

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Dita Afrodita Šlosarová

Habitatově specifické populační hustoty živočichů – revize konceptu
Habitat specific population densities in animals: a concept review

Bakalářská práce

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

Praha, 2021

Prohlášení

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

V Praze dne 5.5. 2021

Dita Afrodita Šlosarová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli doc. RNDr. Davidu Hořákovi, Ph.D. za četné konzultace, trpělivost a suportivní přístup při psaní této bakalářské práce. Dále děkuji Mgr. Ivě Dočekalové za pomoc s jazykovou korekturou textu.

Abstrakt

Hustotu neboli denzitu populace lze vyjádřit více způsoby. Různé koncepty se liší zejména oblastí pozorování, jejíž výběr je ovlivněn cílem výzkumu a účelem výsledků. Tradičně využívaná hrubá denzita vyjadřuje početnost na jednotce plochy nespécifického geografického prostoru. Koncept ekologické denzity se zaměřuje na popis hustoty jedinců prostoru ekologického. Tím je území s vybranými vlastnostmi, nejčastěji druhově specifický habitat, proto tento koncept označujeme jako habitatově specifickou denzitu.

Ekologická denzita ve srovnání s hrubou, často vykazuje až o několik řádů vyšší hustotu populace. Je zřejmé, že zvýšené hodnoty ekologické denzity bývají způsobeny menší rozlohou zkoumané oblasti či výběrem lokality na základě předchozích znalostí o rozšíření jedinců v prostoru.

Ačkoli se autoři jako Elton, Mohr a Damuth pokusili vymezit různá pojetí, jednotná a striktní definice konceptu ekologické denzity dosud neexistuje. Ve výzkumech se proto setkáváme s mnoha modifikacemi a širokým spektrem využití, pro něž se i přes jejich odlišnosti všeobecně užívá označení ekologická či habitatově specifická denzita.

Při práci s habitatově specifickými denzitami je třeba zohlednit aspekty jako velikost jedinců, korelující s rozlohou oblasti výskytu, jejich habitatové preference a ekologické nároky. Také je potřeba důkladně definovat charakter území, na kterém k odhadu dochází.

Při dodržení potřebných podmínek podává ekologická denzita praktické informace o populačních trendech společenstev, habitatových preferencích druhů i vztazích mezi jedinci a specifickým prostorem.

Klíčová slova:

Počet jedinců, fyzický prostor, habitat, ekologický prostor, množství zdrojů.

Abstract

Population density estimate can be expressed through many different ways. Various concepts differ above all in area of the survey, which is influenced by aim of the research and the purpose of the results. Commonly used crude density reports the abundance of individuals per unit of a geographic space. Ecological population density concept, on the other hand, expresses the number of individuals within an ecological space, such as specific habitat type, hence the usage of habitat-specific name as well.

Ecological density in comparison to crude density, often shows considerably higher population density. It is clear that higher values of ecological density appear to be caused either by smaller area of the survey or by selection of the area by prior knowledge of space distribution of individuals

Although some authors like Elton, Mohr and Damuth attempted to define different concepts, there is still no united and strict definition of ecological density. Therefore, we meet with many variations and a broad scope of utilization, that are all collectively named ecological or habitat specific density.

While using the habitat-specific density it is crucial to consider many aspects such as the body mass of the individuals, which correlates to size of the area of occurrence, their habitat preferences and ecological requirements. It is also essential to thoroughly define the character of the area being surveyed.

If the proper approach and procedures are met, the ecological density concept represents valuable information about population trends, habitat preferences of an individual and species-area relationships.

Key words:

Number of individuals, physical space, habitat, ecological space, resource level.

Obsah

1. Úvod	1
2. Populační denzita	3
2.1. Hrubá denzita	4
2.2. Ekologická, habitatově specifická denzita	6
3. Hlavní myšlenkové směry	8
3.1. Koncept ekonomické, nejnižší a nejvyšší denzity	8
3.2. Koncept ekonomické a subekonomické denzity	9
3.3. Koncept ekologické a hrubé denzity	9
4. Vymezení konceptu ekologické denzity	10
5. Oblast odhadu denzit	12
5.1. Rozloha oblasti	13
5.2. Vliv disturbance oblasti	14
5.3. Předchozí znalost preferencí a zkreslení výsledků	15
6. Vliv ekologických vlastností druhu	16
6.1. Velikost jedinců	16
6.2. Generalisté a specialisté	16
6.3. Vzácnost druhu	17
7. Spektrum specifických denzit	17
8. Srovnávání výsledků	18
9. Závěr	19
Literatura	21

1. Úvod

Demekologie, věda zabývající se populacemi, tj. skupinami jedinců téhož druhu, kteří žijí ve stejné době na témže místě (Storch a Mihulka 1997), v rámci ekologie popisuje mnoho vlastností populací – jejich strukturu, disperzi, růst či hustotu.

Ekologické vlastnosti a vztahy v populacích není vždy možné jednoduše shrnout a vysvětlit díky jejich provázanosti a komplexnosti celého ekosystému (Begon et al. 2006). V některých případech lze ekologické skutečnosti popsat numericky, tedy konkrétním číslem či indexem. Jedna ze základních vlastností popisovaných u populací druhů napříč celým spektrem organismů je denzita neboli hustota. Ta nám může poskytovat informace nejen o zastoupení druhů ale i prostorovém rozšíření jedinců (Smallwood a Schonewald 1998).

Tradiční pojetí populační hustoty, nazývané hrubá denzita (*crude density*), v anglické literatuře často regionální denzita (*regional density*) (Damuth 1991; Gregory a Blackburn 1995), vyjadřuje kvantitativní zastoupení populace (Tkadlec 2008), tedy prostý počet jedinců na celkové ploše oblasti, nejčastěji na kilometru čtverečním, hektaru či jiném kvadrátu (Eisenberg a Seidensticker 1976). Jde o prostou definici a přímočarý způsob, jak vyjádřit abundanci (početnost) jedinců ve vztahu k ploše. Tento koncept nijak nezohledňuje diverzitu prostředí a vhodnost podmínek pro výskyt jedinců. Ekologická denzita, nazývaná též specifická, oproti tomu vyjadřuje hustotu populace přepočtenou pouze na rozlohu skutečně obývané plochy – habitatu (Tkadlec 2008). Podle této definice se pro ni také užívá anglický termín *Habitat-specific density*, neboli habitatově specifická denzita (Newson et al. 2005; Sullivan et al. 2015).

Chceme-li například stanovit denzitu druhu, vyskytujícího se pouze v rámci lesů, a plocha tohoto habitatového typu je jednou desetinou z celkové geografické oblasti, pak bude ekologická denzita daného druhu odhadována a vztažena k rozloze pouze této desetiny z celé lokality (Eisenberg a Seidensticker 1976).

Při stanovování hrubé denzity je geografický prostor při vzorkování (*sampling*) nejčastěji rozdělen na plošky síťové mapy či na liniové a bodové transekty (Sutherland et al. 2004), v jejichž rámci dochází k náhodnému výběru a odhadu (Gaston et al. 1999). Koncept ekologické denzity je oproti tomu vztažen k ploše určitého habitatového typu, označovaného jako ekologický prostor (Hořák et al. 2019b; Salvador 2020). Ten může být tvořen součtem menších kvadrátů síťové mapy, nepravidelným útvarům kopírujícím hranice určitého biotopu či například částí krajiny s dominantním výskytem určitého rostlinného společenstva (Kantrud a Stewart 1984; Smallwood a Schonewald 1998).

Popsat ekologické skutečnosti numericky není za všech okolností možné, pokud je ovšem některá z vlastností systému vyjádřitelná číslem či indexem, usnadňuje to uchopení této informace, její srovnávání s dalšími výsledky výzkumu a prezentaci (Begon et al. 2006). Absolutní hustota, zahrnující hrubou či ekologickou denzitu (Franklin et al. 1990), je ve všech svých konceptech a podobách číselným vyjádřením hustoty populace. Díky tomu by mohla být v oblasti ekologických výzkumů a prací univerzálním a praktickým nástrojem, využitelným také pro druhový management (Smallwood a Schonewald 1998). Při práci s ní se však často setkáváme s komplikacemi, zejména při porovnávání výsledků různých studií. Je to způsobené nejednotnou metodikou, využitím odlišných konceptů a jejich vzájemným kombinováním (Currie 1993; Smallwood a Schonewald 1996), o čemž pojednávají kapitoly o vymezení konceptu a srovnávání výsledků.

Převážná část autorů (Gibbons et al. 1993 *ex. Newson et al. 2005*) doposud pracovala s konceptem hrubé denzity. Výzkumy zaměřující se zejména na populační hustoty a trendy však začaly využívat koncept ekologické denzity, který lépe vystihoval sledované vlastnosti společenstev a umožňoval například také popsat rozdíly mezi jednotlivými habitaty (Newson et al. 2005; Gregory a Baillie 1998). Největší rozmach tohoto konceptu nastal v 80. letech minulého století, s ním přišlo i mnoho nových modifikací, uchopení a s tím souvisejících komplikací.

Koncept ekologické denzity, na rozdíl od hrubé, nemá jednu všeobecně uznávanou definici. Na základě užitych vstupních dat a výsledků se tak liší nejen od hrubé denzity (Currie 1993), další odlišnosti nalézáme i mezi postupy jednotlivých autorů, kteří zdánlivě využívají stejného konceptu, ale přizpůsobili si jej na míru své práci (Begon et al. 2006).

Cílem této práce je seznámit čtenáře s problematikou habitatově specifických populačních hustot. Podrobně vysvětlím různé koncepty denzity, zejména tradiční hrubou a ekologickou denzitu, nadto se budu zabývat popisem aspektů jednotlivých metod a v závěru shrnu jejich přednosti a rizika.

Na základě prostudování prací různých autorů a zdrojů lze dojít k závěru, že by ekologická denzita mohla být nástrojem pro získání přesnějších informací o skutečném rozšíření a stavu populací (Newson et al. 2005; Crosbie et al. 2011), ráda bych proto popsala některé skutečnosti, které je potřeba zohlednit v metodice, a na příkladě konkrétních prací a výzkumů ukázala využití tohoto konceptu v praxi.

2. Populační denzita

Pozorujeme-li populace v geograficky ohraničeném prostoru, můžeme vyjádřit jejich početnost, a z ní odvozenou denzitu, jednoduchým sčítáním jedinců (census) (Tkadlec 2008), takových případů je však poskromnu. V neohraničených oblastech je nutné přistoupit ke stanovení denzitního odhadu průzkumem / mapováním (Sutherland et al. 2004) a vzorkováním populace. Vybíráme tedy pouze vzorek populace, podle kterého následně odhadujeme stav celku. K tomu slouží různé matematické modely a techniky (Haila 1988; Gaston et al. 1999).

Znalost početnosti jedinců v populaci neboli abundance, umožňuje stanovit její hustotu. Tu můžeme vyjadřovat buď jako absolutní, udávající konkrétní počet jedinců na jednotce plochy nebo, potřebujeme-li sledovat spíše populační trend než počet, jako relativní, za použití indexů (Tkadlec 2008).

Denzity je možné popisovat v různých měřítcích v závislosti na tom, co je primárním cílem výzkum (Smallwood a Schonewald 1998). Je-li cílem pozorovat denzitu druhu malé tělesné velikosti uvnitř optimálního habitatu, bude rozloha prostoru výrazně menší, než-li prostorová škála výzkumu zaměřeného na habitatové preference migrujícího druhu.

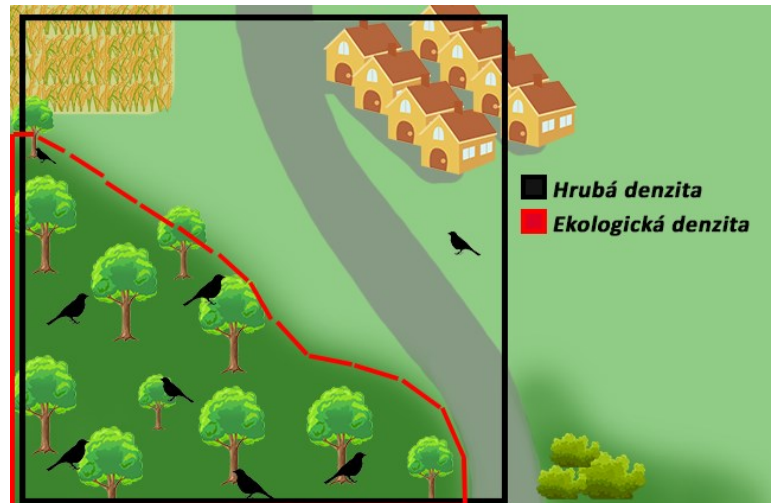
Takto lze sumarizovat celkový stav populace a při opakovaném dlouhodobém pozorování také charakterizovat všeobecné trendy společenstev, jako například dlouhodobý úbytek evropských hmyzožravých ptáků (Bowler et al. 2019). V takovém případě se studie zaměřují na výčet všech populací ve větším prostorovém měřítku a geografickém území (Reif et al. 2006; Newson et al. 2009; Voříšek et al. 2009).

Odhad denzita ovšem může být zaměřen pouze na jeden konkrétní druh. V takovém případě je často cílem porovnat odlišné zastoupení jedinců v různých částech prostoru (Heldbjerg et al. 2019; Kopij 2017; Cornils et al. 2015). Příkladem je studie habitatových preferencí a hnízdní hustoty rorýse obecného (*Apus apus*) v oblasti Havlíčkova Brodu (Hlaváčová 2012), na jejímž základě lze vypočítat rozdílné zastoupení jedinců v jednotlivých habitatech, což umožňuje lépe porozumět dynamice populace tohoto konkrétního druhu.

Hustota populace souvisí s distribucí jedinců v prostoru (Smallwood a Schonewald 1996). Populační hustota není v praxi konstantní, organismy jsou v prostoru rozmístěny nerovnoměrně a nenáhodně (Wiens 1989). V některých oblastech se setkáme s akumulací jedinců, zatímco v jiných nenalezneme žádné (Tkadlec 2008). Tato heterogenita je ovlivněna mnoha faktory (Cotgreave 1995). Jedním typem z nich jsou biotické vlivy jako konkurence, predace jinými druhy, mobilita jedinců či šíře jejich ekologické niky (Storch a Mihulka 1997).

Dalším faktorem, který ovlivňuje prostorovou distribuci, je rozmístění biotických a abiotických zdrojů, kvalita a úživnost prostředí a nároky jedinců konkrétních populací na jednotlivé habitatové prvky (Pavluvčík 2017; Smallwood a Schonewald 1996).

Denzitu populace je možné všeobecně stanovit bez přihlédnutí k heterogenitě prostředí a prostorové distribuci jedinců. Při odhadu však lze tento faktor zohlednit a směr výzkumu specificky zacílit. K tomu nám slouží odlišné koncepty denzity.



Obrázek 1 - Hrubá denzita je stanovena v rámci černého čtverce geografického prostoru, zatímco ekologická denzita pouze v rámci červeně ohraničené oblasti reprezentující lesní habitat.

2.1. Hrubá denzita

Populační hustota nerefluktující prostorovou heterogenitu se v češtině označuje jako hrubá (crude) (Tkadlec 2008). Můžeme díky ní popsat například počet teritorií puštíka západního na 400 hektarech lesa (Marcot a Gardetto 1980) či počet obojživelníků na hektaru ostrova (Ricklefs a Lovette 1999). V případě sledování vodních či půdních organismů se využívá vztažení k jednotce objemu, například ke kubickému metru půdy (Begon et al. 2006).

Mapovaná oblast, ve které dochází k odhadu hrubé denzity, se označuje jako geografický prostor (geographic space) (Salvador 2020), geografická oblast (geographic area) (Franklin et al. 1990) či geografický region (geographic region) (Robinson a Redford 1986). Jedná se většinou o libovolně vybrané oblasti, jako jsou různé administrativní celky, území států či celé kontinenty, v rámci kterých mohou jedinci reálně obývat pouze jejich část (Damuth 1987).

V prostoru vybraného mapovaného území lze stanovit průměrný odhad hrubé denzity. Ten je vypočítán ze setu několika náhodně či libovolně zvolených lokalit vybraných výzkumníkem (Kosiński a Winiecki 2005). Data o početnosti, na základě kterých dochází ke stanovení hrubé denzity, jsou často získána ze sčítacích programů jako je BBS (Breeding Bird Survey) (Newson et al. 2009; Carrascal et al. 2008) či českého JPSP (Jednotný program sčítání ptáků) (Voříšek et al. 2009).

Na pracích Peterse (Peters a Wassenberg 1983; Peters a Raelson 1984) lze demonstrovat využití hrubé denzity. Ačkoliv autor sám tento výraz neužil, odpovídá postup výzkumu právě tomuto konceptu. V metodice se setkáváme s termínem numerická denzita (numerical density), vyjadřující počet jedinců na km² (Peters a Raelson 1984). Situace, kdy autor typ denzity nekonkretizuje, ale ve skutečnosti se jedná právě o tradiční koncept hrubé populační hustoty, je velmi častá a běžná.

Ve své studii vztahů mezi velikostí jedinců a populačními hustotami savců Peters rozdělil celkový geografický prostor 4 kontinentů na provincie Severní Ameriky, tropické Ameriky, Asie, Východní Afriky a centrální Afriky. Ačkoliv byl u každé z provincií povšedně popsán charakter habitatu, jako biomy (deštný prales, savana, prairie atp.) či taxonomická kompozice druhů v dané lokalitě, nebylo k těmto odlišnostem nijak dál přihlíženo, jak by tomu bylo u jiných denzitivních konceptů. Využité regresní modely, popisující hustotu populace savců jako funkci tělesné velikosti dospělců, potvrdily dřívější odhady – býložravci jsou více početní než masožravci a populační hustota se v obou případech snižuje s tím, jak narůstá velikost jedinců. Pokud by autor využil k popisu oblasti ekologickou denzitu, zřejmě by došel ke stejnému negativnímu vztahu mezi hustotou a velikostí jedinců. Rozloha ekologického prostoru by se zvětšovala s rostoucí velikostí těla jedinců, což by vedlo k nižším denzitivním odhadům. Hodnoty ekologické denzity v rámci stejně velké oblasti by se ovšem oproti hodnotám hrubé denzity lišily.

V metodickém postupu hrubé denzity není potřeba zohledňovat mnoho proměnných. Výsledky jsou praktické a poučné, koncept je prostý. Díky této jednoduchosti je koncept snadno uchopitelný a reprodukovatelný (Eisenberg a Seidensticker 1976). Umožňuje tak srovnávat výsledky mezi studii zabývajícími se stejnými i různými druhy, a to i v rámci odlišných oblastí (Gaston et al. 1999). Koncept je výhodným nástrojem, potřebujeme-li objektivně a srozumitelně vyjádřit hustotu populace zejména ve velkém prostorovém měřítku (Reif et al. 2010). Kvůli její strohosti však pomocí hrubé denzity nelze popsat a vysvětlit mnohé další aspekty denzity, jako jsou komplexní vzorce ve struktuře populace (Reif et al. 2010), existence prázdných území (blanks) (Mohr 1943; 1947) či habitatové preference druhů (Newson et al. 2009).

2.2. Ekologická, habitatově specifická denzita

Koncept ekologické denzity přihlíží k heterogenitě prostředí a zohledňuje nerovnoměrnou distribuci jedinců v prostoru (Wiens 1989; Smallwood a Schonewald 1996). Abundance a hustota není v prostoru konstantní. Ve skutečnosti nabývá ve svých dílčích sektorech, v reakci na vliv prostředí, mnoha odlišných hodnot (Smallwood a Schonewald 1996).

Na ekologickou denzitu lze nahlížet více způsoby. Může vyjadřovat hustotu populace na skutečně osídlené ploše (Tkadlec 2008), popisující tak reálný výskyt jedinců v prostoru. Při odhadu tedy v takovém případě vybíráme pouze ty lokace, které zvířata skutečně využívají (Damuth 1987) a jedinci se v nich s určitostí vyskytují, a z výběru vylučujeme oblasti, ve kterých pozorována nejsou (blanks) (Mohr 1943; 1947). Druhý přístup využívá ekologickou denzitu jako nástroj umožňující popsat denzity na ploše různých, druhově specifických habitatů. Dle slov dalších autorů lze takto definovat ekologickou denzitu, jako denzitu oblastí, obsahujících habitaty organismem potencionálně využitelné (Kosiński a Winiecki 2005), ve kterých se ovšem jedinci nemusí reálně vyskytovat.

Tento koncept je využíván k vyjádření početnosti jedinců vztažené na jednotku plochy specifické oblasti označované jako ekologický prostor (Salvador 2020; Hořák et al. 2019b). Ten je dílčí částí celkové oblasti, jejíž výběr by měl odrážet vztah mezi druhem a prostředím (Smallwood a Schonewald 1996; Wiens 1989).

Ekologickou denzitu je možné zaměňovat za denzitu habitatově specifickou (habitat-specific) (Sullivan et al. 2015; Arlt et al. 2008; Stjernman et al. 2013; Newson et al. 2009). Ačkoliv se ve své podstatě jedná o tentýž koncept, je habitatově specifický přístup vnímán spíše jako prostředek k vyjádření denzity v konkrétním habitatovém typu. Z tohoto hlediska můžeme ekologickou denzitu chápat jako hustotu populace v oblasti hlavního habitatu využívaného druhem. Hrubá denzita oproti tomu vyjadřuje hustotu populace na setu více různorodých habitatů (Gaston et al. 1999).

Ukázkou habitatově specifického přístupu je například práce Sullivana et al. (2015), ta se zabývala habitatově specifickými populačními hustotami ptáků ve Velké Británii. K popsání populačních trendů autoři využili data z pozorování mezi roky 1994 až 2012. Cílem bylo identifikovat specifické habitaty, ve kterých docházelo k největšímu poklesu populace, a zjistit, do jaké míry jsou trendy ovlivněny habitatovým či druhovým efektem. Výzkumníci rozdělili oblast do 12 habitatových tříd dle charakteru prostředí (opadavý les, smíšený les, pastviny, mokřady, zemědělská půda, zástavba atp.). V rámci nich byly separátně vypočítány populační trendy. Díky tomu bylo možné poukázat na významný pokles početnosti jedinců mnoha druhů v lesních a městských/příměstských oblastech.

Studie se při popisu ekologické denzity často zaměřují pouze na jeden konkrétní habitat. Důvodem může být již známá preference zkoumaného druhu a jeho afinita k danému habitatu či význam této lokality pro management. Příkladem takových studií může být výzkum populace ptačích společenstev na zemědělské půdě v Británii (Fuller et al. 1985) či sledování populace rorýse obecného (*Apus apus*) v rámci městských habitatů Berlína (Falkenberg et al. 2004). V případě Sullivana et al. (2015) došlo k pozorování habitatově specifických denzit v rámci všech 12 habitatových tříd, aby bylo možné mezi sebou všechny jednotlivé oblasti porovnat.

Dalším příkladem užití konceptu ekologické denzity jsou studie zaměřující se na srovnání rozdílů mezi hrubou a ekologickou neboli habitatově specifickou hustotou konkrétního druhu. Tímto způsobem výzkumu se populacemi výřečka malého (*Otus scops*) na poloostrově Pelješac v Chorvatsku zabýval Al Vrezec (Vrezec 2001). Autor porovnával hrubou denzitu hnízdících párů ptáků na celém území poloostrova s ekologickou denzitou vycházející z hustoty hnízdících párů a volajících samců pozorovaných v oblastech lidského osídlení. Stejnou metodu využili i kolegové z dalšího týmu, ti pozorovali populace stejného druhu na ostrově Brač (Bordjan a Rozoničnik 2010). Při srovnání hrubé a ekologické denzity specifického habitatu lze vysledovat vztah mezi populacemi druhu a konkrétním habitatem.

Na Brači byla pozorována nižší průměrná ekologická i celková (hrubá) denzita populace oproti jejich hodnotám na poloostrovu Pelješac. To je vysvětleno menší rozlohou lidského osídlení, které výřečci preferují (Bordjan a Rozoničnik 2010). Současně s tím při pozorování na Brači často docházelo k extrémně nízkému, či nulovému zaznamenání jedinců, což bylo ovšem způsobené špatnými povětrnostními podmínkami, které na ostrově přetrvávaly po dobu celého dubna i května.

Vrezec (2001) ve svém článku dochází k závěru, že je hlavní část populace výřečků ve skutečnosti koncentrovaná v městských částech a přilehlých oblastech. To potvrzují i kolegové z Brače, kteří až na jedinou výjimku zaznamenali všechna ozývání se samců pouze v místech osídlených lidmi. Vrezec (Vrezec 2001) svá tvrzení vysvětluje dvěma skutečnostmi. Za prvé tím, že jsou značné části poloostrova Pelješac pokryté hustým lesem, ten je pro výřečky nevhodným habitatem. Druhým faktorem může být osvětlení ulic v zabydlených oblastech lákající hmyz, který je pro výřečka malého hlavní složkou potravy (Látková et al. 2012).

Jedna ze základních premis konceptu ekologické denzity vychází z předpokladu, že nestanovujeme hustotu populace v heterogenním diverzifikovaném prostředí ale pouze v určitém specifikovaném prostoru s danými vlastnostmi (Eisenberg a Seidensticker 1976). O výběru oblastí, které budou zahrnuty do vzorkování, rozhoduje výzkumník na základě toho, jakou definicí se řídí, a co

je cílem jeho pozorování (Smallwood a Schonewald 1998). I proto se v praxi setkáváme s tak širokou škálou přístupů k této problematice.

3. Hlavní myšlenkové směry

Ačkoliv koncept ekologické denzity nemá jednoho zakladatele a autora, který by jej zformuloval a definoval, přesto se můžeme dopátrat jeho počátků a období, v nichž se tato metodika začala běžněji využívat a dostávat se do širšího povědomí. Uvedu zde proto několik hlavních myšlenkových proudů, které jej pomohly zformovat.

3.1. Koncept ekonomické, nejnižší a nejvyšší denzity

Neopomenutelnou osobností, která již ve třicátých letech dvacátého století chápala potřebu definovat prostředí, ve kterém se provádí výzkum určitého živočišného druhu, byl významný britský ekolog a zoolog Charles Elton. Ve svých pracích se zabýval ekologií populací, denzity v nich rozdělil do tří kategorií (Elton 1932). Elton využívá pojmů ekonomické (economic), nejnižší (lowest) a nejvyšší (highest) denzity (Mohr 1943; Elton 1932).

Ekonomická denzita (podobná ekologické) vyjadřuje počet zvířat pozorovaných v teritoriích, kde skutečně žijí, či je navštěvují a poskytují jim potravu (Elton 1932). Jinými slovy lze říct, že se jedná o koncentraci zvířat na území zahrnujícím domovský okrsek (home range) a domovské teritorium (home territories) bez prázdných a nevyužívaných oblastí v daném prostoru. (Mohr 1943).

Nejnižší denzita (také minimální nebo subekonomická, podobná hrubé) vyjadřuje počet zvířat vyskytujících se na celkové ploše, která byla určena pro sčítání (Elton 1932). Popisuje celkovou populaci lokality, včetně oblastí, které jsou neobydlitelné či neobsazené z důvodů nízké početnosti jedinců (Mohr 1943).

Nejvyšší denzita vyjadřuje agregace, často dočasné, v rámci teritoria (Elton 1932). Popisuje tak například koncentraci agregovaných populací, jako jsou mravenci odpočívající přes noc v mraveništi, či zimující netopýři.

Tyto starší Eltonovy koncepty se podle Mohra i dalších autorů (Gaston et al. 1999) dají přirovnat k, v současné době nejpreferovanějšímu, rozdělení dle Damutha (ekologická / hrubá denzita).

3.2. Koncept ekonomické a subekonomické denzity

V 50. letech 20. století působil na Notredamské univerzitě v Indianě Carl O. Mohr, ten ve své práci rozděluje populační hustoty ve studiích na dvě třídy (Mohr 1943; 1947).

Třída I (dle Eltona dále rozdělována na economic a highest, podobná ekologické denzitě) zahrnuje v daném sčítacím období celkovou populaci druhu na určitém území, vyjma prázdných (blanks), nebo neosídlitelných oblastí. Tuto třídu Mohr nazývá ekonomickou denzitou, dle vzoru Eltona (Mohr 1947). Zdůrazňuje však podmínku vztažení definice ke konkrétní periodě.

Třída II (dle Eltona lowest, podobná hrubé denzitě) zahrnuje celkovou populaci na celém území oblasti včetně míst, která jsou neosídlitelná nebo nejsou obsazena z důvodu nízké početnosti populace. Této třídě Mohr nejčastěji přiřazuje název subekonomická (Mohr 1943).

Ve své práci z roku 1943 se Mohr zabýval srovnáním a kritikou různých sčítacích metod aplikovaných u severoamerických savců (Mohr 1943). Důvodem selhání mnoha autorů, kteří se ve svých studiích snažili popsat ekonomické denzity, bylo dle Mohra neúspěšné rozpoznání a pochopení toho, jak druh využívá prostor, špatná identifikace prázdných prostorů (blanks) a z toho pramenících chyb ve sčítání populací (Mohr 1943).

Jak jsem již uvedla, Mohr klade důraz na časové zasazení, ve kterém ke sčítání a odhadům dochází. Autor navrhuje například zavedení denních, týdenních, měsíčních a ročních denzit, případně využívat takzvanou sezónní škálu.

Výsledné hodnoty denzit může ovlivňovat délka trvání studie nebo roční období, ve kterém k pozorování dochází. To lze demonstrovat na případu populačních denzit lišky plavé (*Vulpes vulpes fulva*). Většina autorů, jejichž práce Mohr (1943) využil a kontroloval, ve svých studiích a pozorováních nijak nezohlednila to, v jakém období k odchytům docházelo, a shodli se tak na průměrné hodnotě 1 jedince na čtvereční míli. Dle jiných autorů však denzita jedinců nabývala hodnot až 2,5 jedinců na čtvereční míli. Tento nárůst byl zapříčiněn tím, že k pozorování došlo v období těsně po osamostatnění mláďat, která se v této fázi svého vývoje stále zdržují v domovském teritoriu matky (Reynolds a Tapper 1995).

3.3. Koncept ekologické a hrubé denzity

Jedním z nejvýznamnějších autorů, kteří ve své práci zohledňují různé denzitní koncepty, je John Damuth, evoluční biolog a paleontolog působící na Kalifornské univerzitě v Santa Barbaře.

Ekologická denzita se dle autora vztahuje k ploše habitatu, který je druhem skutečně využíván (Damuth 1987; 1981) nebo obsazený (Damuth 1991). Hrubá denzita, v jeho pracích nazývaná téže

regionální (Damuth 1991), naproti tomu popisuje hustotu druhů obsazujících libovolně vybranou oblast, přičemž je jedinci reálně využitelná pouze její část (Damuth 1987), příkladem jsou území parků či administrativní celky.

Koncept ekologické denzity vyzdvihl Damuth ve svém článku pojednávajícím o korelaci mezi tělesnou velikostí a početností jedinců (Damuth 1991). Ekologická denzita tedy dle jeho názoru umožňuje popsat vliv populace daného druhu na lokální zdroje a zároveň na to, do jaké míry se dokázal adaptovat na příjem energie ze zdrojů v dané oblasti.

Ve článku popisuje náročnost vyjádřit všeobecně platný vztah mezi velikostí a početností jedinců. U většiny organismů lze pozorovat nižší počet jedinců u větších druhů (Nee et al. 1991 *ex. Damuth 1991*), což se promítá do tzv. pravidla energetické ekvivalence – množství energie, které každý druh využívá na jednotku plochy habitatu je nezávislé na jeho tělesné velikosti (Nee et al. 1991 *ex. Damuth 1991*). Dle Damutha není podstatná otázka, zda je výhodnější být menším, či větším organismem, ale spíše otázka velikosti v rámci rodu. Z hlediska energetické kontroly a optimálního využití zdrojů se ukazuje nejvýhodnější být velkým druhem v rámci své taxonomické skupiny. Je zřejmé, že by nebylo možné popsat vztahy jedinců k prostoru a jejich schopnost využít lokální zdroje, pokud by oblast nebyla uvažována v rámci menších území ekologické populační hustoty, ale uvažovali bychom o ní jako o jednotném celku, v jehož rámci bychom popisovali prostou hrubou denzitu.

4. Vymezení konceptu ekologické denzity

Jak je zřejmé již z předchozích kapitol, není koncept habitatově specifické denzity striktně ohraničen ani definován. Hlavní myšlenkové směry a pojetí zahrnují tradiční rozdělení na ekologickou a hrubou denzitu dle Damutha, srovnatelný koncept ekonomické a subekonomické denzity dle Mohra či rozdělení na ekonomickou, nejnižší a nejvyšší denzitu dle Eltona, zaměřující se zejména na území teritorií a dočasné agregace jedinců. To může být jedním z důvodů, proč se mnohdy setkáváme s prolínáním hranic hrubých, ekologických i dalších typů hustot a k jejich vzájemnému kombinování (Smallwood a Schonewald 1996). V některých případech je náročné, leckdy až nemožné, přiřadit metodiku studie k jednomu konkrétnímu typu denzity. Autoři často zdánlivě popisují hrubou hustotu, která by dle premisy neměla zohledňovat různorodost prostředí (Peters a Raelson 1984) a její odhady se tak stanovují na základně náhodně zvolených čtverců mřížové mapy či bodových a liniových transektů (Sutherland et al. 2004). Tato „hrubá“ denzita je však stanovována v rámci předem vybrané oblasti s danými vlastnostmi, či dokonce v rámci konkrétního habitatu (Kantrud a Stewart 1984).

Příkladem takové studie může být výzkum z roku 1984 zabývající se distribucí a denzitou hnízdících ptáků v prérijních mokřadech Severní Dakoty (Kantrud a Stewart 1984). Denzity byly

stanovovány z náhodných čtverců ploch. Tyto plochy se však nacházely v rámci specifického habitatu – mokřadů, s vyloučením suchých oblastí. Dle výběru oblasti bychom soudili, že se jedná o habitatově specifickou neboli ekologickou denzitu. Autoři však své výsledky prezentují jako denzitu hrubou, argumentující tím, že hodnoty byly stanovovány na základě pozorování oblasti celého mokřadu, nikoliv pouze specifické zóny či rostlinné komunity.

Ve studii bylo celkové území dále rozděleno na dílčí subhabitaty, podle dominantního rostlinného společenstva a hloubky vody. V rámci těchto menších oblastí teprve autoři popsali denzitu jakožto ekologickou. Je tedy zcela zřejmé, že při popisu a určení denzitního konceptu může hrát velkou roli subjektivní pojetí samotného výzkumníka.

Také u studií prezentujících své výsledky jakožto ekologické denzity je třeba se mít na pozoru. Již Mohr se ve svém srovnání a kritice sčítání savců v Severní Americe (Mohr 1943) zmiňuje o tom, že se mnoho autorů snaží vyjádřit ekologickou, dle jeho slov ekonomickou, denzitu, ale nedokáží správně zvolit oblast výzkumu a vyloučit nevhodné a neosídlené oblasti. Jedná se tedy spíše o hustotu hrubou, dle jeho pojetí subekonomickou.

V dalších případech se setkáme s vyjádřením ekologické denzity, bez bližšího vysvětlení a charakteristiky (Gaston et al. 1999). Absence přesného vysvětlení, jaká oblast byla v odhadu zohledněna a jaké jsou její vlastnosti, nám znemožňuje tuto hodnotu dále srovnávat s výsledky jiných studií. Nelze tedy s jistotou určit, do jaké míry je pozorování objektivní, zda nebylo nadměrně ovlivněno potřebami a cílem pozorovatele (Smallwood a Schonewald 1998; Blackburn a Gaston 1997).

Ve studiích a výzkumech se často vyskytuje záměrné propojení více metod a konceptů. Je-li tato skutečnost v metodice dostatečně vysvětlena a popsána, nebrání to jejímu dalšímu využití a mnohdy je takováto kombinace praktická. Mnoho studií kombinuje regionální přístup s ekologickými denzitami (Cotgreave 1995; Tratalos et al. 2007), viz níže.

Nejčastěji se setkáváme s kombinací regionálního přístupu a habitatově specifického konceptu. Jako příklad lze uvést pozorování ptačích populací a jejich reakce na hustotu obydlí na území Velké Británie (Tratalos et al. 2007). Celkové území země bylo rozděleno na 11 geografických oblastí, tedy 9 administrativních regionů Anglie, Walesu a Skotska. V rámci těchto geografických oblastí byly popsány denzity všech vybraných druhů v jednotlivých habitatech, kterými jsou například listnaté lesy, zemědělská půda, vodní plochy či lidská osídlení. K pozorování bylo zvoleno 27 druhů ptáků, považovaných za městské indikátory, včetně 4 druhů označených jako městský habitatový specialista, u každého z druhů byla individuálně analyzována jeho populační hustota a její vztah s hustotou osídlení. Výsledky výzkumu odhalily nárůst denzit populace ptáků v mírně a středně zastavěných

oblastech, ale pokles v oblastech s velmi vysokou hustotou obydlí. Současně s tím se snižuje diverzita druhů, způsobená zejména zvyšující se koncentrací hustě zastavěných území.

Podobně propojila více metod studie z roku 1995 popisující populační denzitu v souvislosti s tělesnou velikostí a překrýváním nik u Australských ptáků (Cotgreave 1995). V té autor kombinuje regionální přístup dle Nee *et al.* (1991) s využitím ekologické denzity, jak ji definoval Damuth (1981; 1987). Ptačí habitaty jsou dle studie určeny převažujícím rostlinným společenstvem v dané oblasti, z čehož vychází, že druhy okupující stejné habitaty, mají také podobné potravní návyky. Celková geografická oblast byla rozdělena do 7 habitatových typů, jako les, travnaté planiny či bažiny, definovaných podle zastoupení flóry. V rámci těchto habitatů byly zaznamenány denzity ptačích populací s důrazem na velikost druhů a to, do jaké míry se vzájemně překrývají niky jednotlivých druhů. Studie naznačuje, že není jednoznačně prokázáno to, že by větší druhy dominovaly v kompetici nad menšími. Současně odhaluje pravděpodobný vztah mezi velikostí jedinců a tím, do jaké míry jsou mezi sebou schopni sdílet zdroje potravy. Středně velcí jedinci jsou tak sice nejúspěšnější v získávání energie, ale malí ptáci mohou v hejnech dosahovat podobné úspěšnosti.

5. Oblast odhadu denzit

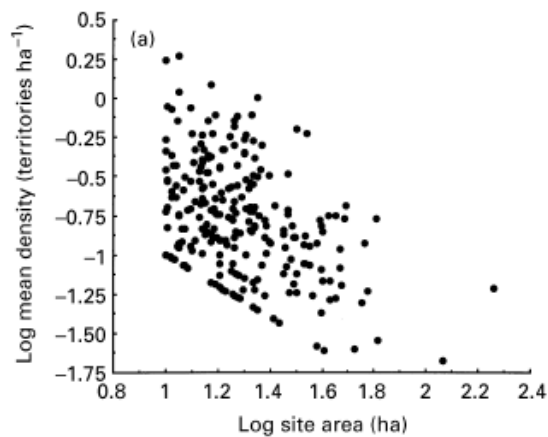
Odhad a stanovení habitatově specifické neboli ekologické denzity probíhá v rámci oblastí se specifickým charakterem (Newson *et al.* 2009). Bez ohledu na to, zda je cílem popis ekologické denzity dle Damutha (1987), tedy takového, který vyjadřuje hustotu druhu v rámci skutečně obývaného prostoru, či habitatově specifická denzita populace v rámci konkrétního habitatu, je nutné definovat charakter oblasti, ve kterém bude pozorování probíhat (Begon *et al.* 2006). Podoba zkoumané oblasti je přizpůsobena potřebám výzkumu. Je však současně třeba dbát na to, aby nedošlo ke zkreslení výsledků způsobené nevhodně zvolenou oblastí pozorování.

Oblasti vybrané na základě předchozích znalostí bývají signifikantně menší a vykazují pak vyšší denzity. Odhadování denzit v rámci habitatu, který neodpovídá potravním nárokům druhu také zkreslí představu o zastoupení jedinců (Smallwood a Schonewald 1998). Důležitost zvolit prostorové ohraničení založené na vztahu pozorovaného druhu a prostředí se jeví jako naprosto zásadní (Smallwood a Schonewald 1996). U mnoha druhů může být výběr ideální oblasti pro habitatově specifické denzitní odhady ztížen nedostatečnými znalostmi o habitatových preferencích a využití prostoru (Damuth 1987). V následujících kapitolách se budeme zabývat několika vlastnostmi zkoumané oblasti, které mohou ovlivnit odhad denzity, zejména té ekologické.

5.1. Rozloha oblasti

Celková velikost území, ve které bude docházet k odhadu a pozorování, je jeden z prvních bodů, který je potřeba při navrhování výzkumu definovat. Rozloha oblasti může v první řadě ovlivnit praktické aspekty pozorování, jako je například jeho časová a finanční náročnost (Smallwood a Schonewald 1998). V případě denzitních odhadů však může celková rozloha oblasti ovlivnit také výsledky samotné (Gaston et al. 1999; Currie 1993).

V mnoha ekologických a populačních výzkumech a pracích (Gaston et al. 1999; Blackburn a Gaston 1999; Smallwood a Schonewald 1996) nacházíme statisticky signifikantní negativní vztah mezi rozlohou oblasti a denzitou populace. Takový vztah lze znázornit vynesáním zlogaritmované hodnoty populační denzity proti logaritmicke hodnotě velikosti území, viz Obrázek 2.



Obrázek 2 – Vztah hustoty populace sýkory uhelníčka (*Periparus ater*) k rozloze oblasti výskytu. Na ose y je vynesena logaritmicke hodnota průměrné hustoty teritorií na hektaru, na ose x logaritmicke hodnota velikosti oblasti v hektarech. Vnesené bodv v grafu znázorňují negativní vztah mezi hustotou a velikostí oblasti. Převezato z Gaston et al. 1999.

Ukazuje se, že se zvyšující se velikostí prostoru pozorována nižší denzita populace (Smallwood a Schonewald 1998; Gaston et al. 1999). Malé plochy vykazují výrazně vyšší denzitní odhady než velké (Blackburn a Gaston 1999). Tato skutečnost způsobuje komplikace, chceme-li mezi sebou porovnávat denzity populací více druhů či denzity stejného druhu z různých oblastí (Gaston et al. 1999). Rozdílnost rozlohy více ploch, které chceme vzájemně porovnat, je možné řešit stanovením průměrných hodnoty denzit každé oblasti a následným srovnáváním těchto průměrů. Je například možné před analýzou ekologický prostor konvertovat na čtvereční kilometr a veškeré denzity převést na počet jedinců na km² (Blackburn a Gaston 1996). Nejde tedy o bezvýhodnou situaci, je však potřeba na tento krok pamatovat.

Efekt snižující se denzity se zvětšující se rozlohou plochy je vysvětlován mj. tím, že dochází-li k odhadu a počítání denzit v rámci menších oblastí, jsou studované plošky rozmístěny převážně v oblastech domovských okrsků a oblastí s nejvyšším výskytem. S rozšiřující se plochou dojde k zahrnutí lokalit s nižší pravděpodobností výskytu a okrajových oblastí teritorií (Elton 1932; Odum a Kuenzler 1955; Gaston et al. 1999). Tím se sníží početnost jedinců na jednotce plochy, tedy jejich denzita.

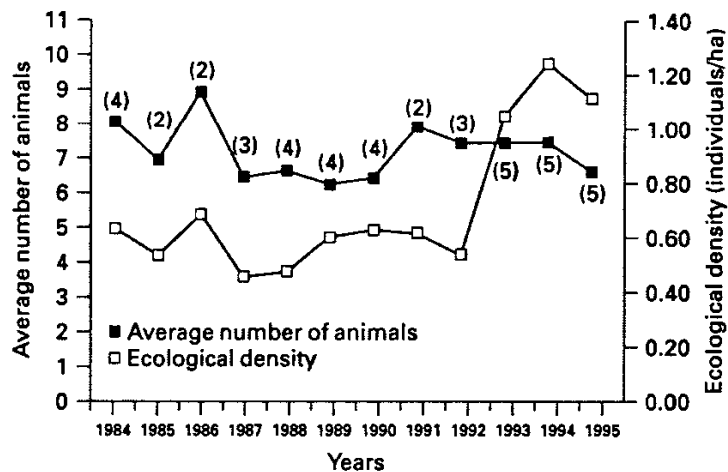
Velikost oblasti může také ovlivnit další vlastnosti denzity, jako je přesnost odhadu. Zvětšení rozlohy plošky pozorování může zvýšit přesnost odhadu (Voříšek et al. 2008). To demonstruje Franklin et al. (1990) ve studii denzit puštíka severního (*Strix occidentalis caurina*). U větší oblasti je totiž snížená pravděpodobnost toho, že zvíře při svém pohybu překročí jeho hranice a nebude tak pozorováno (Franklin et al. 1990).

Adekvátní rozloha oblasti souvisí mimo jiné s velikostí těla pozorovaného organismu. Tato korelace bude blíže popsána v šesté kapitole pojednávající o ekologických vlastnostech a nárocích druhů.

5.2. Vliv disturbance oblasti

Při vyjádření ekologické denzity je potřeba zaznamenat celkový stav habitatu a všechny popsitelné vlastnosti, tedy nejen rozlohu ale i případné změny jeho velikosti a charakteru v čase. S významem časového zasazení jsme se setkali již u konceptů ekonomické a subekonomické denzity (Mohr 1943). Změny habitatu se mohou výrazně projevit i v odhadech denzit (Reif et al. 2008), sledování areálu může pomoci tyto zvraty vysvětlit. Výrazný posun populačního trendu v čase a náhlé změny denzity mohou být způsobeny také vnějším zásahem do prostředí například zvýšením fragmentace a jinými disturbancemi (Kowalewski a Zunino 1999; Franklin et al. 1990; Marcot a Gardetto 1980).

Na studii z roku 1999 zabývající se dopady deforestace na populaci vřešťana černého (*Alouatta caraya*) v severní Argentíně (Kowalewski a Zunino 1999) lze ukázat nejen odlišnost mezi koncepty ekologické a hrubé denzity, ale také následky disturbance prostředí na tyto hodnoty. Obrázek (3) znázorňuje populační trendy mezi roky 1984 až 1995. Tmavá křivka vyjadřuje průměrné počty jedinců dle hrubé denzity a světlá křivka vyjadřuje ekologickou denzitu. Populační trendy obou křivek sobě vzájemně odpovídají až do roku 1992, kde vidíme výrazný nárůst ekologické denzity. Ten ovšem není provázen zvýšením celkové biomasy. Ve stejném období došlo v oblasti k velkému vykácení porostu, které o 32 % snížilo celkovou rozlohu vhodného habitatu pro vřešťany. Ekologická denzita se tak prudce navýšila agregací jedinců na menší využitelné ploše (Kowalewski a Zunino 1999).



Obrázek 3 – Graf ekologické a hrubé denzity vřešťanů mezi lety 1984 až 1995. Levá osa y vyjadřuje průměrný počet zvířat, pravá osa y ekologickou denzitu a na ose x je vyneseno časové rozmezí. Tmavá křivka vyjadřuje průměrné počty jedinců dle hrubé denzity, světlá křivka vyjadřuje ekologickou denzitu. Převzato z Kowalewski a Zunino 1999.

5.3. Předchozí znalost preferencí a zkreslení výsledků

Hodnoty ekologické denzity mohou být *a priori* ovlivněny znalostmi a předpoklady výzkumníka (Smallwood a Schonewald 1998) a zkresleny zvolením nevhodné velikosti plochy (Vrezec 2001). Při odhadu ekologické denzity jsou z oblasti pozorování vyloučena místa s nízkým či nulovým výskytem pozorovaného druhu, což vede k relativnímu zvýšení hustoty populace ve studované oblasti (Gaston et al. 1999). Současně s tím mnohdy při odhadu dochází k tomu, že výzkumníci preferují určité lokace na úkor jiných. Vede je k tomu například renomé či dobrá dostupnost vytyčené oblasti (Smallwood a Schonewald 1998; Reif et al. 2010; Voříšek et al. 2008).

Ekologická denzita často vykazuje mnohokrát vyšší hodnoty, než denzita hrubá (Smallwood et al. 1996; Gaston et al. 1999; Franklin et al. 1990). Tento efekt se projevuje zejména při odhadech množství jedinců na malých plochách (Smallwood a Schonewald 1998). Ty jsou výzkumníkem vybrány na základě předchozí zkušenosti o nejvyšší hustotě v prostoru a preferencích druhu. Smallwood a Schonewald (1996) ve svém článku na příkladu populačních denzit medvěda hnědého (*Ursus arctos*) poukazují na diametrální rozdíly mezi výsledky různých studií, odlišnosti vznikly díky rozdílným oblastem, kde bylo prováděno pozorování, a jejich velikostem. Denzita jedinců byla v nejmenších plochách až 63x vyšší než ve třech největších oblastech zároveň. Právě ony nejmenší plošky byly vybrány na základě již známých preferencí jedinců a pozorování probíhalo pouze v období, ve kterém dochází v dané lokalitě k nejčastějšímu výskytu zvířat. Presentace takovýchto výsledků bez dalšího komentáře a diskuze může být zavádějící, a to by mohlo negativně ovlivnit management a kroky v ochraně druhů a lokalit (Voříšek et al. 2008).

Možnou prevencí takovýchto extrémů je zvolit dostatečně velkou oblast pozorování, v níž by se měly současně odrážet ekologické vlastnosti pozorovaného druhu (Wiens 1989).

6. Vliv ekologických vlastností druhu

Při výběru oblasti, která bude zahrnuta do odhadu ekologické denzity, je nutné zohlednit ekologické nároky a vlastnosti zkoumaného druhu. Ty ovlivňují jeho distribuci v prostoru a habitatové preference (Buckton a Ormerod 1997). Rozdíly mezi organismy se promítají do výběru a ohraničení výzkumníkem zkoumané oblasti (Wiens 1989; Begon et al. 2006). Hned z počátku je rozhodující, zda je cílem výzkumu jeden druh, kterému lze úzce podřídít oblast pozorování či skupina populací, u nichž bude ekologický prostor méně specifický (Wiens 1989).

6.1. Velikost jedinců

V mnoha studiích se setkáváme s popisem korelace mezi velikostí těla a početností jedinců v prostoru (Damuth 1987). Ne vždy se autoři shodují na tom, zda je tělesná velikost dobrým prediktorem početnosti a denzity (Gregory a Blackburn 1995). Všeobecně však lze pozorovat negativní vztah mezi velikostí jedinců a jejich početností v prostoru (Cotgreave 1995; Blackburn a Gaston 1996), ten vede k nižším hustotám populace u jedinců větších druhů. Je jisté, že menší organismy obsazují a aktivně využívají výrazně menší části prostředí než velké (Lawton 1989). S rostoucí tělesnou velikostí se často zvyšují nároky na velikost životního prostoru. Rozlohu oblasti pozorování je proto nutno přizpůsobit ekologii druhu, nesmí být například menší než domovský okrsek jedince (Odum a Kuenzler 1955).

Jak již bylo popsáno v kapitole 5.1. o velikosti oblasti, výsledné denzitní odhady mohou být ovlivněny rozlohou. „Budeme-li pozorovat populaci 2 losů a 2 roztočů na ostrově o rozloze 1 hektaru, s jistotou odhalíme oba losy nikoliv však roztoče.“ (Currie 1993).

Rozlehlé oblasti pozorování, potřebné u větších druhů, budou s větší pravděpodobností zahrnovat i takové oblasti, ve kterých se druh vyskytuje jen sporadicky či vůbec. S tímto problémem se u menších druhů pozorovaných na malých územích neseznamujeme, což vede k podhodnocování populačních hustot u velkých živočichů (Blackburn a Gaston 1996).

6.2. Generalisté a specialisté

Druhy se mohou do různé míry přizpůsobit podmínkám prostředí a specializovat se. Je tedy možné rozdělit organismy na habitatové generalisty s širokou ekologickou nikou a habitatové specialisty s úzkou preferencí (Storch a Mihulka 1997). Jedinci nemusejí být specializováni na celý habitat, ale pouze na určitý potravní zdroj, například dominantní vegetaci (Smallwood a Schonewald 1998).

Existuje-li silný vztah mezi druhem a pozorovanou oblastí, pak využití habitatově specifické denzity představuje nadmíru efektivní a praktický přístup (Gaston et al. 1999). Je-li druh úzce specializovaný na konkrétní habitatový typ, neposkytne nám pozorování v oblastech, kterým se vyhýbá, mnoho informací o jeho reálné početnosti (Newson et al. 2009).

Při klasifikaci druhů nemusí být jednoduché správně určit, zda se jedná o specialisty, či generalisty. V některých případech není jisté, zda je druh běžný, protože je habitatovým generalistou, či zda je jeho výskyt ve více habitatech způsobený vysokou početností v původní lokalitě a následnou expanzí. Podobně obtížné je určit, zda určitý druh je či není habitatovým specialistou, jelikož jeho preference nepokrývají běžně se vyskytující habitaty (Reif et al. 2010).

Ukázkou jsou divoce žijící ptáci, kteří vykazují určitou míru habitatových preferencí, ale jen málo druhů je natolik specializováno, že obývá pouze jediný habitatový typ, a je tedy striktním specialistou (Newson et al. 2009).

6.3. Vzácnost druhu

Ve výzkumech zaměřujících se na denzitu celých společenstev a jejich trendy často dochází, díky nižší pravděpodobnosti pozorování, k nepřesným závěrům o denzitách vzácných druhů. Někdy jsou pro jistotu tyto organismy z odhadů zcela vyloučeny (Gregory a Blackburn 1995). U vzácných druhů může při využití hrubé denzity ve větším nespecifickém geografickém prostoru dojít k jejich vynechání. (Currie 1993). Chceme-li zachytit a popsat denzity vzácného druhu s nízkou denzitou či extrémně omezenou oblastí výskytu, je ekologická denzita nástrojem výrazně efektivnějším. Parametry pozorované oblasti mohou být skrze ekologickou denzitu specificky zacíleny na konkrétní druh a jeho ekologické nároky a preference.

Výzkumy zaměřené na ochranu klíčových druhů a habitatů se zaměřují na konkrétní plošky a části krajiny, zatímco programy zabývající se druhovou diverzitou a komplexitou komunit zkoumají spíše mozaiku krajiny v širším geografickém prostoru (Wiens 1989).

7. Spektrum specifických denzit

Při stanovování ekologické denzity jsou vybírána specifická území – habitaty, která budou tvořit oblast odhadu. Proto bývá také nazývána habitatově specifickou denzitou (Newson et al. 2005). Oblast, v jejímž rámci je hustota popisována, může být tvořena různými jednotlivými habitatovými typy, či jejich souborem (Eisenberg a Seidensticker 1976).

Ekologická hustota může být pro druh vyjádřena v rámci různých habitatů, neexistuje tedy nic, jako jediná denzita druhu. Každý druh má spektrum denzit v závislosti na tom, které habitaty budou

zahrnutý do oblasti odhadu (Blackburn a Gaston 1996; 1999). Tento fenomén se projevuje nejen u malých lokálních ploch ale i na větší regionální škále, v níž je do celkové oblasti odhadu vybírán set habitatů (Haila 1988).

Ve výzkumech je tedy vždy zapotřebí společně s výslednou hodnotou ekologické denzity zaznamenat, v rámci jakého konkrétního habitatu došlo k odhadu, popsat jeho vlastnosti a hraniční hodnoty, tedy v jakém bodě konkrétního výzkumu přechází jeden habitatový typ do typu dalšího (Sutherland et al. 2004).

8. Srovnávání výsledků

Ekologická a hrubá denzita se od sebe liší nejen svými výsledky (Currie 1993) ale i samotnou podobou oblasti odhadu. To zabraňuje jejich přímému srovnání, je tedy potřeba porovnávat mezi sebou denzity stejného typu.

Výsledky hrubé denzity je možné za určitých okolností konvertovat na denzitu ekologickou. Jsou-li k dispozici dostatečné informace o rozložení habitatů v geografické oblasti, ve které došlo k odhadu hrubé denzity, je možné zpětně tyto informace využít k rozdělení plošek podle habitatového typu (Robinson a Redford 1986). Takto je obecně možné využít data ze sčítacích programů, jako JPSP, k určení habitatově specifických denzit, roztřídíme-li transekty podle habitatu, který se v jejich rámci vyskytuje (Newson et al. 2005).

Také srovnání výsledků ekologických denzit může být samo o sobě komplikované. Mnohé studie vykazují chybovost kvůli tomu, že porovnávají více ekologických denzit získaných z rozdílných prostředí (Robinson a Redford 1986). Často se dále setkáváme s potížemi způsobenými nedostatečným popisem oblastí, ve kterých byla denzita stanovena (Gaston et al. 1999), což znemožňuje jejich správnou klasifikaci a přiřazení.

Ani vzájemné denzitní odhady různých druhů nemusejí být porovnatelné, zvláště jsou-li pozorované druhy markantně odlišné ve velikosti. U malých organismů budou využity zcela jiné techniky pozorování a odhadů než u velkých živočichů (Blackburn a Gaston 1999).

9. Závěr

Na základě zkoumání konceptu ekologické denzity a jeho srovnání s denzitou hrubou lze vyzdvihnout některé jeho přednosti, upozornit na určité problémy při jeho využívání či na jisté nedostatky.

Jedním z úskalí konceptu ekologické denzity je to, že dosud není zcela přesně definován, a proto má celou řadu způsobů pojetí a přístupů. Ve své původní podobě sloužil k popisu denzit v rámci ekologického prostoru, tedy oblasti, která je jedinci reálně osídlená (Damuth 1987). Později se koncept začal využívat jakožto habitatově-specifický, vyjadřující hustotu populace v rámci určitého habitatu (Newson et al. 2005). Na rozdíl od hrubé denzity umožňuje, zejména druhý jmenovaný přístup, popsat mnoho nových skutečností, jako je závislost druhu na konkrétním prostředí, habitatové preference a populační trendy.

Práce s konceptem ekologické denzity vyžaduje zvýšenou opatrnost a důslednost při výběru vhodného území. Při konstrukci pozorování je třeba zvolit vhodnou velikost oblasti, která úzce souvisí s velikostí zkoumaných druhů (Wiens 1989). U ohraničení oblasti odhadu ekologické denzity je za potřebí zejména (i) zvolit dostatečně rozlehlou plochu, zahrnující oblasti reálného i potencionálního výskytu jedinců, současně se však vyvarovat zahrnutí oblastí ve kterých je druh přítomen jen s velmi nízkou pravděpodobností, (ii) nevymezovat extrémně malý prostor jen na základě předchozích vysokých hodnot pozorování v dané lokalitě, (iii) odrážet ve výběru ekologické nároky druhu, a to především přítomnost potravinových zdrojů, (iv) v maximální možné míře přizpůsobit výběr oblasti habitatovým preferencím druhu.

Dále je třeba dostatečná znalost o ekologických vlastnostech a preferencích druhů, pro zvolení adekvátního habitatového typu a prostoru (Damuth 1987). Podobu a vlastnosti zkoumané oblasti je rozhodně nutné co nejpodrobněji popsat v metodice, a to včetně přesné definice každého z habitatů a vytyčení jeho hranic (Sutherland et al. 2004; Begon et al. 2006).

Srovnávání výsledků více studií je potřeba činit mezi stejnými denzitivními koncepty, případně, je-li to možné, výsledky jednoho typu konvertovat na jiný (Odum a Kuenzler 1955). I po unifikaci konceptu je kvůli mnoha proměnným porovnání více ekologických denzit různých studií a autorů komplikované, vyžaduje proto dostatečně precizně definované okolnosti pozorování. Doporučila bych proto i ve studiích, zaměřených primárně na habitatově specifické denzity, pro pořádek uvést také hodnotu hrubé denzity. Ta má prostou definici a může sloužit k rychlému kontrolnímu srovnání.

Za příklady nesporných předností ekologické denzity lze uvést následující:

Habitatově specifické hustoty napomáhají lépe porozumět populačním trendům a faktorům, které je ovlivňují. Pozorujeme-li populace v ekologickém prostoru, můžeme je porovnávat v prostředí

jednotlivých habitatů, z čehož lze vyvozovat vztahy mezi druhem a prostorem (Smallwood a Schonewald 1998). Tento koncept umožňuje popsat habitatové preference druhu (Sutherland et al. 2004) nebo vysvětlit populační trendy společenstev. Pomáhá například vysvětlit, zda je trend populace způsoben vlivem prostředí či je na prostoru nezávislý a ovlivňují jej mezidruhové interakce (Sullivan et al. 2015).

Uplatnění aplikace konceptu lze doporučit zejména u ekologických studií populací a trendů, či v managementu a ochraně (Chapman a Balcomb 1998; Eisenberg a Seidensticker 1976). Lze díky němu pozorovat nerovnoměrný pokles populace ohroženého druhu v rámci různých habitatů, na základě čehož lze zkoumat význam konkrétních území na celkovou populaci a zvolit tak správný postup při ochraně druhu a prostředí (Newson et al. 2009; Sullivan et al. 2015).

Ekologická, či habitatově specifická denzita by mohla do velké míry nahradit běžně využívanou denzitu hrubou. Jednou z překážek v popularizaci této metody je, jak je již uvedeno výše, nejednota v pojetí a neexistence jedné ucelené definice (Smallwood a Schonewald 1996).

Otázkou je, zda by vymezení striktních hranic a strohé definice tomuto konceptu neomezilo jeho pružnost. Ekologickou denzitu je právě díky své tvárnosti možné přizpůsobit na míru oblastem a druhům s velmi specifickými vlastnostmi a výskytem. Určitá abstrakce tohoto konceptu tak může být vyvážena jeho širokým spektrem možné aplikace.

Literatura

- ARLT, D., FORSLUND P., JEPSSON T. a PÄRT T. (2008).** Habitat-Specific Population Growth of a Farmland Bird. *PLOS ONE*. **3**(8), e3006. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0003006
- BEGON, M., TOWNSEND C. R. a HARPER J. L. (2006).** *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed. Malden, MA: Blackwell Pub. ISBN 978-1-4051-1117-1.
- BLACKBURN, T. M. a GASTON K. J. (1996).** Abundance-Body Size Relationships: The Area You Census Tells You More. *Oikos* . **75**(2), 303–309. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3546254
- BLACKBURN, T. M. a GASTON K. J. (1997).** Who is rare? Artefacts and complexities of rarity determination. In: W. E. KUNIN a K. J. GASTON, ed. *The Biology of Rarity: Causes and consequences of rare—common differences*. Dordrecht: Springer Netherlands, s. 48–60. ISBN 978-94-011-5874-9. Dostupné z: doi:10.1007/978-94-011-5874-9_4
- BLACKBURN, T. M. a GASTON K. J. (1999).** Density, Survey Area, and the Perfection (Or Otherwise) of Ecologists. *Oikos*. **85**(3), 570–573. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3546707
- BORDJAN, D. a ROZONIČNIK A. (2010).** Breeding density of the Scops Owl *Otus scops* in urban settlements on the island of Brač (Central Dalmatia). *Acrocephalus*. **31**(144), 15–20. ISSN 0351-2851. Dostupné z: doi:10.2478/v10100-010-0002-9
- BOWLER, D. E., HELDBJERG H., FOX A. D., JONG M. d. a BÖHNING-GAESE K. (2019).** Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes. *Conservation Biology*. **33**(5), 1120–1130. ISSN 1523-1739. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/cobi.13307
- BUCKTON, S. T. a ORMEROD S. J. (1997).** Use of a new standardized habitat survey for assessing the habitat preferences and distribution of upland river birds. *Bird Study*. **44**(3), 327–337. ISSN 0006-3657, 1944-6705. Dostupné z: doi:10.1080/00063659709461068
- CARRASCAL, L. M., SEOANE J., PALOMINO D. a POLO V. (2008).** Explanations for bird species range size: ecological correlates and phylogenetic effects in the Canary Islands. *Journal of Biogeography*. **35**(11), 2061–2073. ISSN 1365-2699. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01958.x
- CORNILS, J. S., RIEDL I., FRICKE J., KATZ M. a SCHULZE Ch. H. (2015).** Population density and habitat preferences of the Black-cheeked Ant-tanager *Habia atrimaxillaris*. *Bird Conservation International*. **25**(3), 306–321. ISSN 0959-2709, 1474-0001. Dostupné z: doi:10.1017/S0959270914000215
- COTGREAVE, P. (1995).** Population Density, Body Mass and Niche Overlap in Australian Birds. *Functional Ecology* . **9**(2), 285–289. ISSN 0269-8463. Dostupné z: doi:10.2307/2390575
- CROSBIE, S. P., SOUZA L. E. a ERNEST H. B. (2011).** Estimating Western Scrub-Jay Density in California by Multiple-Covariate Distance Sampling. *The Condor* . **113**(4), 843–852. ISSN 1938-5129. Dostupné z: doi:10.1525/cond.2011.090152
- CURRIE, D. J. (1993).** What Shape Is the Relationship between Body Size and Population Density? *Oikos*. **66**(2), 353–358. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3544825

- DAMUTH, J. (1981).** Population density and body size in mammals. *Nature*. **290**(5808), 699–700. ISSN 0028-0836, 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/290699a0
- DAMUTH, J. (1987).** Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy-use. *Biological Journal of the Linnean Society*. **31**(3), 193–246. ISSN 1095-8312. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb01990.x
- DAMUTH, J. (1991).** Of size and abundance. *Nature*. **351**(6324), 268–269. ISSN 0028-0836, 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/351268a0
- EISENBERG, J. F. a SEIDENSTICKER J. (1976).** Ungulates in southern Asia: A consideration of biomass estimates for selected habitats. *Biological Conservation*. **10**(4), 293–308. ISSN 0006-3207. Dostupné z: doi:10.1016/0006-3207(76)90003-3
- ELTON, Ch. (1932).** Territory Among Wood Ants (*Formica rufa* L.) at Picket Hill. *Journal of Animal Ecology*. **1**(1), 69–76. ISSN 0021-8790. Dostupné z: doi:10.2307/996
- FALKENBERG, V. M., BÖHNER J., SALINGER S., STREHLOW H., WITT K. a TIGGES U. (2004).** Mauersegler (*Apus apus*) in Berlin: Lebensraumtypische Dichten und Bestand 2002. *Berl. ornithol. Ber.* (14), 20.
- FRANKLIN, A. B., WARD J. P., GUTIÉRREZ R. J. a GOULD G. I. (1990).** Density of Northern Spotted Owls in Northwest California. *The Journal of Wildlife Management*. **54**(1), 1–10. ISSN 0022-541X. Dostupné z: doi:10.2307/3808893
- FULLER, R., MARCHANT J. a MORGAN R. (1985).** How representative of agricultural practice in Britain are Common Birds Census plots. *Bird Study*. **32**, 56–70. Dostupné z: doi:10.1080/00063658509476856
- GASTON, K. J., BLACKBURN T. M. a GREGORY R. D. (1999).** Does variation in census area confound density comparisons? *Journal of Applied Ecology*. **36**(2), 191–204. ISSN 1365-2664. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1999.00401.x
- * GIBBONS, D. W., REID J. B. a CHAPMAN R. A. (1993).** *The New Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland: 1998-1991*. London: T. & A.D. Poyser. ISBN 0-85661-075-5.
- GREGORY, R. D. a BAILLIE S. R. (1998).** Large-scale habitat use of some declining British birds. *Journal of Applied Ecology*. **35**(5), 785–799. ISSN 1365-2664. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.355349.x
- GREGORY, R. D. a BLACKBURN T. M. (1995).** Abundance and Body Size in British Birds: Reconciling Regional and Ecological Densities. *Oikos*. **72**(1), 151–154. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3546050
- HAILA, Y. (1988).** Calculating and Miscalculating Density: The Role of Habitat Geometry. *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*. **19**(2), 88–92. ISSN 0030-5693. Dostupné z: doi:10.2307/3676456
- HELDJERG, H., FOX A., LEHIKONEN A., SUNDE P., AUNINS A., BALMER D., CALVI G., CHODKIEWICZ T., CHYLARECKI P., ESCANDELL V., FOPPEN R., GAMERO A., HRISTOV I., HUSBY M., JIGUET F., KMECL P., KÁLÁS J., LEWIS L., LINDSTRÖM Å. a WEISERBS A. (2019).** Contrasting population trends of Common Starlings (*Sturnus vulgaris*) across Europe. *Ornis Fennica*. **96**, 153–168.

- HLAVÁČOVÁ, P. (2012).** *Habitatové preference a hnízdní hustota rorýse obecného (Apus apus) v aglomeraci Havlíčkův Brod.* Praha. Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, katedra zoologie.
- HOŘÁK, D., FERENC M., SEDLÁČEK O., MOTOMBI F. N., SVOBODA M., ALTMAN J., ALBRECHT T., DJOMO NANA E., JANEČEK Š., DANČÁK M., MAJESKÝ L., LLTONGA E. N. a DOLEŽAL J. (2019).** Forest structure determines spatial changes in avian communities along an elevational gradient in tropical Africa. *Journal of Biogeography*. **46**(11), 2466–2478. ISSN 0305-0270, 1365-2699. Dostupné z: doi:10.1111/jbi.13688
- CHAPMAN, C. A. a BALCOMB S. R. (1998).** Population Characteristics of Howlers: Ecological Conditions or Group History. *International Journal of Primatology*. **vol 19**(3), 19.
- KANTRUD, H. A. a STEWART R. E. (1984).** Ecological Distribution and Crude Density of Breeding Birds on Prairie Wetlands. *The Journal of Wildlife Management*. **48**(2), 426–437. ISSN 0022-541X. Dostupné z: doi:10.2307/3801174
- KOPIJ, G. (2017).** Breeding densities of woodpeckers (Picinae) in the inner and outer zones of a Central European city. 17.
- KOSIŃSKI, Z. a WINIECKI A. (2005).** Factors affecting the density of the middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius*: A macrohabitat approach. *Journal of Ornithology*. **146**, 263–270. Dostupné z: doi:10.1007/s10336-005-0088-3
- KOWALEWSKI, M. a ZUNINO G. (1999).** Impact of Deforestation on a Population of *Alouatta caraya* in Northern Argentina. *Folia primatologica; international journal of primatology*. **70**, 163–6. Dostupné z: doi:10.1159/000021689
- LATKOVÁ, H., SÁNDOR A. K. a KRIŠTÍN A. (2012).** Diet composition of the scops owl (*Otus scops*) in central Romania. *Slovak Raptor Journal*. **6**(1), 17–26. ISSN 1337-3463. Dostupné z: doi:10.2478/v10262-012-0064-9
- LAWTON, J. H. (1989).** What Is the Relationship between Population Density and Body Size in Animals? *Oikos*. **55**(3), 429–434. ISSN 0030-1299. Dostupné z: doi:10.2307/3565606
- MARCOT, B. G. a GARDETTO J. (1980).** Status of the Spotted Owl in Six Rivers National Forest, California. *Western Birds*. 10.
- MOHR, C. O. (1943).** A Comparison of North American Small-Mammal Censuses. *The American Midland Naturalist*. **29**(3), 545–587. ISSN 0003-0031. Dostupné z: doi:10.2307/2421147
- MOHR, C. O. (1947).** Table of Equivalent Populations of North American Small Mammals. *The American Midland Naturalist*. **37**(1), 223–249. ISSN 0003-0031. Dostupné z: doi:10.2307/2421652
- * **NEE, S., READ A. F., GREENWOOD J. J. D. a HARVEY P. H. (1991).** The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*. **351**(6324), 312–313. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/351312a0
- NEWSON, S. E., OCKENDON N., JOYS A., NOBLE D. G. a BAILLIE S. R. (2009).** Comparison of habitat-specific trends in the abundance of breeding birds in the UK. *Bird Study*. **56**(2), 233–243. ISSN 0006-3657. Dostupné z: doi:10.1080/00063650902792098
- NEWSON, S. E., WOODBURN R. J. W., NOBLE D. G., BAILLIE S. R. a GREGORY R. D. (2005).** Evaluating the Breeding Bird Survey for producing national population size and density estimates. *Bird*

Study. **52**(1), 42–54. ISSN 0006-3657, 1944-6705. Dostupné z: doi:10.1080/00063650509461373

ODUM, E. P. a KUENZLER E. J. (1955). Measurement of Territory and Home Range Size in Birds. *The Auk*. **72**(2), 128–137. ISSN 0004-8038. Dostupné z: doi:10.2307/4081419

PAVLUVČÍK, P. (2017). *Vliv drobných hlodavců na populace predátorů*. Olomouc. Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci.

PETERS, R. H. a RAEISON J. V. (1984). Relations between Individual Size and Mammalian Population Density. *The American Naturalist*. **124**(4), 498–517. ISSN 0003-0147.

PETERS, R. H. a WASSENBERG K. (1983). The effect of body size on animal abundance. *Oecologia*. **60**(1), 89–96. ISSN 0029-8549, 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/BF00379325

REIF, J., JIGUET F. a ŠŤASTNÝ K. (2010). Habitat specialization of birds in the Czech Republic: Comparison of objective measures with expert opinion. *Bird Study*. **57**, 197–212. Dostupné z: doi:10.1080/00063650903477046

REIF, J., STORCH D., VOŘÍŠEK P., ŠŤASTNÝ K. a BEJČEK V. (2008). Bird-habitat associations predict population trends in central European forest and farmland birds. *Biodiversity and Conservation*. **17**, 3307–3319. Dostupné z: doi:10.1007/s10531-008-9430-4

REIF, J., VOŘÍŠEK P. a ŠŤASTNÝ K. (2006). Population trends of birds in the Czech Republic during 1982–2005. 16.

REYNOLDS, J. C. a TAPPER S. C. (1995). The ecology of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to small game in rural southern England. *Wildlife Biology*. **1**(1), 105–119. Dostupné z: doi:10.2981/wlb.1995.0016

RICKLEFS, R. E. a LOVETTE I. J. (1999). The roles of island area per se and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*. **68**(6), 1142–1160. ISSN 1365-2656. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00358.x

ROBINSON, J. G. a REDFORD K. H. (1986). Body Size, Diet, and Population Density of Neotropical Forest Mammals. *The American Naturalist*. **128**(5), 665–680. ISSN 0003-0147.

SALVADOR, J. R. (2020). Habitat specialization as determinant of species response to the Global Change. Dostupné z: <https://dspace.cuni.cz/handle/20.500.11956/121348>

SMALLWOOD, K. S. a SCHONEWALD Ch. (1996). Scaling Population Density and Spatial Pattern for Terrestrial, Mammalian Carnivores. *Oecologia*. **105**(3), 329–335. ISSN 0029-8549.

SMALLWOOD, K. S. a SCHONEWALD Ch. (1998). Study design and interpretation of mammalian carnivore density estimates. *Oecologia*. **113**(4), 474–491. ISSN 1432-1939. Dostupné z: doi:10.1007/s004420050400

STJERNMAN, M., GREEN M., LINDSTRÖM Å., OLSSON O., OTTVALL R. a SMITH H. G. (2013). Habitat-specific bird trends and their effect on the Farmland Bird Index. *Ecological Indicators*. **24**, 382–391. ISSN 1470-160X. Dostupné z: doi:10.1016/j.ecolind.2012.07.016

- STORCH, D. a MIHULKA S. (1997).** *Ekologie*. 1997. vyd. Praha: Institut dětí a mládeže MŠMT ČR. ISBN 80-86088-12-0.
- SULLIVAN, M. J. P., NEWSON S. E. a 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. ISSN 0006-3207. Dostupné z: doi:10.1016/j.biocon.2015.10.009
- SUTHERLAND, W. J., NEWTON I. a GREEN R. (2004).** *Bird ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford; New York: Oxford University Press. Techniques in ecology and conservation series, 1. ISBN 978-0-19-852085-6.
- TKADLEC, E. (2008).** *Populační ekologie*. Olomouc: Univerzita Palackého v Olomouci. ISBN 978-80-244-2149-0.
- TRATALOS, J., FULLER R. A., EVANS K. L., DAVIES R. G., NEWSON S. E., GREENWOOD J. J. D. a GASTON K. J. (2007).** Bird densities are associated with household densities. *Global Change Biology*. **13**(8), 1685–1695. ISSN 1365-2486. Dostupné z: doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01390.x
- VOŘÍŠEK, P., KLVAŇOVÁ A., BRINKE T., CEPÁK J., FLOUSEK J., HORA J., REIF J., ŠŤASTNÝ K. a VERMOUZEK Z. (2009).** Stav ptactva České republiky 2009. 38.
- VOŘÍŠEK, P., KLVAŇOVÁ A., WOTTON S. a GREGORY R. D. (2008).** *A best practice guide: for wild bird monitoring schemes*. S.l.: Czech Society for Ornithology [etc. ISBN 978-80-903554-3-9.
- VREZEC, A. (2001).** The breeding density of Eurasian Scops Owl *Otus scops* in urban areas of Pelješac Peninsula in southern Dalmatia. *Acrocephalus*. **22**, 149–154.
- WIENS, J. A. (1989).** Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*. **3**(4), 385. ISSN 02698463. Dostupné z: doi:10.2307/2389612

* = Takto jsou označeny sekundární citace