)	motýli	0	lokální
Foggo et al. (2003)	bezobratlí estuáru	+	regionální
Ford (1990)	ptáci	-	kontinentální
Gaston & Lawton (1988)	hmyz	+	lokální
Gaston & Lawton (1990)	ptáci	+	regionální
Gonzalez et al. (1998)	členovci	+	mikroskopické
Hanski (1982)	hmyz	+	lokální
Heino (2005)	hmyz	+	lokální
Hengeveld & Haeck (1982)	ptáci	+	regionální
Holt & Gaston (2003)	savci	+	regionální
Holt & Gaston (2003)	ptáci	+	regionální
Johnson (1998)	savci	-	kontinentální
Kotze et al. (2003)	hmyz	+	regionální
Lacy & Bock (1986)	ptáci	+	kontinentální
Macpherson (1989)	ryby	+	regionální
Owen & Gilbert (1989)	hmyz	+	lokální
Päivinen et al. (2005)	motýli	-	regionální
Reif et al. (2006)	ptáci	0	lokální
Russell & Lindberg (1988)	měkkýši	+	regionální
Symonds & Johnson (2006)	ptáci	0	regionální
Willson (1974)	ptáci	0	lokální
Wright (1983)	zooplankton	+	regionální

Tab. 1: Přehled studií na téma vztahu mezi početností a velikostí areálu (pozitivní +; negativní -; bez korelace 0).

2.3.2 Výjimky

Říká se, že výjimka potvrzuje pravidlo. Ať je to pravda či ne, výjimky z obecných vzorů nám představují široké možnosti pro pochopení velké škály důležitých vlivů na daný vztah (Slatyer et al. 2013). Jak už zde bylo řečeno, přestože je pozitivní vztah mezi lokální početností a velikostí areálu téměř pravidlem, dají se najít výjimky, které jsou ale zároveň docela dobře vysvětlitelné. Gaston & Lawton (1990) to dávají za vinu případům, kdy se daný habitat citelně liší od spektra habitatů v daném regionu. Tam se může objevit druh specializovaný právě na odlišný habitat, ve kterém dosahuje vysoké početnosti, ovšem bez možnosti šíření. S další možností absence pozitivního vztahu přichází Brown (1995 ex. Reif et al. 2006), který tvrdí, že by k tomu mohlo dojít u ostrovních komunit. U těch dochází k vysokým početnostem endemických druhů způsobeným zaprvé slabou mezidruhovou kompeticí, neboť na ostrovech druhů bývá málo, což umožňuje širší využití zdrojů (a tedy větší početnost) (MacArthur et al. 1972) a zadruhé izolovaností ostrovů, která umožňuje stabilní prostředí k dobré adaptaci na lokální podmínky (Thiollay 1997). Navíc by široce rozšířené druhy neměly na ostrovech dosahovat vysokých početností kvůli tomu, že jsou při snaze o kolonizaci vystaveny nejen neznámému prostředí, ale i druhům, které jsou na něj dobře adaptované (Jones et al. 2001). Mnoho společného mají s ostrovy geograficky izolovaná a vysoko položená místa tropů. Týká se to například počtu přítomných druhů, který je nízký (Rahbek 1995), poměru endemických druhů, který je vysoký (Fjeldsaå & Lovett 1997) a jejich vysokou lokální početností (Manne et al. 1999).

Reif et al. (2006) neprokázali ani pozitivní ale ani negativní korelaci mezi lokální abundancí a mírou rozšíření. Studie byla zaměřena na avifaunu vysoko položených míst afrických tropů. Vyšlo najevo, že horské druhy včetně tamních endemitů mají relativně vysoké lokální abundance a mnoho zaznamenaných, široce rozšířených druhů dosahuje nižších početností (Reif et al. 2006). Nabízí se zde otázka ohledně kvality nasbíraných dat, jež by mohla ovlivnit výsledek (Gaston et al. 1997), nicméně autoři jsou přesvědčeni, že tomu tak u jejich studie není (Reif et al. 2006). Dále upozorňují na to, že tato výjimka není v afrotropickém regionu úplně ojedinělá (Nana et al. 2014). K podobným výsledkům – vysoké početnosti endemických i neendemických horských druhů oproti druhům široce rozšířeným – se totiž dopracovali i jejich kolegové ve studiích avifauny v Kumbria Forest (Angola), respektive severním Mosambiku (Ryan et al. 1999; Sekercioglu & Riley 2005).

Další výjimka z pozitivního vztahu vychází ze studie Symonds et al. (2006). Autoři zde neprokázali žádný vztah mezi velikostí areálu a lokální početností u 272 detekovaných australských pěvců. V jednom z jejich vysvětlení absence vztahu popisují Austrálii jako neobvyklou geografickou oblast pro provádění výzkumu. Austrálie se totiž vymyká i ostatním makroekologickým trendům, jako například tomu mezi druhovou bohatostí a zeměpisnou šířkou (Cotgreave & Harvey 1994). Další možné vysvětlení spočívá v ptačí výsadě schopnosti letu, který jim poskytuje potenciál pro rychlé a rozsáhlé rozšíření. Zároveň většinu kontinentu pokrývá poušť a aridní buš, které mohou druhy tlačit k méně početným populacím. Schoehner (1987) podotýká, že u široce rozšířených druhů Austrálie je veliká pravděpodobnost, že budou obývat velkou část právě aridních oblastí, což způsobí malé početnosti. To může mít za následek negativní vztah mezi lokální početností a mírou rozšíření.

Překvapivý výsledek vzešel také ze studie australských ptáků, neboť se v ní očekávaný pozitivní vztah mezi lokální početností a velikostí areálu neprokázal. Přestože výsledky ukazovaly u generalistů tendenci k vyšší lokální početnosti, tendenci k většímu areálu už nikoli (Ford 1990).

Päivinen et al. (2005) prokázali ve studii finských motýlů silnou negativní vazbu mezi densitou a rozšířením. Sice obě dimenze měřené niky (habitatové niky dospělců a potravní niky larev) vykazaly pozitivní korelaci s velikostí areálu rozšíření, ale překvapivě korelovaly negativně s densitou. Poukazují na velmi důležitý faktor tohoto vztahu, a sice na geografickou lokaci studie – na okraji geografického areálu jsou totiž vhodné lokality více izolované než v centru areálu, osídlené jsou tedy pak jen ty největší a nejkvalitnější lokality. A to právě může podporovat negativní vztah.

Dále Johnson (1998) zjistil negativní vztah mezi početností a rozšířením u starobylých australských vačnatců (nikoliv však už u recentně vyvinutých druhů – do nich zahrnuje ty, které prošly radiací ze společného předka během posledních čtyř milionů let).

2.4 Vliv míry specializace na pozitivní vztah mezi lokální početností a rozšířením („resource breadth hypothesis“)

2.4.1 Co je to ekologická specializace?

Míra ekologické specializace nám udává, jak velké spektrum zdrojů jsou dané druhy schopné využít (= jak mají širokou niku). Kdybychom druhy podle této vlastnosti seřadili na osu, na jednom pólu by se objevili generalisté (nejširší nika) a na druhém specialisté (nejúžší nika), mezi těmito extrémů však existuje plynulý přechod (Kotze et al. 2003). Generalisté jsou ty druhy, které jsou schopné využít velké spektrum zdrojů a specialisté naopak ti, kteří se zaměřují jen na určité zdroje. Mezi těmito póly, tedy mezi rozmanitostí využívaných zdrojů a efektivitou využívaných zdrojů je pravděpodobně evoluční trade-off (Clavel et al. 2011). Nika jako taková je dle definice Grinnella (1917) založena na odezvě na podmínky prostředí, ve kterém se jedinec (druh) vyskytuje. Prostor nabízí mnoho dimenzí k určení niky, ať už jde o potravu, habitat, klima, světlo atd. (Hutchinson 1957 ex Slatyer et al. 2013).

Klasifikace specialistů a generalistů není však úplně jednoduchá, záleží, zdali je měření provedeno mezi druhy, populacemi, či jedinci (Roughgarden 1972) a také na prostorovém měřítku, neboť se lokální generalisté mohou v regionálním měřítku jevit jako specialisté a naopak (Gaston et al. 1997).

2.4.2 Hypotéza resource breadth

Jako první propojil vztah velikosti areálu k početnosti se šířkou niky James Brown (1984), zároveň je také hypotézou nejčastěji uznávanou. Jak už jsem naznačil výše, jde o toleranci druhů k prostředí (šířku niky) – čím větší, tím větší areál i početnost. Tento mechanismus začal být známý dle svého autora jako Brownova hypotéza, nicméně Gaston et al. (1997) navrhli lepší a výslovnější název „resource breadth hypothesis“. Brownovo vysvětlení mezidruhového vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu se zdá být totiž v něčem nedostatečné. Předpokládá se v něm, že více rozšířené a více početné druhy dokážou využít širší spektrum zdrojů. Zatímco předpoklad, že velikost areálu vzrůstá se šířkou ekologické niky, je namísto, stejný vliv na abundanci již tak samozřejmý není (Hanski et al. 1993). Gaston et al. (1997) nevidí žádný rozumný důvod, proč by se měla početnost druhů zvětšovat spolu s širším využitím zdrojů (pokud nejsou druhy se širší nikou schopny využít více zdrojů lokálně a tedy být i početnější). Nicméně bylo publikováno několik modelů

předpokládající pozitivní vztah mezi šířkou niky a početností (Kolasa 1989; Sugihara 1980; Tokeshi 1990).

Přestože Brownova hypotéza předpokládá pozitivní vztah mezi abundancí a rozšířením, dá se pomocí ní vysvětlit i vztah negativní, či jeho nepřítomnost. Negativní může nastat u druhů specializovaných na vzácné habitaty. Tedy pokud se habitat, ve kterém je početnost měřena, výrazně liší od běžných habitatů v okolí (tato rozdílnost může být v různých kombinacích struktury habitatu, klimatu nebo dostupných zdrojů). Pak by v něm druh specializovaný právě na tento habitat mohl být naměřen jako velmi početný, avšak v okolních habitatech by se nevyskytoval vůbec (tj. vysoká lokální početnost, malý areál rozšíření) a naopak druhy schopné využít široké spektrum zdrojů (generalisté), nemusí dokázat v neobvyklých habitatech dosáhnout veliké početnosti, přestože jsou široce rozšířené. (Gaston & Lawton 1990).

3 Vliv šířky niky na jednotlivé složky vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu

3.1 Měření šířky niky

Považujeme-li niku dle Hutchinsona (1957 ex Slatyer 2013) za n-dimenzionální, dá se očekávat, že její měření bude nesmírně těžké. Měření šířky niky může být provedeno v mnoha ohledech a jednotlivé osy (části z n-dimenzionální niky; její dimenze) se mohou velmi lišit (Berkström et al. 2012). Velmi tedy záleží na zvolené ose (dimenzi) měřené niky, zdali nastane pozitivní korelace mezi její šířkou a velikostí areálu (to by se samozřejmě týkalo porovnávání jakékoli vlastnosti se šířkou niky) (Harcourt et al. 2002). Při velkém množství naměřených dimenzí nik je tedy více než pravděpodobné, že některé osy budou vykazovat pozitivní korelaci, zatímco jiné negativní. Protože by bylo obtížné vybrat právě jednu dimenzi, je ve většině studií pracováno s několika dimenzemi najednou. Mezi nejčastěji měřené patří nika habitatová a potravní. Nicméně přes všechny rozpory a nejasnosti dílčí pozitivní korelace z mnoha měřených dimenzí představují obecnou podporu pro vztah mezi šířkou niky a velikostí areálu (Slatyer et al. 2013).

I u měření šířky niky se musí dát veliký pozor na to, aby sampling efekt nezpůsobil v diskutovaném vztahu falešný pozitivní vztah. Mohlo by tak nastat například při měření šířky niky druhů na více lokalitách (Hanski et al. 1993). To také názorně předvedli Kolb et al. (2006) při studii cévnatých rostlin lesního habitatu, ze které jim vyplynula pozitivní korelace mezi šířkou niky (zde tolerance vůči pH půdy) a velikostí areálu, nicméně po použití statistických korekcí k potlačení sampling efektu pozitivní vztah zmizel.

3.2 Vztah mezi šířkou niky a velikostí areálu

Předpokládaný vztah mezi šířkou niky a velikostí areálu byl jeden z mnoha navrhovaných mechanismů k vysvětlení běžnosti a vzácnosti (Brown 1984). Brown (1984) dále tvrdí, že by využití širší škály zdrojů a udržování životaschopných populací napříč těmito zdroji mělo vést k osídlení většího areálu daných druhů s výsledkem pozitivní korelace mezi nimi. Z rešerše od Slatyer et al. (2013) vyplývá, že vztah mezi šířkou niky a velikostí areálu je obecný ekologický pattern, neboť jejich přehled studií vykazuje silnou pozitivní korelaci mezi právě šířkou niky a velikostí geografického areálu. Nejsilnější korelace byla nalezena při zkoumání dimenzí niky spojených s tolerancí k životnímu prostředí. Pozitivní byla ale

i s ostatními měřenými dimenzemi – nikou potravní a habitatovou (Slatyer et al. 2013). V tom případě by mohla šířka niky dobře posloužit pro předpovídání velikosti areálu druhů.

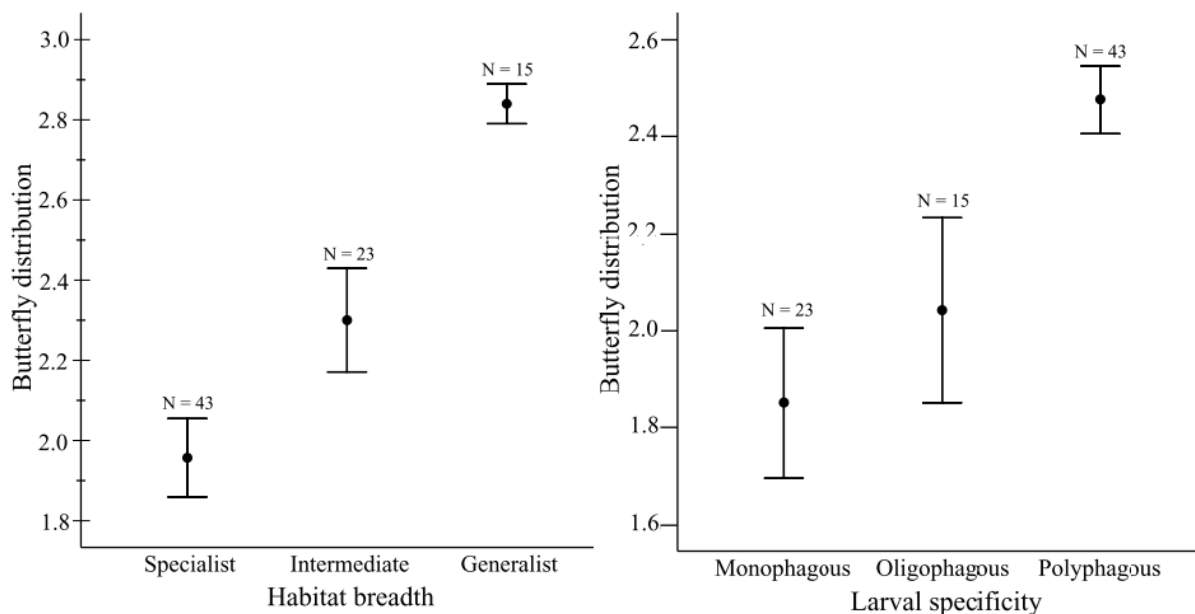
McCauley et al. (2014) ve své studii šídel Severní Ameriky prokázali pozitivní vztah mezi šířkou habitatové niky a velikostí areálu. Na pěti druzích blešivců severní polokoule byl tento pozitivní vztah také prokázán (Gaston & Spicer 2001) a podobně studie hmyzu vázaného na vodu v části Finska prokázala taktéž pozitivní korelaci mezi diskutovanými proměnnými (Heino 2005).

Šířka habitatové niky dospělců a potravní niky larev finských motýlů také vykazuje silnou pozitivní korelaci s velikostí areálu (Obr. 4) (Päivinen et al. 2005). Podobně byla prokázána pozitivní korelace mezi šířkou habitatové niky a velikostí areálu u motýlů severního Walesu (Cowley et al. 2001) a u motýlů Velké Británie mezi šířkou potravní niky a velikostí areálu (Dennis et al. 2005). Pozitivní vztah šířky niky k rozšíření nebyl u motýlů prokázán jen na starém kontinentě, ale i u motýlů Kalifornie. V tomto případě to bylo mezi šířkou potravní niky a velikostí areálu (Jahner et al. 2011). Ještě další studie byla provedena na motýlech, v tomto případě modráskovitých Severní Ameriky. Zde ale žádná vazba mezi mírou specializace a regionálním rozšířením prokázána nebyla (Hughes 2000).

U primátů byl tento vztah prokázán dvakrát. Jednak při výzkumu v Africe, kdy v pozitivním vztahu s velikostí areálu byla šířka jak potravní, tak i habitatové niky (Eeley & Foley 1999). A zadruhé při zkoumání osmi druhů primátů v Jižní Americe, kdy rozšíření pozitivně korelovalo se šířkou habitatové niky (nikoliv však už se šířkou niky potravní) (Lehman 2004).

Jednou z mála publikovaných výjimek z tohoto vztahu, je studie avifauny ve východní části Německa, ve které pozitivní vztah rozšíření k šířce habitatové niky nebyl prokázán (Brändle et al. 2002).

Williams et al. (2006) také prokázali vztah mezi šířkou niky (zde potravní) a velikostí areálu, nicméně obrácený, než by se dalo očekávat. Žáby tropického deštného lesa v australském severním Queenslandu vykazují negativní vztah mezi šířkou potravní niky a velikostí areálu. Tedy geograficky omezené druhy jsou potravními generalisty a široce rozšířené druhy jsou potravními specialisty. Autoři se domnívají, že je to dáno extinkčním filtrem, kdy druhy náchylné na vymření (obecně druhy specializované a s malým rozšířením) disponují alespoň širší potravní nikou (jsou potravní generalisté), což jejich šance na přežití zvyšuje.



Obr. 4: Šířka habitatové niky dospělců, respektive šířka potravní niky larev ve vztahu k velikosti rozšíření (Päivinen et al. 2005).

3.3 Vztah mezi šířkou niky a početností

Zatímco ve vztahu šířky niky a velikosti areálu se vyskytuje mnoho pozitivních korelací, u vztahu šířky niky k abundanci už jich tolik není. Není totiž úplně jednoduché představit si, proč by širší nika měla vést k vyšším densitám (Päivinen et al. 2005). Mohlo by k tomu však nastat díky snížení vnitrodruhové kompetice, způsobené schopností využít více zdrojů. Nehledě na to ale samozřejmě velmi záleží na právě měřené dimenzi niky (Gaston & Lawton 1990).

Výše zmíněná studie hmyzu vázaného na vodu (Heino 2005) nevykazovala jen pozitivní korelaci ve vztahu šířka niky – velikost areálu, nýbrž i ve vztahu šířka niky – početnost. Podobně Lacy (1982) objevil pozitivní korelaci mezi šířkou potravní niky a početností u mykofágních drosofil, nicméně se tomu tak stalo pouze v jedné ze dvou zkoumaných oblastí. Dále prokázali pozitivní vliv šířky niky na početnost Hanski & Koskela (1978) u koprofágních broučích druhů (Obr. 5), avšak ve studii modráskovitých motýlů Severní Ameriky žádná vazba mezi šířkou niky a početností prokázána nebyla (Hughes 2000).

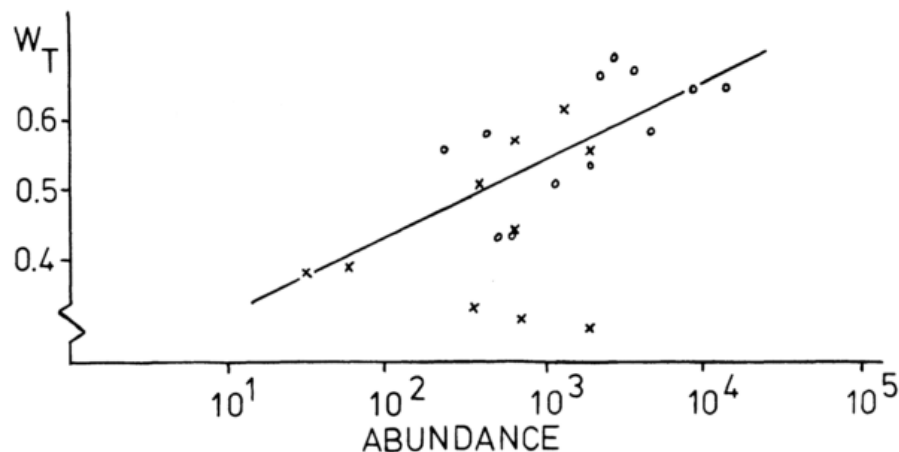
Ze souhrnnější studie plžů, obojživelníků, ptáků a malých savců Severní Ameriky také žádná korelace nevzešla (Seagle & McCracken 1986).

Studie závislosti šířky niky a početnosti byla provedena i na plazech, kdy pouštní ještěři střední Asie nevykázali žádnou korelaci a pouštní ještěři severního Mexika slabou negativní korelaci (Shenbrot et al. 1991).

Několik studií bylo provedeno na hlodavcích, přičemž v žádné z nich nevyšel pozitivní vztah mezi šířkou niky a početností. Robey (1987) při zkoumání sedmi druhů hlodavců Velké pánve v Severní Americe neprokázal žádný vztah šířky niky k početnosti. Spíše negativní korelace byla výsledkem studie hlodavců severního Mexika (Rogovin et al. 1991) a silnější negativní korelace početnosti a šířky niky vyšla u hlodavců střední Asie (Shenbrot 1992).

Ford (1990) také prokázal pozitivní vztah mezi šířkou niky a početností. Lokální densita mu pozitivně korelovala s potravní dimenzí niky v případě australských ptáků. Další studie, kde vyšla pozitivní korelace mezi početností a šířkou niky (zde mikrohabitatovou), byla provedena na pyskounovitých rybách (Berkström et al. 2012).

Této problematice se bohužel věnuje jen velmi málo studií (navíc vztah početnosti a šířky niky nebývá jejich hlavním cílem), zmíním se tedy i o jedné studii provedené na rostlinách. Je to studie stromů ve střední Evropě, ze které ale vyplývá, že šířka niky nemá podstatný vliv na početnost daných druhů stromů (Köckemann et al. 2009).



Obr.5: Korelace mezi početností a šířkou niky (W_T) koprofágních brouků (Hanski & Koskela 1978).

4 Závěr

Vztah mezi lokální početností a velikostí areálu je jednak velmi zajímavým makroekologickým tématem, ale zároveň tématem poměrně složitým k studování. Řešitel se musí vypořádat s mnoha faktory, které výsledek ovlivňují. Od problémů se samplingem po různé škály, ve kterých může být studován a různé způsoby, jakými může být studován. Kdyby se podařilo sjednocení metodiky v jakékoli míře, mohlo by to velmi usnadnit jakoukoli následující práci týkající se tématu vztahu mezi početností a rozšířením.

Tento vztah nabývá běžně pozitivní povahy. Byl doložen v mnoha různých prostorových měřítkách, od mikroskopických po kontinentální. Velmi rozmanité je i zastoupení taxonů v publikovaných studiích. Ve většině studií ale zbývá značná nevysvětlená variabilita, která představuje další prostor k novým poznatkům.

Vysvětlení pozitivní korelace vztahu se zdá být nejsmysluplnější skrze vlastnosti niky druhů. Tedy že generalisté, ti se širokou nikou, dosahují větších areálů a zároveň i vyšších abundancí. Nicméně, je více než pravděpodobné, že tento vztah nebude dán pouze jedním mechanismem, nýbrž propojením více mechanismů (Cowley et al. 2001).

Co se týká propojení vztahu lokální početnosti a velikosti rozšíření s ekologickou specializací, úzce s ním souvisí další dva vztahy. A sice vztah šířky niky k velikosti areálu a vztah šířky niky k lokální početnosti. Na rozdíl od pozitivního vztahu šířky niky k velikosti areálu, který byl prokázán napříč různými dimenzemi niky, taxonomickými skupinami a prostorovými škálami a začal být považován za ekologické pravidlo (Slatyer et al. 2013), vztah šířky niky k početnosti tak jednoznačný není. Pár studií sice bylo provedeno, nicméně v porovnání s ostatními diskutovanými vztahy opravdu málo a s velmi různorodými a většinou ne příliš průkaznými výsledky. Navíc, neexistuje snad studie, která by se zaměřila jen na vztah šířky niky k početnosti (týká se to ale i vztahu šířky niky k velikosti areálu), vždy je to jen buď vedlejší, nebo dílčí výsledek od jiného, příbuzného tématu. Řekl bych, že by tyto specializované studie mohly poskytovat silnější a přesnější výsledky. Jelikož je to velmi zajímavé téma, které by navíc mohlo vnést mnoho světla do vztahu mezi lokální početností a velikostí areálu a vlivu ekologické specializace na něj, je škoda, že mu zatím není věnováno více pozornosti.

Nebylo by hezké dokázat odpovědět na otázku samotného Charlese Darwina?

5 Použitá literatura

* převzaté citace jsou označeny hvězdičkou

- BERKSTRÖM, C., JONES, G. P., MCCORMICK, M. I., & SRINIVASAN, M. 2012. Ecological versatility and its importance for the distribution and abundance of coral reef wrasses. *Marine Ecology Progress Series*, 461: 151–163.
- BLACKBURN, T. M., GASTON, K. J., GREENWOOD, J. J. D., & GREGORY, R. D. 1998. The anatomy of the interspecific abundance-range size relationship for the British avifauna: II. Temporal dynamics. *Ecology Letters*, 1: 47–55.
- BLACKBURN, T. M., GASTON, K. J., QUINN, R. M., ARNOLD, H., & GREGORY, R. D. 1997. Of mice and wrens: the relation between abundance and geographic range size in British mammals and birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 352: 419–427.
- BOCK, C. E. 1987. Distribution-abundance relationships of some Arizona landbirds: a matter of scale? *Ecology*.
- BOCK, C. E., & RICKLEFS, R. E. 1983. Range Size and Local Abundance of Some North American Songbirds: A Positive Correlation. *The American Naturalist*, 130: 526–543.
- BORREGAARD, M. K., & RAHBK, C. 2010. Causality of the relationship between geographic distribution and species abundance. *The Quarterly Review of Biology*, 58: 155–183.
- BRÄNDLE, M., & BRANDL, R. 2001. Distribution, abundance and niche breadth of birds: Scale matters. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 173–177.
- 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. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- BROWN, J. H., & MAURER, B. A. 1987. Evolution of Species Assemblages: Effects of Energetic Constraints and Species Dynamics on the Diversification of the North American Avifauna. *The American Naturalist*, 130: 1.
- CLAVEL, J., JULLIARD, R., & DEVICTOR, V. 2011. Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*.
- CONRAD, K. F., PERRY, J. N., & WOIWOD, I. P. 2001. An abundance-occupancy time-lag during the decline of an arctiid tiger moth. *Ecology Letters*, 4: 300–303.
- COTGREAVE, P., & HARVEY, P. H. 1994. Associations among biogeography, phylogeny and bird species diversity. *Biodiversity Letters*, 2: 46–55.
- COWLEY, M. J. R., THOMAS, C. D., WILSON, R. J., & BULMAN, C. R. 2001. Density–distribution relationships in British butterflies. II. An assessment of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 426 – 441.

- *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.
- DENNIS, R. L., SHREEVE, T. G., ARNOLD, H. R., & ROY, D. B. 2005. Does diet breadth control herbivorous insect distribution size? Life history and resource outlets for specialist butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 9: 187–200.
- ELELY, H. A C., & FOLEY, R. A. 1999. Species richness, species range size and ecological specialisation among African primates: Geographical patterns and conservation implications. *Biodiversity and Conservation*, 8: 1033–1056.
- FJELDSÅ, J., & LOVETT, J. C. 1997. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation*, 6: 325–346.
- FOGGO, A., FROST, M. T., & ATTRILL, M. J. 2003. Abundance-occupancy patterns in British estuarine macroinvertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 265: 297–302.
- FORD, H. A. 1990. Relationship between distribution, abundance and foraging specialization in Australian landbirds. *Ornis Scandinavica*, 21: 133–138.
- GASTON, K. J., BLACKBURN, T. M., & LAWTON, J. H. 1997. Interspecific abundance-range size relationships: An appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 66: 579–601.
- GASTON, K. J., & LAWTON, J. H. 1988. Patterns in Body Size, Population Dynamics, and Regional Distribution of Bracken Herbivores. *The American Naturalist*.
- GASTON, K. J., & LAWTON, J. H. 1990. Effects of Scale and Habitat on the Relationship between Regional Distribution and Local Abundance. *Oikos*, 58: 329.
- GASTON, K. J., & SPICER, J. I. 2001. The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (*Amphipoda*). *Global Ecology & Biogeography*, 10: 179–188.
- GONZALEZ, A., LAWTON, J. H., GILBERT, F. S., BLACKBURN, T. M., & EVANS-FRAKE, I. 1998. Metapopulation Dynamics, Abundance, and Distribution in a Microecosystem. *Science*.
- 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.
- GRINNEL, J. 1917. The niche relationships of the california trasher. *The Auk*, 26: 427–433.
- HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distribution : the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210–221.
- HANSKI, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42: 17–38.
- HANSKI, I., & KOSKELA, H. 1978. 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).
- HARCOURT, A. H., COPPELO, S. A., & PARKS, S. A. 2002. Rarity, specialization and extinction in primates. *Journal of Biogeography*, 29: 445–456.
- HARVEY, P. H. 1996. Phylogenies for Ecologists. *Journal of Animal Ecology*, 65: 255–263.

- 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., & HAECK, J. 1982. The distribution of abundance. I. Measurement. *Journal of Biogeography*, 303–316.
- HOLT, A. R., & GASTON, K. J. 2003. Interspecific abundance-occupancy relationships of British mammals and birds: Is it possible to explain the residual variation? *Global Ecology and Biogeography*, 12: 37–46.
- HOLT, A. R., WARREN, P. H., & GASTON, K. J. 2002. The importance of biotic interactions in abundance–occupancy relationships. *Journal of Animal Ecology*, 841–851.
- HOLT, R., LAWTON, J. H., GASTON, J. K., & BLACKBURN, T. M. 1997. On the relationship between range size and local abundances: back to the basics. *Oikos*, 78: 183–190.
- HUGHES, J. B. 2000. The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. *Oecologia*, 123: 375–383.
- *HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 415–527.
- JAHNER, J. P., BONILLA, M. M., BADIK, K. J., SHAPIRO, A. M., & FORISTER, M. L. 2011. Use of exotic hosts by *Lepidoptera*: Widespread species colonize more novel hosts. *Evolution*, 65: 2719–2724.
- JOHNSON, C. N. 1998. Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*, 394: 274–372.
- JONES, M. J., SULLIVAN, M. S., MARSDEN, S., & LINSLEY, M. D. 2001. Correlates of extinction risk of birds from two Indonesian islands. *Biological journal of the Linnean Society*, 65–79.
- KÖCKEMANN, B., BUSCHMANN, H., & LEUSCHNER, C. 2009. The relationships between abundance, range size and niche breadth in Central European tree species. *Journal of Biogeography*, 36: 854–864.
- KOLASA, J. 1989. Ecological systems in hierarchical perspectives: breaks in community structure and other consequences. *Ecology*, 70: 36–47.
- KOLB, A., BARSCH, F. & DICKMANN, M., A. 2006. Determinants of local abundance and range size in forests vascular plants. *Global Ecology & Biogeography*, 15: 237–247.
- KOTZE, D. J., NIEMELA, J., O’HARA, R. B., & TURIN, H. 2003. Testing abundance-range size relationships in European carabid beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*). *Ecography*, 26: 553–566.
- LACY, R. 1982. Niche breadth and abundance as determinants of genetic variation in populations of mycophagous drosophilid flies (*Diptera*: *Drosophilidae*). *Evolution*, 36: 1265–1275.
- LACY, R. C., & BOCK, C. E. 1986. The correlation between range size and local abundance of some North American birds. *Ecology*, 67: 258–260.
- LAWTON, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*.
- LEHMAN, S. M. 2004. Biogeography of the primates of Guyana: Effects of habitat use and diet on geographic distribution. *International Journal of Primatology*, 25: 1225–1242.

- MACARTHUR, R. H., DIAMOND, J. M., & KARR, J. R. 1972. Density Compensation in Island Faunas. *Ecology*, 53: 330–342.
- MACPHERSON, E. 1989. Influence of geographical distribution, body size and diet on population density of benthic fishes off Namibia (South West Africa). *Marine Ecology Progress Series*.
- MANNE, L. L., BROOKS, T. M., & PIMM, S. L. 1999. Relative risk of extinction of passerine birds on continents and islands. *Nature*, 399: 258–261.
- MCCAULEY, S. J., DAVIS, C. J., WERNER, E. E., & ROBESON, M. S. 2014. Dispersal, niche breadth and population extinction: Colonization ratios predict range size in North American dragonflies. *Journal of Animal Ecology*, 83: 858–865.
- MCNAUGHTON, S. J., & WOLF, L. L. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. *Science (New York, N.Y.)*, 167: 131–139.
- NANA, E. D., SEDLÁČEK, O., BAYLY, N., FERENC, M., ALBRECHT, T., REIF, J., MOTOMBI, F. N., & HOŘÁK, D. 2014. Comparison of avian assemblage structures in two upper montane forests of the Cameroon volcanic line: Lessons for bird conservation. *Biodiversity and Conservation*, 23: 1469–1484.
- NEE, S., READ, A. F., GREENWOOD, J. J. D., & HARVEY, P. H. 1991. The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*.
- *O'CONNOR, R. J. 1987. Organization of avian assemblages: the influence of intraspecific habitat dynamics. *Organization of Communities: Past and Present* (pp. 163–183). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- OWEN, J., & GILBERT, F. S. 1989. On the abundance of hoverflies (*Syrphidae*). *Oikos*, 2: 183–193.
- 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.
- POLLARD, E., MOSS, D., & YATES, T. 1995. Population trends of common British butterflies at monitored sites. *Journal of Applied Ecology*, 32: 9–16.
- RAHBEK, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18: 200–205.
- 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.
- ROBEY JR., E. H., SMITH, H. D., & BELK, M. C. 1987. Niche pattern in a Great Basin rodent fauna. *Great Basin Naturalist*, 47: 488–496.
- 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: 347–359.
- ROUGHGARDEN, J. 1972. Evolution of Niche Width. *The American Naturalist*.
- RUSSELL, M. P., & LINDBERG, D. R. 1988. Real and random patterns associated with molluscan spatial and temporal distributions. *Paleobiology*, 14: 322–330.

- RYAN, P. G., BENTO, C., COHEN, C., GRAHAM, J., PARKER, V., & SPOTTISWOODE, C. 1999. The avifauna and conservation status of the Namuli Massif, northern Mozambique. *Bird Conservation International*, 9: 315–331.
- SEAGLE, S. W., & MCCracken, G. F. 1986. Species Abundance, Niche Position, and Niche Breadth for Five Terrestrial Animal Assemblages. *Ecology*, 67: 816–818.
- SEKERCIOGLU, Ç. H., & RILEY, A. 2005. A brief survey of the birds in Kumbira Forest, Gabela, Angola. *Ostrich*.
- 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.
- SCHOENER, T. W. 1987. The Geographical Distribution of Rarity. *Oecologia*.
- SLATYER, R. A., HIRST, M., & SEXTON, J. P. 2013. Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16: 1104–1114.
- SUGIHARA, G. 1980. Minimal Community Structure: An Explanation of Species Abundance Patterns. *The American Naturalist*.
- SYMONDS, M. R. E., & JOHNSON, C. N. 2006. Range size-abundance relationships in Australian passerines. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 143–152.
- THIOLLAY, J. 1997. Distribution and abundance of bird community and raptor populations in the Andaman Archipelago. *Ecography*, 20: 67–82.
- THOMPSON, K., HODGSON, J. G., & GASTON, K. J. 1998. Abundance-range size relationships in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, 86: 439–448.
- TOKESHI, M. 1990. Niche Apportionment or Random Assortment: Species Abundance Patterns Revisited. *Journal of Animal Ecology*, 59: 1129–1146.
- WILLIAMS, Y. M., WILLIAMS, S. E., ALFORD, R. A., WAYCOTT, M., & JOHNSON, C. N. 2006. Niche breadth and geographical range: ecological compensation for geographical rarity in rainforest frogs. *Biology letters*, 2: 532–535.
- WILLSON, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55: 1017–1029.
- WRIGHT, D. H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 3: 496–506.
- WRIGHT, D. H. 1991. Correlations between incidence and abundance are expected by chance. *Journal of Biogeography*, 18: 463–466.