

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Eliška Černohorská

Početnost ptáků a výška vegetace

Bird abundances and the height of vegetation

Bakalářská práce

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

Praha, 2020

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli doc. RNDr. Davidu Hořákovi, Ph.D. za veškeré rady a trpělivé zodpovídání mých dotazů během psaní této bakalářské práce. Dále děkuji své kmotře PaedDr. Janě Vachulové za pomoc s jazykovou korekturou textu.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou 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, 05. 06. 2020

Eliška Černohorská

Abstrakt

Početnost ptáků, tedy počet jedinců na určitém místě, souvisí s počtem druhů na daném území – na stanovištích druhově bohatších bývá i větší množství jedinců. Početnost ptáků, zjišťovaná nejčastěji v době hnízdění, je ovlivňována i vertikální strukturou vegetace, přičemž je zřejmé, že plochy s nízkou vegetací (např. travní porosty) hostí menší množství ptáků než porosty vyšší vegetace (např. křoviny a lesy). Celková početnost ptáků nejčastěji pozitivně koreluje se vzrůstající výškou porostu, která je dána fází sukcese. Ze studovaných prací je však zřejmé, že ptačí druhy reagují na výšku vegetace a její změny specificky, a je proto obtížné vytvořit obecné závěry. Negativní závislost výšky vegetace a početnosti ptáků, zaznamenaná v některých studiích, může být způsobena i nejednotnými metodami sběru dat o výšce vegetace na různých stanovištích. Předpokládám, že početnost ptáků na stanovišti spíše než pouze s výškou porostu souvisí i s hustotou a rozvrstvením vegetace, neboť v lesních habitatech je pro výskyt ptáků zásadní nejen výška stromového patra, ale i dobře vyvinutý podrost. Pro skutečné objasnění vlivu výšky vegetace na početnost ptáků bude nutné provádět výzkumy porovnávající početnosti ptáků na stanovištích se stejným typem vegetace (např. les s nižším a vyšším stromovým patrem).

Klíčová slova: početnost ptáků, populační hustota ptáků, hustota vegetace, struktura vegetace, výška vegetace, les, sukcese

Abstract

Bird abundance, it means the number of individuals at a specific site relates to the number of species in the area. It is common that species-richer habitats contain more individuals. Bird abundance which detected most frequently during the breeding period is influenced by the vertical structure of the vegetation so that habitats with low vegetation (e.g. grasslands) occupy smaller numbers of birds than the cover of higher vegetation (e.g. shrublands and forests). Most often total bird abundance positively correlates with increasing vegetation height determined by successional stages. Based at the stated studies, it is evident that bird species respond to vegetation height and its changes in a specific way, therefore it is difficult to make general conclusions. Negative correlation between vegetation height and bird abundance observed in some studies can be caused by various methods of data collection on vegetation height in different areas. In my opinion, bird abundance relates more to vegetation density and vegetation stratification than to vegetation height. The reason is that bird occurrence in forest habitats is impacted by well-developed undergrowth not just by forest canopy height. To further clarify how vegetation height affects bird abundance, we need more research that would compare bird abundance at different sites that have the same vegetation type (e.g. forest with lower and higher tree canopy).

Key words: bird abundance, bird population density, vegetation density, vegetation structure, height of vegetation, forest, succession

Obsah

Úvod.....	1
1. Početnost ptáků v závislosti na fázi sukcese	2
2. Početnost ptáků v závislosti na objemu vegetace.....	5
3. Početnost ptáků v lesních porostech.....	6
4. Početnost ptáků na křovinatých stanovištích.....	8
5. Početnost ptáků v nízké vegetaci.....	9
6. Umístění některých ptačích druhů v závislosti na gradientu výšky vegetace	10
7. Další faktory související s výškou vegetace a ovlivňující početnost ptáků	14
8. Vztah výšky vegetace a rozmanitosti ptačích druhů	15
9. Rizika a nedostatky studií.....	17
10. Poznámky k metodice měření struktury vegetace.....	18
Závěr	21
Citovaná literatura.....	22

Úvod

Na základě Lackova tvrzení (1933), že ptáci jsou mnohem více ovlivňováni výškou vegetace než její povahou, se v této práci snažím shrnout dosavadní poznatky o vlivu vertikálního rozměru stanoviště (výšky či objemu vegetace) na početnost ptáků. Vertikální strukturou biotopu můžeme totiž vysvětlit některé známé jevy, jako je větší množství hnízdících ptáků ve smíšených lesích než na polích o stejné rozloze (MacArthur & MacArthur, 1961).

Jako nejnižší variantu vertikálního rozměru prostředí lze chápat holou půdu (např. Johnston & Odum, 1956; Karr, 1971). Studiemi o vlivu holé půdy na početnost ptáků se však tato práce primárně nezabývá, neboť holá půda je velice specifickým prostředím, které je sice pro některé ptačí druhy vhodné při shánění potravy, ale na druhou stranu se zde nenacházejí téměř žádné úkryty (Martinez et al., 2010). První práce připisující struktuře vegetace vliv na ptačí populace se objevily před více než sto lety (např. Lack, 1933; Shelford, 1913), když byly zkoumány různě staré, a tedy i různě vysoké porosty či byly pozorovány rozdíly v distribuci zvířat v závislosti na vrstvách rostlinných společenstev.

Požadavky ptáků na prostředí se u jednotlivých druhů výrazně liší a je třeba tento dlouho známý jev zahrnout i do snah o vysvětlení vlivu výšky vegetace na ptačí populace (např. Karr, 1971; Lack, 1933).

Vertikální rozměry vegetace lze popisovat nejen přímo její výškou, ale i životními formami vegetace – nízká vegetace, křoviny, les (např. Johnston & Odum, 1956; Karr, 1971; Kendeigh, 1948), ze kterých je možné odvozovat závěry i pro výšku vegetace. Vývoj životních forem vegetace je buď dán podmínkami prostředí (např. nízká vegetace v tundře), nebo je ovlivňován různými fázemi sukcese, ve kterých se dané společenstvo právě nachází.

Vliv struktury vegetace je většinou demonstrován na rozmanitosti ptačích druhů (např. MacArthur & MacArthur, 1961), avšak tato bakalářská práce si klade za cíl shrnout dosavadní poznatky o vztahu vertikálního rozměru vegetace (její výšky či objemu) a početnosti ptáků (počtu ptačích jedinců). Práce zahrnuje informace o početnosti ptáků napříč všemi druhy vyskytujícími se na daném stanovišti nebo v rámci několika konkrétních druhů. I když je většina výzkumů prováděna v lesních porostech, jsou v této studii zahrnuta data z mnoha rozličných biotopů (např. traviny, křoviny a les).

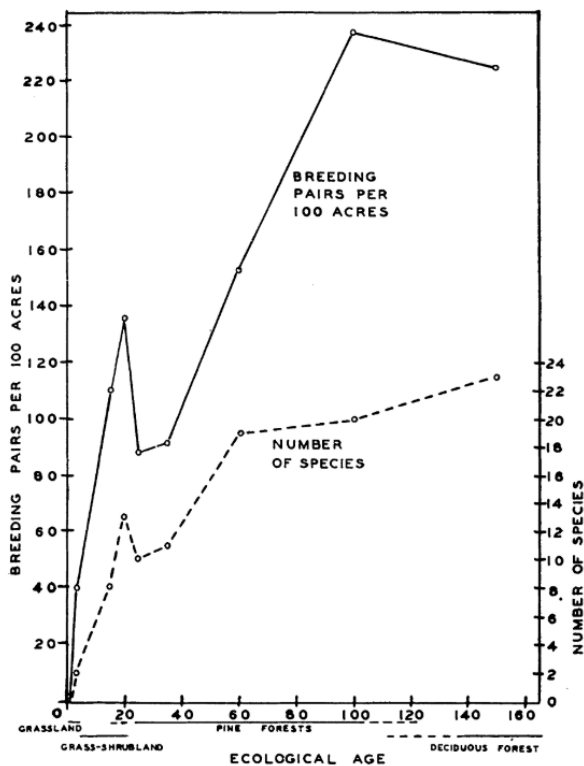
1. Početnost ptáků v závislosti na fázi sukcese

Počet ptáků v prostředí bývá nejčastěji vyjadřován populační hustotou konkrétního druhu, např. 25 hnízdících párů strnadce pustinného (*Ammodramus savannarum*)/100 akrů (Johnston & Odum, 1956), nebo celkovou početností ptáků na daném území, např. 54 párů na studovaném území u Kolína nad Rýnem (Německo) (Erdelen, 1984). Pro porovnávání různých biotopů mohou být z populačních hustot jednotlivých druhů zjištěny celkové hustoty ptáků (např. Johnston & Odum, 1956) a naopak pro určité území může být určována početnost jedinců určitého druhu (např. Whittingham et al., 2003).

Výzkumy zabývající se populacemi ptáků jsou s oblibou prováděny na stanovištích v různých fázích sukcese (např. Ding et al., 2008; Johnston & Odum, 1956). VENABLES (1939) uvádí, že stanoviště pokrytá keři měla vyšší populační hustoty ptáků než travnaté habitaty a zároveň vyšší hustota byla v listnatých trnitých křovinách než v jehličnatých křovinách. Hustota hnízdících ptáků ve studii z pahorkatiny Piedmont vyjádřená množstvím hnízdících párů na 100 akrů (cca 40,5 hektaru) se zvýšila poté, co se na územích s travním pokryvem začaly objevovat keře a malé stromy (viz Obrázek 1) (Johnston & Odum, 1956). Hustota hnízdících ptáků je v počátečních fázích sukcese identická v suchých i vlhkých habitatech (kolem 20 hnízdících párů/km²), později na suchých stanovištích stoupá hustota ptáků lineárně a dosahuje jen asi poloviční hodnoty (v klimaxovém stadiu kolem 45 párů/km²) v porovnání s vlhkými stanovišti (v klimaxovém stadiu kolem 80 párů/km²), kde dochází k výrazně rychlejšímu nárůstu hustoty hnízdících párů (Helle, 1985). Srovnání suchých a vlhkých stanovišť různých fází sukcese (např. suché a vlhké spásané traviny) temperátní i tropické oblasti potvrzuje vyšší absolutní početnost hnízdících ptáků v tropických oblastech (např. nejpočetnější druh mladých křovin – v tropech jarakini modročerný (*Volatinia jacarina*) s 46 páry/40 hektarů, v temperátní oblasti – lesňáček žlutý (*Dendroica petechia*) s 36 páry/40 hektarů) při zachování trendu růstu hustoty s pozdější fází sukcese (např. v temperátní oblasti v mladých křovinách 341 párů/40 hektarů a ve vzrostlých křovinách 375 párů/40 hektarů) (Karr, 1971). Dá se tedy vyvodit, že počet jedinců na druh (při porovnávání všech ptáků) stoupá v tropech i temperátu od holé půdy přes traviny a keře až k lesům.

Hustota ptáků zaznamenávaná sčítáním zpívajících samců odhalila nejnižší populační hustotu v travnatých porostech (9 párů na 100 akrů), vyšší na pastvinách s keři (65 párů); v mladých (37-127 párů) a středních (40-133 párů) lesích velice záleželo na druhovém složení vegetace a nejvyšší hustota byla zaznamenána v klimaxovém lese (182 párů) (Saunders, 1936). Hustota hnízdících ptáků zaznamenaná územním mapováním a vyjádřená počtem párů na 100 akrů se pohybovala od 15 do 40 párů na nedávno opuštěných polích, 136 párů se průměrně vyskytovalo ve dvacetiletých křovinách, 87-93 párů se nacházelo v mladých borových lesích a ve stoletých borových lesích hustota dosahovala až 239 párů

(Johnston & Odum, 1956). I Kendeigh (1948) popsal nejnižší hustotu v travních porostech a nejvyšší ve vzrostlých lesích. Při takovýchto studiích však nemůžeme rozdílnost hustoty přičítat jen změnám výšky vegetace, neboť se jedná o zcela rozdílné biotopy.



Obrázek 1: změny v hustotě a počtu druhů hnízdících ptáků

Při vzniku mladého borového lesa došlo ke snížení hustoty hnízdících párů, která opět narůstala, když se v lese začal tvořit podrost.

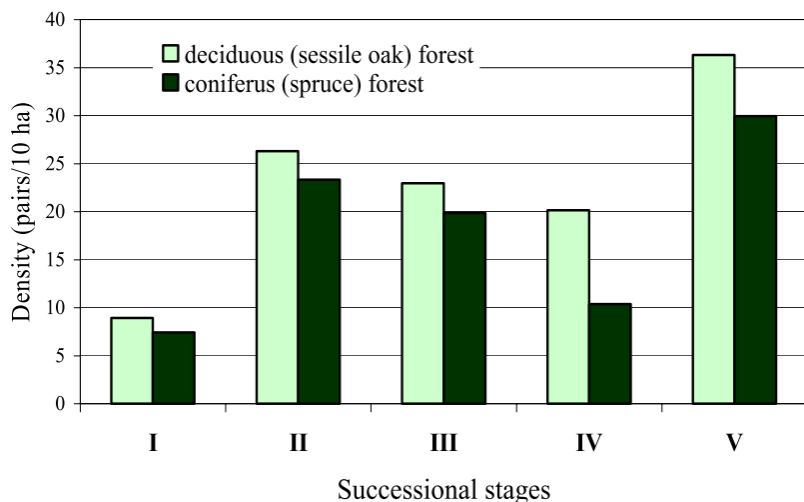
Převzato z Johnston & Odum (1956)

Lack a Venables (1939) upozornili na bohatší populace ptáků ve smíšených listnatých a přirozených borových lesích než v borových plantážích. Pozitivní korelace druhového bohatství stromů a početnosti ptáků byla popsána i v lesích Severní Ameriky (James & Wamer, 1982). Určité druhy či skupiny ptáků vykazují specifické vazby, a třeba tažní evropské pěvci se tak v období hnízdění nejčastěji vyskytují ve střední fázi sukcese (1-10 metrů) (Helle & Fuller, 1988). Opačný trend byl pozorován v početnosti lesní ptáků v severním Iránu, kde byla sice početnost ptáků signifikantně vyšší v komplexnějších biotopech, což ale znamenalo vazbu ptáků na rané a pozdní fáze sukcese (Khanaposhtani et al., 2012). Rozdílnou fázi sukcese lze někdy, ale ne vždy vztáhnout i ke změnám výšky vegetace, jindy je rozdílnost přičítána třeba okrajovému efektu (Kendeigh, 1948). Pozitivní vztah mezi postupující sukcesí a výškou vegetace (konkrétně stromového patra) je zcela zřejmý (např. Schieck, 1997). Ding et al. (2008) prokázali, že fáze sukcese na Tchaj-wanu mimo jiné souvisí s výškou stromového patra, hustotou stromů, celkovou pokryvností listoví (Total Foliage Cover) a rozmanitostí výšky listoví. Autoři zmíněné studie došli k závěru, že celková hustota ptáků pozitivně koreluje s delší dobou od disturbance (a tedy i s výškou vegetace), například bambusové porosty o průměrné výšce 0,3 metru hostily průměrně 11,95 ptačích jedinců na hektar, kdežto borový les o výšce porostu 11,8 metrů

obývalo průměrně 33,71 jedinců na hektar a smrkový prales (průměrná výška vegetace 32,0 metrů) dokonce 60,11 jedinců na hektar. Zvyšující se hustotu ptáků v závislosti na sukcesi prostředí podporují i data z Niepołomického lesa v jižním Polsku, i když se nejednalo o lineární závislost (Głowaciński & Weiner, 1983).

Opakovaným sčítáním byl zaznamenáván výskyt zimujících ptáků, dle druhu i počtu jedinců, na stanovištích s horskou vegetací různých fází sukcese, přičemž byla zjištěna frekvence a početnost (i relativní početnost) stálých i tažných (zde jen zimujících) ptáků (Quay, 1947). Dle Quay (1947) je zjevné, že zimující ptáci preferují, pravděpodobně kvůli potravní nabídce, mladší, a tedy obvykle i nižší vegetaci. V centrální Nigerii v zemědělské krajině zimující bramborníček hnědý (*Saxicola rubetra*) se častěji vyskytuje na plochách s nízkou vegetací (<10 cm; traviny, pole, strniště) a s malým množstvím stromů (Hulme & Cresswell, 2012).

Ke snížení hustoty ptáků došlo při vzniku mladého borového lesa a pravděpodobně by k němu vedly i velmi staré lesy, kde je extrémní zastínění, nicméně tento předpoklad je platný jen na sušších stanovištích (Johnston & Odum, 1956). Tato závislost byla potvrzena i pro vztah početnosti hnízdících ptáků a hustoty podrostu starých pravidelně prořezávaných lesů, kde celková hustota zpěvných ptáků byla nejnižší ve velmi mladém (<3 roky) a starém (>11 let) podrostu, a naopak největší hustota byla zaznamenána v pětiletých porostech (Fuller & Henderson, 1992). Výskyt ptáků v tomto případě nejvíce ovlivňovaly změny hustoty keřového patra (viz také Nur et al., 2008) nebo kombinace relativně nízké výšky stromů a zároveň vysokého zastínění stromovým patrem. Hustota hnízdících ptáků kolísala i v lesích západního Maďarska, kde sice nejméně ptáků obývalo mladé porosty a nejvíce vzrostlý les, ale při stáří porostu kolem 10 let a jeho vzrůstu 2-6 metrů došlo ke snížení hustoty ptáků (viz Obrázek 2) (Winkler, 2005).



Obrázek 2: vliv sukcese na hustotu hnízdících ptáků

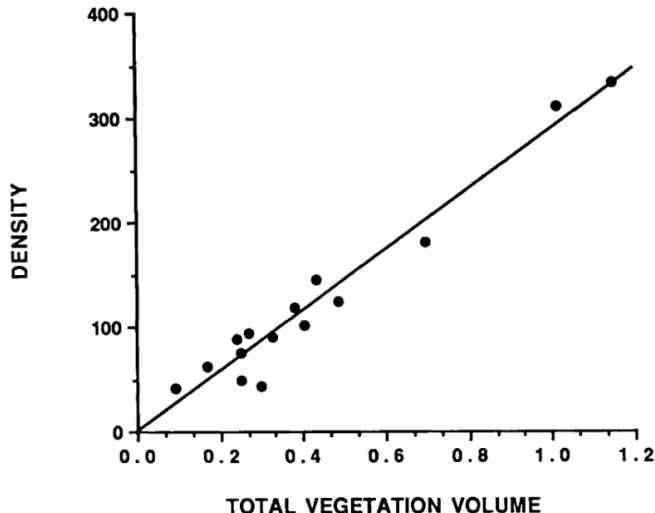
Fáze sukcese odpovídají stáří porostu od 1-2 roků do klimaxového stádia (poslední fáze sukcese) a vzrůstu porostu od 0,5 metru do 20-34 metrů.

Převzato z Winkler (2005)

2. Početnost ptáků v závislosti na objemu vegetace

Počet a rozmanitost ptáků konkrétního území, dle základního předpokladu o strukturách ptačích společenstev (MacArthur & MacArthur, 1961), odráží dostupnost kritických zdrojů, která koreluje i s výškou vegetace. Není však jisté, zda tento základní předpoklad platí obecně. Dostupností potravy je někdy vysvětlován i až 50% nárůst počtu hnízdících ptáků v tropických oblastech ve srovnání s totožnými temperátními stanovišti (Karr, 1971).

Některé druhy se nezdají být ovlivňovány výškou vegetace, neboť jsou patrně silně závislé na jiných parametrech struktury vegetace. Při studiu druhů pěvců zaznamenávaných bodovým sčítáním a vegetace definované z LiDAR snímkování byl kromě vlivu výšky stromového patra odhalen i silný okrajový efekt a význam množství i struktury podrostu (Seavy et al., 2009). Je také známo, že početnost některých hnízdících ptáků je silně vázána na konkrétní druhy rostlin (např. Nur et al., 2008). Pokud však uvažujeme o rostlinách jako o zdroji v závislosti na jejich objemu (např. poskytují více potravy, míst k hnízdění, příznivých úkrytů), pak by hustota ptáků měla pozitivně korelovat s celkovým objemem vegetace (Mills et al., 1991). Díky tomu jsou místa s vysokým objemem listoví (High Foliage Volume) často dávána do vztahu s vysokou hnízdní hustotou ptáků.



Obrázek 3: vztah celkové hustoty vegetace (Total Vegetation Volume) a celkové hustoty hnízdících ptáků (Breeding Bird Density)

Hustota ptáků je vyjádřena v počtu hnízdících párů na 25 hektarů. Data pocházejí z let 1985-1986 z Arizony.

Převzato z Mills et al. (1991)

Na datech z 80. let z Arizony je ukázáno, že celkový objem vegetace a celková hustota hnízdících ptáků jsou silně korelovány (Mills et al., 1991). Dokonce se jedná téměř o lineární vztah (viz Obrázek 3), z kterého autoři usuzují, že množství vegetace může být důkazem pro množství zdrojů. Pokud byla do analýzy zahrnuta i data o neteritoriálních ptácích a exotických druzích rostlin, tak celková hustota hnízdících ptáků lépe korelovala s rozmanitostí výšky listoví. Nepůvodní druhy rostlin totiž často hostí méně hmyzí kořisti (např. Hanzelka & Reif, 2016), než je běžné na obdobných stanovištích, což se

u Mills et al. (1991) projevilo nižší hustotou ptáků. Bylo navrženo, že i další známé jevy jako je okrajový efekt (vyšší hustota ptáků na rozhraní habitatů) mohou být vysvětleny celkovým objemem vegetace a kompeticí o zdroje, neboť na pomezí habitatů dochází často k většímu prosvětlení jednotlivých vrstev listoví, a díky tomu i ke zvětšení objemu vegetace a možnému navýšení množství zdrojů (Mills et al., 1991).

3. Početnost ptáků v lesních porostech

Nejčastěji je vliv struktury vegetace na ptačí populace studován v lesních porostech, kde je i velká variabilita ve výšce vegetace a jednotlivé vrstvy porostu jsou dobře patrné. Ví se, že lesní ptáky ale zásadně ovlivňuje i druhové složení stromů a jejich stáří (Eršil, 2013), hustota podrostu a stromového patra (Hinsley et al., 2009) či okrajový efekt (Hofmeister et al., 2017). Je proto neskutečné odhalit čistý efekt vertikálního rozměru vegetace. Při zkoumání vlivu stromového patra na ptačí populace zaleží obzvláště na jeho výšce, objemu korun stromů a míře zastínění listoví. Tyto vlastnosti jsou z velké části určovány managementem lesa (Hinsley et al., 2009).

V lesích Severní Ameriky dosahovali ptačí jedinci maximální hustoty výskytu při největším počtu druhů stromů a nejvyšší výšce stromového patra a zároveň při střední hustotě stromů (James & Wamer, 1982). Data jiné studie z různých typů lesa Severní Ameriky ukazují vyšší hustotu jedinců na stanovištích s listnatými lesy než v lesích jehličnatých (James & Rathbun, 1981). Smíšené lesy v porovnání s listnatými obývají méně druhů, ale hustota jedinců je přibližně stejná, kdežto jehličnaté lesy jsou druhově i na počet jedinců chudé (James & Rathbun, 1981).

Přes šedesát druhů ptáků bylo zaznamenáno na lesních plantážích v Irsku, přičemž celková hustota ptáků stoupala od nejmladších porostů (výška porostu cca 2,7 metru a 1731 jedinců/km²) přes středně staré (průměrná výška vegetace 4,9 metru a 2862 jedinců/km²) až ke starým (výška porostu 13,2 metrů a 3256 jedinců/km²) porostům (Wilson et al., 2006). Vzrostlý les v porovnání s mladým lesem má nejen vyšší průměrnou výšku stromového patra, ale i jeho diverzifikovanější strukturu. Pět pozorovaných ptačích druhů – tyranovec zelenavý (*Empidonax virens*), zelenáček červenooký (*Vireo olivaceus*), lesňáček proužkoboký (*Dendroica virens*), lesňáček lejskovitý (*Setophaga ruticilla*) a tangara šarlatová (*Piranga olivacea*) - mělo vyšší průměrnou výšku shánění potravy ve vzrostlém (nejhojnější výška stromového patra 18,3-24,4 metrů) než v mladém (nejhojnější vrstvy od 3,1 do 18,3 metrů) lese (Maurer & Whitmore, 1981). Výška shánění potravy se průměrně lišila o více než 3 metry a autoři dávají početnost ptáků do vztahu s dostupností zdrojů. Hustota hnízdících tažných ptáků

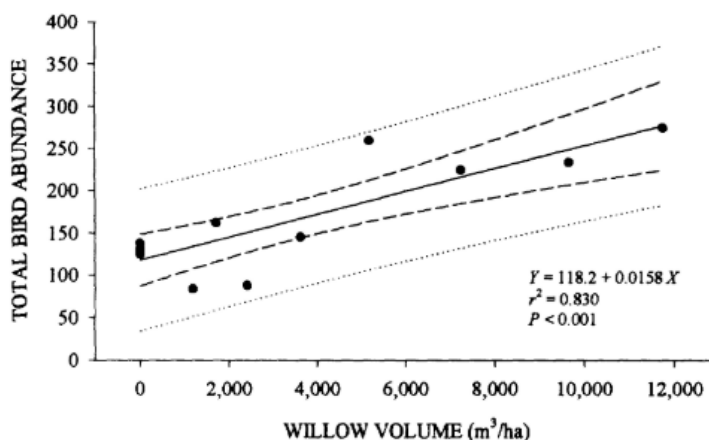
byla nejvyšší ve vegetaci střední fáze sukcese (odpovídající výšce 1-10 metrů) (Helle & Fuller, 1988). Pro vysvětlení poměru tažných druhů byla výška vegetace nejdůležitějším faktorem, neboť vysvětlovala 34 % změn v poměru tažných a stálých ptáků (Helle & Fuller, 1988). K opačnému výsledku došel výzkum z Bělověžského národního parku (Fuller, 2000), který ukazuje vyšší procento tažných pěvců v uzavřeném lese bez mezer (průměrná výška stromů 30 metrů, menší druhové bohatství stromů a keřů) než v mezerách vytvořených spadlými stromy (průměrná výška stromů 28 metrů, vyšší počet druhů stromů a keřů). I v lesích západní Anglie nacházejících se v různých fázích sukcese (do 20 let, 20-50 let, nad 50 let od disturbance) byli tažní ptáci hojnější v mladých lesích (Donald et al., 1998). I Fuller & Moreton (1987) pozorovali vazbu tažných ptáků na mladé a relativně otevřené porosty kaštanovníku setého (*Castanea sativa*). Naopak největší početnosti všech vyskytujících se ptáků Donald et al. (1998) zaznamenali v nejstarších porostech a nejnižší v nejmladších porostech. Jindy stálí ptáci nevykazovali žádnou obecnou reakce na zvyšující se vzrůst či stáří porostu (Fuller & Moreton, 1987).

Na hustotu populací lesních ptáků působí i vlhkost stanoviště, jak dokládá Odum (1950) v práci o rozdílech hustoty ptáků v různých prostředích severovýchodní USA i mnohé další výzkumy z dané oblasti (např. Karr, 1971). V severovýchodní USA byla hustota ptáků v rámci sušších stanovišť ptáků vyšší v keřovém porostu než v lese, naopak na vlhkých stanovištích byla sice hustota ptáků v keřovém porostu vysoká, ale v klimaxovém lese byla největší (Odum, 1950). Studium sekundární sukcese suchého (borového) a vlhkého (smrkového) lesa (2, 10, 25, 75 a 150 let od disturbance) v severovýchodním Finsku dokládá pozitivní korelaci doby sukcese lesa, výšky porostu a hustoty ptáků, která na suchém stanovišti s výškou vegetace stále stoupá (po 150 letech dosahuje výška 13,3 metrů a vyskytuje se tam 45 ptačích párů/km²), kdežto ve vlhkém lese je hustota ptáků maximální po 75 letech od disturbance při výšce 11 metrů (112 párů/km²) (Helle, 1985). Nicméně signifikantní pozitivní korelace hustoty ptáků a výšky porostu byla prokázána jen na vlhkých stanovištích. Naopak výsledky studie z borových lesů různého vzrůstu v Texasu neukazují žádnou závislost početnosti ptáků na výšce lesa, neboť zachycují vysoký počet ptačích jedinců v mladých a starých lesích, ale nízký počet ve středních porostech (Dickson & Segelquist, 1979). Domnívám se, že vlhkost prostředí může mít na ptačí společenstva spíš nepřímý dopad, neboť přímo ovlivňuje složení a typ porostu a pozitivně koreluje s celkovým objemem (hustotou) vegetace. I hustota hnízdících ptáků v karpatských lesích byla vyšší v lesích s hustším porostem do výšky 3 metrů (64,6 hnízdících párů/hektar v přirozených smíšených lesích a 57,6 párů/hektar v horských lesích) než v lesích s řidším podrostem (53,6 párů/hektar v obhospodařovaných smrkových lesích) (Baláž & Balážová, 2012).

4. Početnost ptáků na křovinatých stanovištích

Jak je demonstrováno mnoha výzkumy např. na východě USA (Johnston & Odum, 1956), přítomnost keřů na stanovištích s nízkou vegetací zvyšuje hustotu ptáků. Jak zjistil Venables (1939), hustota hnízdících ptačích párů byla na útesech a vřesovištích jižní Anglie větší na stanovištích s keři (trnité křoviny do výšky 15 stop – 43 hnízdících ptačích párů/míli, tisové křoviny do výšky 25 stop – 25 párů/míli, porosty hlodáše evropského (*Ulex europaeus*) do výšky 6 stop – 22 párů/míli), než jen na travnatých plochách (řídké traviny – 12 párů/míli, husté traviny s příležitostnými keři – 20 párů/míli, řídké traviny s holou půdou a příležitostnými keři – 13 párů/míli).

Stejně tak keřový podrost v lese předpovídá početnosti studovaných druhů (např. Hinsley et al., 2009; Johnston & Odum, 1956; Nur et al., 2008). Dobře vyvinutý podrost je zásadní pro výskyt a početnost mnoha druhů ptáků ve vzrostlých lesích (např. pro lesňáčka modrohřbetého (*Setophaga caerulescens*) v Apalačském pohoří (Odum, 1950) či pro kosa černého (*Turdus merula*) a pěnici černohlavou (*Sylvia atricapilla*) v lužních lesích (Koleček et al., 2010).



Obrázek 4: závislost početnosti ptáků na objemu vegetace (vrby)

Celková početnost ptáků je definována jako průměrný počet ptáků zaznamenaný během všech provedených pozorování.

Pozorování byla prováděna v příbřežní vegetaci na východě státu Oregon (západní část USA).

Převzato ze Sanders & Edge (1998)

Ve východním Oregonu byla pro početnost ptáků zásadnější hustota (celkový objem) vegetace (viz Obrázek 4) než její výška, neboť nejvíce ptačích jedinců se vyskytovalo v souvislých křovinách dosahujících maximální výšky 5 metrů (Sanders & Edge, 1998). I výskyt ptáků ve výmladkovém lese, krom kombinace relativně nízké výšky stromů a zároveň vysokého zastínění stromovým patrem, velice ovlivňovaly změny hustoty keřového patra, a to tak, že největší hustota ptáků byla ve středně starém podrostu (Fuller & Henderson, 1992). Největší početnost hnízdících ptáků byla v pravidelně prořezávaných porostech vrby košíkářské (*Salix viminalis*) v jižním Švédsku vztažena ke střední výšce porostu (1-2 metry) (Göransson, 1994), což bylo pravděpodobně dáno výskytem druhů preferujících vyšší i nižší výšku porostu. Naopak téměř lineární pozitivní vztah celkového objemu vegetace a hustoty hnízdících ptáků nalezený pro všechny zaznamenané druhy v křovinatých habitatech do 8 metrů v jižní

Arizoně je nutné ověřit dalšími výzkumy (Mills et al., 1991). Autoři předpokládají, že množství vegetace může být důkazem pro množství zdrojů. S hustotou vegetace, a tedy i možnou dostupností zdrojů, souvisí i vlhkost stanoviště, jak již bylo napsáno v předešlé kapitole.

5. Početnost ptáků v nízké vegetaci

Význam výšky vegetace byl popsán v první polovině minulého století při studiu zalesněných vřesovišť, když bylo mimo jiné uvedeno, že s výškou vegetace může korelovat u některých druhů hnízdění či zpěv (Lack, 1933). Lack (1933) dále uvedl dopad rozmanitosti výšky vegetace na volbu stanoviště, která je však určována i mnoha dalšími proměnnými.

Odlišný vliv výšky vegetace na konkrétní hnízdící druhy ptáků je též patrný v travnatých habitatech. I na základě vícerozměrné analýzy se popsané vztahy mezi strukturou stepní vegetace a hustotou hnízdících ptáků zásadně liší mezi jednotlivými druhy ptáků (Moreira, 1999). Vzrůstající výška vegetace ovlivňuje některé druhy pozitivně, např. cistovníka rákosníkového (*Cisticola juncidis*) a lesňáčka vějířového (*Basileuterus lachrymosus*), jiné naopak negativně, např. kalandru zpěvnou (*Melanocorypha calandra*) a samce dropa malého (*Tetrax tetrax*) (Moreira, 1999). Pro stepní populace ptáků Severní Ameriky platí, že početnost ptačích druhů typických pro vysokotravní prairie a druhů vázaných na stepní křoviny pozitivně korelovala s rostoucí vertikální heterogenitou, kdežto ptáci krátkotravních stepí byli s vertikální heterogenitou korelováni negativně (Rotenberry & Wiens, 1980). Všechny druhy – střízlík skalní (*Salpinctes obsoletus*), pipilo zelenoocasý (*Pipilo chlorurus*), vlhovec západní (*Sturnella neglecta*) a strnádka travní (*Chondestes grammacus*) - studované Wiens & Rotenberry (1981) v severozápadní Velké pánvi (Severní Amerika) zvyšovaly signifikantně svou hustotu se zvyšující se výškou vegetace.

Při studiu všech ptáků vyskytujících se na polích byl zaznamenán klesající trend množství ptáků v závislosti na vzrůstající výšce všech plodin (jarních i ozimých polních kulturách i konkrétně na výšce obilí) (Hanzelka, 2012). Konkrétně počty pozorovaných jedinců všech zaznamenaných ptáků stoupaly až do výšky vegetace 18 cm a poté klesaly až do nejvyšší naměřené výšky vegetace (160 cm). Jak ukazuje mnoho studií (viz str. 13), průměrná hustota skřivanů polních klesá se vzrůstající výškou vegetace (plodin) na polích, konkrétně data z východní Anglie ukazují negativní vztah k výšce vegetace nad 60 cm (Whittingham et al., 2003). Zaměříme-li se na strniště, tak podle již zmiňovaného předpokladu specifické reakce konkrétních druhů na výšku porostu druhy spoléhající na své kryptické zbarvení, např. koroptev polní (*Perdix perdix*) a skřivan polní (*Alauda arvensis*), využívají porost vyšší než 12 cm, zatímco velice

nízké porosty navštěvují druhy (vrabec polní (*Passer domesticus*), pěnkavovití a strnadi), které před predátory ulétají do okolní zeleně (Zámečník, 2013). Tento vztah však může být dán i velikostí těla ptáků, neboť, jak bylo ukázáno na suchých pastvinách ve Švédsku, velcí hmyzožraví ptáci (hmotnost těla nad 30 g) preferují středně spásané pastviny (výška traviny 5-15 cm), kdežto malé hmyzožravé druhy (hmotnost těla do 30 g) dávají přednost intenzivně spásaným pastvinám (výška vegetace do 5 cm) (Söderström et al., 2001).

Méně obvyklým příkladem je výskyt bekasin větších (*Gallinago media*) na tokaništích, který byl negativně ovlivňován výškou vegetace a její pokryvností, přičemž preferovaná výška vegetace dosahovala 10 cm (Sviridova et al., 2018). Vysokou vegetací byl v tomto případě chápán veškerý porost vyšší než 30 cm, jehož nevhodnost pro výskyt bekasin byla vysvětlována zvýšenou pravděpodobností predace a ztíženou interakcí mezi jedinci. I dytíkovití (*Burhinidae*) preferují pro hnízdění vřesoviště s nízkou a řídkou vegetací (Green & Griffiths, 1994).

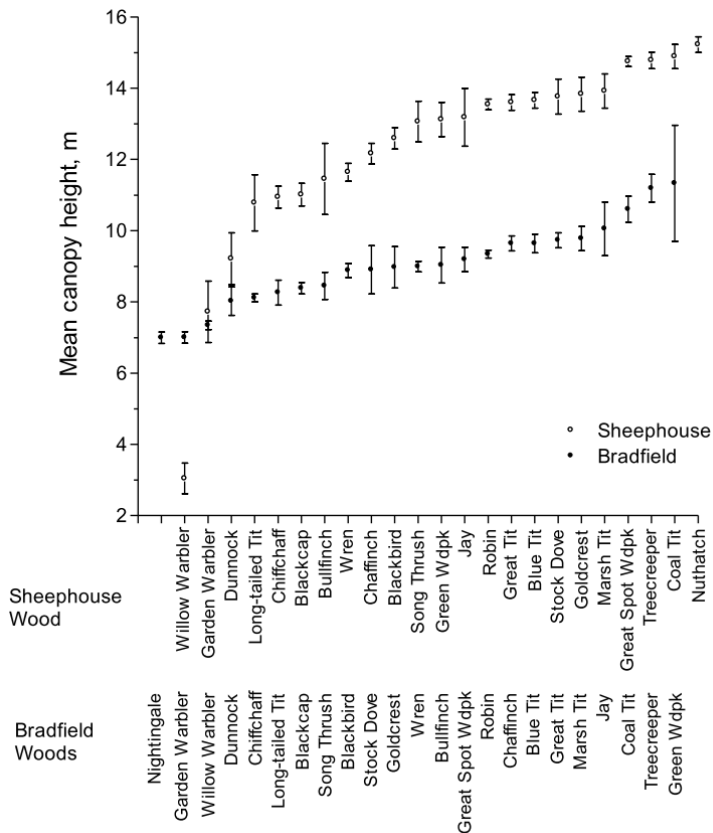
6. Umístění některých ptačích druhů v závislosti na gradientu výšky vegetace

Pro názornost zde uvádím několik konkrétních příkladů vlivu vertikální struktury vegetace na početnost ptáků, neboť reakce konkrétních ptačích druhů či skupin ptáků na strukturu vegetace se mnohdy zásadně liší. Tento jev je dobře zřetelný ve studii zabývající se sukcesí ostrova Miyakejima (Japonsko) po vulkanické erupci, v níž Katoh et al. (2020) definovali tři typy výšky vegetace (travní porost do vzrůstu 2,6 m, křoviny s výškou 2,6-8 m a les vyšší 8 m) a ptáky rozdělili do čtyř skupin – na ptačí druhy travních porostů, jejichž početnost se vzrůstající výškou vegetace klesá, např. strnad Brandtův (*Emberiza cioides*), na široce rozšířené druhy s nejvyšší početností mezi 2 a 10 m, např. kukačka menší (*Cuculus poliocephalus*), na druhy vyvíjejícího se lesa, u nichž početnost jedinců s vyšší výškou porostu stoupá, např. drozd Kurodov (*Turdus celaenops*) a na druhy vzrostlého lesa, jejichž početnost s vyšší výškou porostu stoupá a navíc se vyskytují jen ve vegetaci vyšší než 10 m, např. střízlík obecný (*Troglodytes troglodytes*).

Rozdílným managementem předurčená odlišná výška listnatých lesů v jižní Anglii je příčinou shodné relativní výšky výskytu ptačích druhů, ale jiných absolutních výšek výskytu s ohledem na vyšší stromové patro v lese Sheepphouse (viz Obrázek 5) (Hinsley et al., 2009). Myslím si, že podobnost lokalit (klima, druhové složení rostlin, typ biotopu) je natolik velká, že ani rozdílný management v minulosti

nemohl způsobit zásadní rozdíly v distribuci ptáků v porostu. Druhy vyskytující se v těchto lesích v relativně hustém nízkém nebo středně vysokém porostu vykazovaly menší rozdíly v průměrné výšce výskytu, kdežto druhy vázané na vzrostlé stromy dosahovaly největších rozdílů (Hinsley et al., 2009). Výsledky naznačují silný vliv výšky stromového patra na výskyt druhů ptáků, ale kvůli její velké korelaci se zakrytím stromovým patrem nelze říci, co je skutečně zodpovědné za strukturu ptačích populací. Výskyt ptáků se lišil dle druhu i v různých fázích sukcese výmladkového lesa, ale některé druhy (např. kos černý) nevykazovaly žádnou vazbu na stáří, a tedy ani vzrůst porostu (Fuller et al., 1989). Rozdílnou závislost jednotlivých druhů ptáků na výšce vegetace potvrzuje i další studie (Fuller & Henderson, 1992), kde se ale podařilo odhalit některé obecně platné tendence. Jednou z nich je působení sekundární fáze vzrůstu stále poměrně nízkého, ale již uzavřeného porostu, vyjádřené kombinací výšky vegetace (negativní vliv) a zastínění stromovým patrem (vliv pozitivní), na početnosti některých ptačích druhů, např. pěvuška modrá (*Prunella modularis*), pěnice slavíková (*Sylvia borin*), pěnice černohlavá a budníček větší (*Phylloscopus trochilus*). Úzké rozmezí výšek vegetace předurčuje výskyt mimo jiné i slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*), který se vyskytuje jen ve vegetaci o výšce 3-7 metrů (Fuller & Henderson, 1992). Výskyt budníčka většího v husté vegetaci trnitých keřů (konkrétně kustovnice) a malých bříz vyšších než 5 stop (přibližně 1,5 m) popsal Lack (1933) i na vřesovištích. V jižním Švédsku ale dávali budníček větší i pěnice slavíková přednost vzrostlým keřům (výška 3-4 metry) (Göransson, 1994).

Z výsledků bodového sčítání ptáků v lužních lesích (Koleček et al., 2010) ani v příbřežních biotopech (Seavy et al., 2009) však nevyplývají žádné obecné závěry vlivu výšky stromového patra na ptačí populace, nýbrž se jen potvrzuje odlišná reakce různých druhů ptáků na výšku vegetace. Druhově specifické vztahy výšky vegetace a početnosti ptáků byly patrné i při zimním sčítání, kdy například na holých polích byli nejpočetnější vlhovci (*Icteridae*), v porostech traviny *Digitaria* strnavec skvrnitý (*Passerculus sandwichensis*) a v dřevinách třeba králíček zlatohlavý (*Regulus satrapa*), lesňáček borovicový (*Setophaga pinus*) či sýkorovití (*Paridae*) (Quay, 1947). Zmíněná studie z příbřežní oblasti v Kalifornii (Seavy et al., 2009) uvádí, že pro vysvětlení vztahu ptáků s prostředím je zásadní nejen výška stromového patra, ale i heterogenita jeho výšky. Pět ze šestnácti zkoumaných druhů pěvců bylo nejsilněji vázáno na průměrnou výšku stromového patra, ale pro jiné druhy, např. strnada zpěvného (*Melospiza melodia*), mlynaříka amerického (*Psaltriparus minimus*) a vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*), byla zásadní heterogenita výšky stromového patra či obě proměnné a jejich korelace. V smíšeném horském lese závisela hustota výskytu 13 z 31 zaznamenaných ptačích druhů na průměrné výšce stromového patra, přičemž 6 druhů vykazovalo pozitivní (např. pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*)) a 7 druhů negativní korelaci (např. pěvuška modrá) (Mueller et al., 2009).



Obrázek 5: Průměrná výška porostu asociovaná s výskytem ptačích druhů

Průměrná výška stromového patra (+ SE) působící na výskyt konkrétních druhů ve dvou lesních porostech v jižní Anglii (Sheephouse (13,1-17 m) a Bradfield (7,1-11 m)). Rozdíl v průměrech výšek stromového patra mezi lesními porosty byl 3,96 metru. Data pocházejí z roku 2003, kdy byly některé druhy zaznamenány jen v jednom z porostů. Převzato z Hinsley et al. (2009)

Tažní pěvci během období hnízdění v Evropě dosahují nejvyššího poměru vůči stálým druhům ve vegetaci o výšce 1-2 metry, ale nejvyšší hustota hnízdicích tažných párů byla obecně ve vegetaci střední fáze sukcese, tedy ve výšce 1-10 metrů (Helle & Fuller, 1988). Častější výskyt tažných druhů (např. pěnice hnědokřídla (*Sylvia communis*), pěnice slavíková, budníček větší) v mladých porostech potvrzuje i studie z výmladkového lesa (Fuller et al., 1989). Také Göransson (1994) zaznamenal preferenci nízkých keřových porostů (do 1 m) u pěnice hnědokřídle a bramborníčka hnědého.

Zdá se, že lesňáčkovití (*Parulidae*), američtí pěvci, preferují stanoviště s větším množstvím vegetace. Minimálně početnost lesňáčka modrohřbetého stoupala v lesích s bohatě vyvinutým keřovým patrem (Odum, 1950), s vyšším stromovým patrem i zvyšující se vertikální komplexitou listoví (Goetz et al., 2010). Lesňáček vějířový se zase vyskytoval desetkrát častěji na plochách s vyšším stepním porostem než v nízkých travinách (Moreira, 1999). Populace lesňáčka šedohřbetého (*Dendroica kirtlandii*) se v borových lesích zvětšovaly až do výšky porostu 3,8 metru a poté se začaly zmenšovat (Probst & Weinrich, 1993). Pravděpodobnost výskytu lesňáčka oranžovotemenného (*Seiurus aurocapillus*) se dokonce snižovala s vyšší hustotou podrostu (Smith et al., 2008), takže i zde platí specifická reakce každého druhu na výšku vegetace.

Při studiu lesních mezer vzniklých spadlými stromy se pěvuška modrá, pěnice černohlavá a budníček menší (*Phylloscopus collybita*) častěji vyskytovali v mezerách (nižší průměrná výška stromů

a vyšší druhová početnost stromů a keřů) než v uzavřeném lese, kde byli naopak početnější budníček lesní (*Phylloscopus sibilatrix*) a lejsek malý (*Ficedula parva*) (Fuller, 2000). Klimaxové lesy nejčastěji hostily zelenáčka červenookého, drozda lesního (*Hylocichla mustelina*) a kardinála červeného (*Cardinalis cardinalis*) (Johnston & Odum, 1956).

Mezi druhy našich lesů s nárůstem počtu jedinců v závislosti na zvyšující se výšce stromů patří mimo jiné šoupálek krátkoprstý (*Certhia brachydactyla*) a králíček ohnivý (*Regulus ignicapillus*) (Eršil, 2013). V příbřežních lesích Kalifornie s vzrůstající výškou stromového patra narůstá i výskyt pipila skvrnitého (*Pipilo maculatus*), střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*), sýkory šedohnědé (*Baeolophus inornatus*), kardinála černohlavého (*Pheucticus melanocephalus*) a tyrana šedohrdlého (*Myiarchus cinerascens*) (Seavy et al., 2009). Datloví ptáci byli hojnější v porostech s větším objemem listoví (Willson, 1974). Na stepních stanovištích Portugalska je se vzrůstající výškou vegetace kladně korelován výskyt volavky rusohlavé (*Bubulcus ibis*), která ale spíše reagovala na celkový objem vegetace, neboť preferovala stanoviště nejen s vyšší travní vegetací, ale i s keři (Moreira, 1999).

Naopak vlhovec červenokřídlý v příbřežních lesích Kalifornie s rostoucí výškou stromového patra snižuje svůj výskyt (Seavy et al., 2009), což je popsáno i v dalších studiích. I početnost tří skupin ptáků (všežraví ptáci sbírající potravu na zemi i v nižších vrstvách listoví a hmyzožraví ptáci střední části stromového patra) se na severu USA zmenšovala se zvětšujícím se objemem listoví (Willson, 1974). Výskyt strakapouda kokardového (*Picoides borealis*) byl v Severní Karolině také více asociován s porosty borovice bahenní (*Pinus palustris*), která má nižší průměrnou i maximální výšku než borovice kadidlová (*Pinus taeda*) (Smart et al., 2012).

Také skřivan polní vyhledává pro hnízdění nepříliš vysoké (do výšky 50 cm) a řidší porosty (Zámečník, 2013), které nejsou obklopeny vysokým lesním porostem (Bradbury et al., 2005). Jiná studie z jižní Anglie prokázala signifikantní vliv výšky plodin na výskyt skřivana polního v druhé polovině hnízdní sezony, kdy byla jako optimální výšky vegetace pro jeho výskyt určena výška 55 cm (Donald et al., 2001). Studium všech ptáků (nejpočetnějším druhem byl skřivan polní) vyskytujících se na polích v závislosti na výšce plodin (jarních i ozimých) byl odhalen klesající trend množství ptačích jedinců v závislosti na vzrůstající výšce vegetace (Hanzelka, 2012). Počty zaznamenaných jedinců všech druhů ptáků stoupaly do 18 cm výšky vegetace a poté klesaly až do největší naměřené výšky vegetace (160 cm). Velcí hmyzožraví ptáci, jako je krutihlav obecný (*Jynx torquata*), žluna zelená (*Picus viridis*), drozd kvíčala (*Turdus pilaris*), ťuhák obecný (*Lanius collurio*) a špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), preferují vyšší (5-15 cm) travní porost na pastvinách než malí hmyzožraví ptáci, konkrétně linduška luční (*Anthus pratensis*), linduška lesní (*Anthus trivialis*), konipas bílý (*Motacilla a. alba*), bělořit šedý (*Oenanthe*

oenanthe) a bramborníček hnědý), kteří upřednostňují jen vegetaci do výšky 5 cm (Söderström et al., 2001).

Pro jiné druhy je zásadní nejen struktura vegetace, ale i konkrétní místa k hnízdění, např. stromy s dutinami pro lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), sýkoru koňadru (*Parus major*) (Koleček et al., 2010) a rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) (Martinez et al., 2010). V kontextu teorie optimálního shánění potravy (OFT) preferuje sýkora koňadra k hledání potravy řidší vegetaci (Krebs et al., 1977) a i rehek zahradní si v souladu s OFT vybíral stanoviště s řídkou vegetací a množstvím holé půdy (Martinez et al., 2010). Mezi druhy vyhledávající habitaty s holou zemí kvůli hnízdění patří mimo jiné i kulík zrzoocasý (*Charadrius vociferus*) a skřivan ouškatý (*Eremophila alpestris*) (Johnston & Odum, 1956).

Specifický vliv výšky a hustoty vegetace na hustotu ptáků dokreslují i studie nezaznamenávající žádný vliv na některé druhy ptáků, např. kosa černého, sýkory, pěnkavu obecnou (Fuller et al., 1989) a trupíála oranžovobrvého (*Icterus bullockii*) (Nur et al., 2008). Naopak Fuller a Henderson (1992) uvádějí vazbu kosa černého na lesní vegetaci střední fáze sukcese (2-8 metrů).

7. Další faktory související s výškou vegetace a ovlivňující početnost ptáků

Výsledky sice někdy ukazují vliv výšky stromového patra na výskyt ptáků, ale kvůli silné korelaci výšky stromového patra a zastínění stromovým patrem není vždy zřejmé, co je skutečně zodpovědné za strukturu ptačích populací (Hinsley et al., 2009). Výška vegetace také nemusí být nejvhodnější mírou pro vysvětlení vztahu struktury vegetace a početnosti ptáků, neboť některé druhy ptáků jsou silně vázány na hustou vegetaci v nižších patrech, např. budníček větší, pěnice slavíková, pěvuška modrá a slavík obecný (Hinsley et al., 2009). Věrohodnější proto může být měřit celkový objem vegetace, což podporují i Clawges et al. (2008) ve studii o hustotě ptáků v Jižní Dakotě, kde byl vliv objemu vegetace demonstrován na datech o strnadci zimním (*Junco hyemalis*) a zelenáčkovi švitořivém (*Vireo gilvus*), kteří jsou vázáni na keřový podrost o výšce 0,5 až 2 metry. Množství vegetace by mohlo být zodpovědné i za vyšší hustotu ptáků pozorovaných ve vlhkých prostředích v porovnání s totožnými suchými stanovišti (např. Johnston & Odum, 1956; Odum, 1950). Vysoká, ale řídká vegetace (např. les s málo vyvinutým podrostem) může způsobovat nižší početnost ptáků i díky nedostatku míst k hnízdění, což limituje počet hnízdících párů na daném území (Johnston & Odum, 1956).

Výsledky studií zabývajících se výskytem ptáků v biotopu o určité výšce vegetace během období hnízdění mohou být zkresleny počasím v době měření. Ptáci totiž v závislosti na počasí (chladné pozdní jaro vs. teplé brzké jaro) mohou preferovat stanoviště s odlišnou strukturou vegetace, jak dokládají data o sýkoře koňadře vyžadující hmyz pro svá mláďata (Hinsley et al., 2006). Dostupností potravy je vysvětlována i silná asociace početnosti druhů ptáků a složení rostlinných druhů na travnatých habitatech (Rotenberry et al., 1985). Vliv druhového složení vegetace je diskutován i v lesních výzkumech (např. Fuller, 2000; Hofmeister et al., 2017). Mezi hnízdními obdobími může dojít k událostem, které zásadně ovlivní počty ptáků, a na jejich početnosti se potom charakteristiky hnízdních biotopů ani nemusí projevit (Willson, 1974). Při některých výzkumech se nepodařilo odhalit příčiny různorodého výskytu některých druhů, a je proto diskutován potenciální význam různých nezaznamenaných proměnných, včetně složení rostlinných druhů (Fuller & Henderson, 1992).

Dalším často diskutovaným jevem v souvislosti s početností a hustotou ptáků je okrajový efekt, který někteří autoři vysvětlují výškou a objemem vegetace (Mills et al., 1991), jiní mu naopak přičítají nejvyšší váhu (např. Johnston & Odum, 1956; Kendeigh, 1948). Mills et al. (1991) předpokládají, že na pomezí habitatů často dochází k větší prosvětlenosti jednotlivých vrstev vegetace, což vede ke zvětšení hustoty a celkového objemu vegetace, a tedy i k většímu množství zdrojů (např. úkrytů, vhodných míst k hnízdění), které pozitivně ovlivňují početnost ptáků na daném místě. Jiní autoři (např. Johnston & Odum, 1956; Kendeigh, 1948) naopak význam vzdálenosti od okraje biotopu, a tedy intenzitu působení okrajového efektu (např. větší predace hnízd) na početnost ptáků, staví nad vliv struktury vegetace.

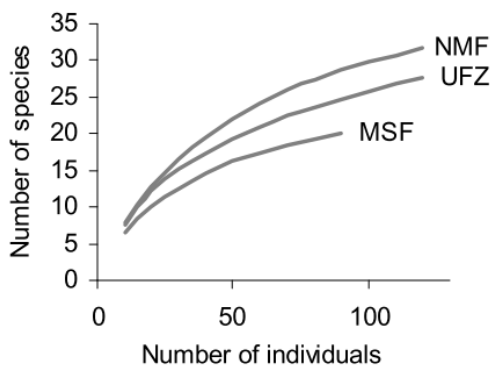
Výsledky výzkumů někdy nemohou být zobecněny, neboť na studovaných územích platí odlišné zákonitosti. Takovým jevem je i krajina dlouho a intenzivně využívaná člověkem na území Evropy a obzvláště Velké Británie, proto zde platí některé jiné zákonitosti než v méně zasažených částech světa (Johnston & Odum, 1956).

8. Vztah výšky vegetace a rozmanitosti ptačích druhů

Vliv struktury vegetace je většinou demonstrován na počtu ptačích druhů (např. MacArthur & MacArthur, 1961), ale díky pozitivní korelaci (viz Obrázek 6) počtu zaznamenaných druhů ptáků či rozmanitosti druhů s početností ptačích jedinců na stanovišti (např. Baláž & Balážová, 2012; James & Wamer, 1982) je možné i tato data využít při zkoumání početnosti ptáků. Konkrétně hypotéza více individuí (more-individuals hypothesis) mimo jiné říká, že na stanovištích s více jedinci bude i větší počet druhů (např. Hurlbert, 2004; Storch et al., 2018), nicméně stále není zřejmé, zda je větší množství jedinců na

stanovišti zodpovědné za jeho větší druhovou bohatost nebo naopak. Stejně trendy vykazuje ptačí diverzita a hustota také v různých fázích sekundární sukcese jehličnatého a listnatého lesa v nízkém pohoří Sopron na západě Maďarska (Winkler, 2005).

Na základě výzkumů rozmanitosti byl ustanoven základní předpoklad pro teoretické modely struktur ptačích komunit (MacArthur & MacArthur, 1961), říkájící, že počet a rozmanitost druhů ptáků na daném území reflektuje dostupnost kritických (limitujících) zdrojů. Některé od té doby provedené výzkumy vztah mezi ptačími populacemi a dostupností zdrojů potvrzují, jiné naopak vyvracejí. Za nedostatek původní studie je považováno kombinování míry druhového bohatství s relativní hojností ptáků (Mills et al., 1991). Vztah počtu druhů a počtu jedinců v konkrétním habitatu v závislosti na dostupné energii může být dnes vysvětlován zmiňovanou hypotézou více individuů (Hurlbert, 2004; Storch et al., 2018).



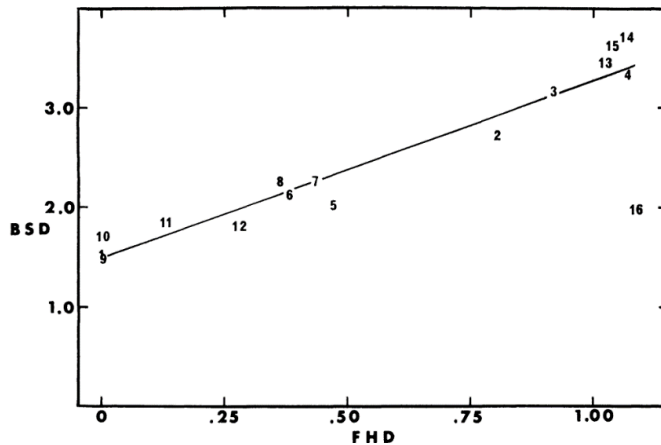
Obrázek 6: korelace počtu ptačích jedinců a počtu druhů na stanovišti

Pozitivní vztah počtu ptačích jedinců a počtu druhů je zřetelný ve všech typech lesních porostů (NMF – přirozený smíšený les, UFZ – horský les, MSF – obhospodařovaný smrkový les).

Převzato z Baláž & Balážová (2012)

Struktura vegetace je s oblibou vyjadřována v různých vrstvách definovaných dle jejich výšky. Tomu, že se jedná o dobrý popis vegetace, nasvědčuje i fakt, že po zahrnutí výšky vegetace (vyjádřené ve vrstvách) do analýzy rozmanitosti ptačích druhů nebylo rozmanitostí druhů rostlin vysvětleno nic nového (MacArthur & MacArthur, 1961). Jinými slovy – podle MacArthur a MacArthur (1961) - biotopy se stejným profilem obývá stejný počet druhů ptáků, aniž by to záviselo na množství druhů rostlin vyskytujících se na daném stanovišti, což je podloženo téměř totožnou rozmanitostí ptačích druhů při porovnání monotónního porostu smrku sivého a smíšených lesů. Tato tvrzení vyvrací Short (1979), který uvádí nejvyšší rozmanitost ptáků ve východních lesích USA s komplexní vegetací a nejnižší v jihovýchodních téměř monotónních jehličnatých lesích USA. V modernější studii (Carrasco et al., 2019) je ukázáno, jak může podrobný popis struktury vegetace, v tomto konkrétním případě míra LAD (hustota listové plochy) spíše než variance výšky stromového patra, vysvětlit počet ptačích druhů. Srovnávací studie z tropických i temperátních oblastí podporující význam výšky vegetace ve třech vrstvách (bylinné 0-0,6 m, keřové 0,6-6,1 m a stromové patro >6.1 m) odhalila lineární závislost rozmanitosti druhů ptáků na rozmanitosti výšky listoví (viz Obrázek 7), ale nepotvrdila očekávanou vyšší rozmanitost ptačích

druhů v tropech (Karr & Roth, 1971). I mnoho dalších výzkumů přináší výsledky pro vliv určitých vrstev vegetace na rozmanitost druhů ptáků (např. Koleček et al., 2010). Rozmanitost struktury vegetace korelovala pozitivně s rozmanitostí hnízdicích pěvců, jen pokud byly analyzovány různé typy stanoviště (např. les a nízká vegetace), ale ne pokud byly porovnávány stejné typy vegetace (např. dva lesy) (Erdelen, 1984). I mnoho dalších výzkumů přináší výsledky pro vliv určitých vrstev vegetace na rozmanitost druhů ptáků (např. Koleček et al., 2010).



Obrázek 7: lineární závislost rozmanitosti ptačích druhů (Bird species diversity) a rozmanitosti výšky listoví (Foliage height diversity)

Vztah pro data z tropických i temperátních stanovišť (1-4 Illinois, 5-8 Texas, 9-16 Panama, 16 borový les na Bahamách).

Převzato z Karr & Roth (1971)

Již Adams (1908) zmínil závislost množství druhů ptáků na fázi sukcese, a to tak, že vývoj diverzity směřuje od jednoduchosti a později se k jednoduchosti opět vrací. Skutečně v hustých lesních monokulturách dochází ke snížení rozmanitosti druhů, jak dokládají třeba Lack & Venables (1939). Tento jev je podložen i daty o hustotě ptáků (např. Fuller & Henderson, 1992; Johnston & Odum, 1956).

I v případě zkoumání vztahu struktury vegetace na rozmanitost ptačích druhů je nutné uvážit specifické nároky konkrétních druhů, neboť většinou existují druhy ptáků reagující na dané proměnné habitatu pozitivně i negativně.

9. Rizika a nedostatky studií

Pokud jsou k zaznamenání jedinců použity nahrávky z terénu, mohou být výsledky o hojnosti konkrétních druhů nadhodnoceny, neboť několik záznamů se může vztahovat ke stejnému jedinci, který byl slyšet z několika pozorovacích bodů (Hofmeister et al., 2017). Naopak v hustém porostu může nižší míra detekovatelnosti méně hlasitých druhů vést až k negativní korelaci mezi počtem ptáků a hustotou vegetace (Carrasco et al., 2019). Při zaznamenávání počtu jedinců konkrétního druhu je kvůli možnému podhodnocení vhodné při nízkém počtu kontrol pracovat s maximální zaznamenanou početností, kdežto při vyšším počtu kontrol (alespoň 5-10 ročně) s průměrnou početností (Koleček et al., 2010). Hustota

druhů hnízdících v ptačích budkách může být díky množství budek nadhodnocena oproti přirozenému prostředí, jako se to pravděpodobně stalo u relativní početnosti sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) (Fuller & Henderson, 1992). Jindy může ve srovnávacích studiích dojít k nadhodnocení ptáků určité oblasti čistě na základě většího množství provedených pozorování, a tedy vyšší pravděpodobnosti zaznamenání jedinců, na daném území, jak tomu bylo ve srovnávací studii u početnosti ptáků na bažinatých územích USA (Short, 1979).

Při porovnávání výzkumů z různých stanovišť je nutné data vhodně standardizovat a uvědomit si význam rozdílných metod zaznamenávání ptáků i struktury vegetace (např. Carrasco et al., 2019; Helle & Fuller, 1988; Johnston & Odum, 1956). Většinou lze vztahy mezi strukturou vegetace a ptáky vyvozovat na základě měření na území o velikosti 1 hektar, ale při studiu menších ploch nebo u některých druhů ptáků, které jsou ovlivňovány vertikální strukturou vegetace na větším území, je nutné být při interpretaci výsledků opatrný (Seavy et al., 2009).

Široká ekologická valence či obecná hojnost určitých ptačích druhů, stejně jako nevhodné vymezení kategorií struktury prostředí, mohou být zodpovědné za nepatrné rozdílnosti dat mezi lokalitami a jednotlivými sezonami při výběru stanoviště z hlediska struktury vegetace (Koleček et al., 2010). Při observačních studiích mohou být zkoumané jevy ovlivňovány mnoha dalšími nezaznamenávanými proměnnými, jako tomu bylo u zimujících bramborníčků hnědých (Hulme & Cresswell, 2012). Častým problémem při snaze definovat obecně platné závěry je také nedostatečné množství dat (Hinsley et al., 2002).

10. Poznámky k metodice měření struktury vegetace

Vertikální strukturu vegetace lze měřit z mnoha různých úhlů pohledu – jako nejvyšší bod vegetace, průměrnou výšku na daném území, celkový objem vegetace, objem vegetace v jednotlivých pozorovatelem určených vrstvách a mnoha dalšími způsoby.

K porovnávání různých stanovišť z pohledu vertikálního rozměru prostředí může sloužit, jak již bylo zmíněno, rozdělení porostu do vrstev dle výšky. Bylinné patro bývá definováno maximální výškou kolem 1 metru, keřové patro zaujímá rozmezí přibližně mezi 1 a 5 metry a stromové patro obvykle popisuje vegetaci vyšší než 5 metrů (např. Karr & Roth, 1971; MacArthur & MacArthur, 1961; Nur et al., 2008; Willson, 1974). Konkrétní rozměry vrstev však záleží na zkoumaných stanovištích, někdy je určeno i více vrstev (např. Helle & Fuller, 1988; Hulme & Cresswell, 2012; Karr & Roth, 1971) a při studiu specifických stanovišť je samozřejmě potřeba škálování přizpůsobit podmínkám lokality, např.

u nízkých porostů (Donald et al., 2001; Hulme & Cresswell, 2012; Sviridova et al., 2018) či lesů různé fáze vývoje (Koleček et al., 2010). Při rozdělování vegetace na stanovišti s vyššími stromy do více vrstev je dobré si uvědomit, že se tím statisticky téměř jistě zvýší rozmanitost výšky listoví (Karr & Roth, 1971). V monokulturních lesích bývá problém s definováním lesních pater, a tedy ani vliv výšky vegetace definované určitou vrstvou se zde téměř neprojevuje (MacArthur & MacArthur, 1961).

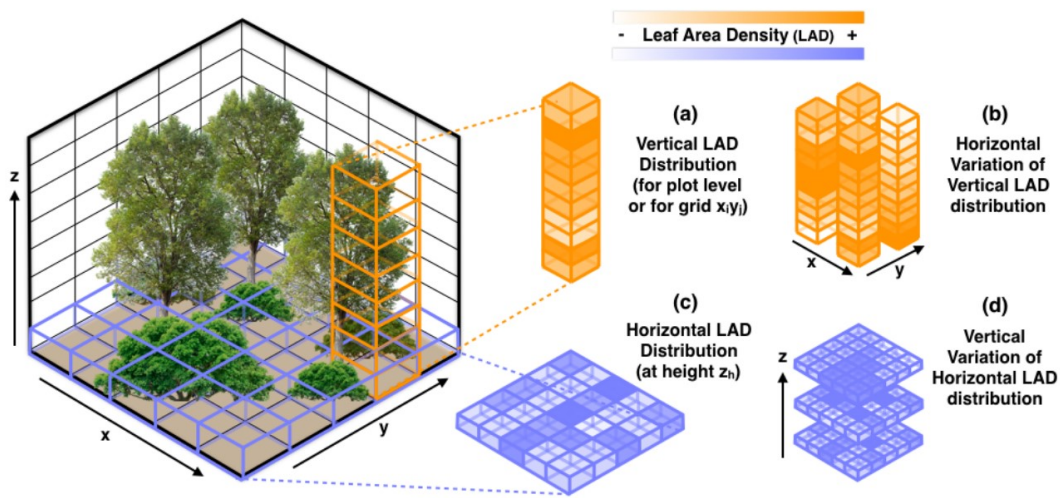
Klasické měření rozmanitosti výšky listoví bylo popsáno MacArthurem a MacArthurem (1961) jako počet doteků listů na vertikálně postavené tyči. Pro skutečně vysoké porosty (jehličnaté a někdy i listnaté stromy) bylo vhodnější rozmanitost výšky listoví vypočítat na základě plochy nezakryté listy. Rozmanitost výšky listoví byla hojně využívanou metodou (např. James & Wamer, 1982; Karr & Roth, 1971; Rotenberry, 1985; Rotenberry & Wiens, 1980; Wiens & Rotenberry, 1981), která mohla být mimo jiné vyjadřována a porovnávána i jako profil výšky listoví (Foliage Height Profile). Na stanovištích s nízkou vegetací je vhodné výšku vegetace měřit pomocí pravítka, což bývá využíváno v travních habitatech - např. na stepích Portugalska (Moreira, 1999) či tokaništích bekasiny větší (Sviridova et al., 2018). Takto změřená vegetace může být následně pro analýzu rozdělena do vrstev, např. <10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, >30 cm (Sviridova et al., 2018).

Jindy je výška vegetace brána jako informace o stáří porostu. Příkladem může být studie z výmladkového lesa (Fuller et al., 1989), kde je korelace stáří porostu (od posledního pokácení) a výšky vegetace nevyvratitelná. Podobně při studiu pravidelně káceného lesního porostu bylo možné pozorovat téměř lineární růst výšky podrostu až do věku 14 let (Fuller & Henderson, 1992). Další možností, jak popisovat strukturu vegetace, je definovat fáze sukcese, v nichž se daná lokalita nachází. Hustota ptáků se třeba zvýšila v travnatých společenstvech při objevení se keřů a stromů či v lesích se vznikajícím podrostem (Johnston & Odum, 1956). Velké množství studií všímajících si nejen výšky stromového patra, ale i významu podrostu, naznačuje, že pro hustotu hnízdících ptačích párů je zásadní celkový objem vegetace na daném stanovišti (např. Mills et al., 1991; Moreira, 1999; Sanders & Edge, 1998). Celkový objem vegetace zaznamenává množství vegetace na daném místě, ale na rozdíl od rozmanitosti výšky listoví nezachycuje distribuci vegetace v rámci vrstev porostu (Mills et al., 1991).

Celkový objem vegetace lze také měřit na základě dat získaných pomocí techniky laserového skenování LiDAR (Light Detection and Ranging) (Seavy et al., 2009). Snímky získané touto metodou je možné dále zpracovávat, např. pomyslné rozdělení lesa do krychlové sítě (Carrasco et al., 2019). LiDAR data mohou být mimo jiné využita pro zjištění výšky stromového patra (např. Bradbury et al., 2005; Smart et al., 2012) a jeho vertikální struktury (Goetz et al., 2010), míry zastínění stromovým patrem, rozmanitosti výšky listoví, celkového objemu vegetace (Seavy et al., 2009) i k vytvoření velmi podrobného modelu povrchu na velkých prostorových škálách, neboť určují výšku stromového patra

s přesností na centimetry (Hinsley et al., 2009). Takto získaná data jsou vhodná k popisování výskytu jednotlivých lesních druhů i celých společenstev, jako to učinili Mueller et al. (2009) v Národním parku Bavorský les.

Pomocí metody ALS (Airborne Laser Scanning) odvozené ze systému LiDAR lze vytvořit 3D mapu povrchu stromového patra pro celý les, a získat tak třeba průměrnou výšku vegetace v okolí ptačích budek (Hinsley et al., 2002). Méně známá strukturní míra LAD (Leaf Area Density) (viz Obrázek 8) získaná LiDAR snímáním pro každou vrstvu vegetace může odhalit vliv heterogenity struktury vegetace na počet ptáků i sloužit k predikování ptačích druhů napříč různými lesními porosty (Carrasco et al., 2019).



Obrázek 8: LAD měření

Hodnota LAD byla průměrována v krychlové síti o rozměrech $10\text{ m} \times 10\text{ m} \times 1\text{ m}$ a měla větší vysvětlující sílu počtu ptáků než měření založená na variancích maximálních výšek stromového patra.

Převzato z Carrasco et al. (2019)

Závěr

Ve vyšších porostech je většinou více ptačích jedinců, ale záleží na typu vegetace i konkrétních druzích. V lesních porostech s vyšším stromovým patrem bývá více ptáků než v lesích s nižším stromovým patrem, ale početnost ptáků velmi ovlivňuje i lesní podrost (který je pro mnoho druhů zásadní k hnízdění). Ve vyšších křovinách se v době hnízdění také častěji nachází více ptáků než v nižších keřích. V nízké vegetaci (např. traviny, pole, vřesoviště) je ptačí početnost naopak pravděpodobně ve vyšších porostech nižší, ale zdá se mi, že zde nelze utvořit žádný obecný závěr, neboť studie z různých lokalit ukazují protichůdné názory s ohledem na druhově specifické stanovištní podmínky. Početnost ptáků na lokalitě se zvyšuje s větší hustotou vegetace, ale v extrémně hustém porostu naopak početnost klesá.

V extrémních případech druhového složení vegetace (např. monokulturní plantáže stromů) může být toto složení zásadním faktorem ovlivňujícím ptačí společenstva (Nur et al., 2008). Kvůli tomu počet ptačích jedinců dosahuje maximální hustoty výskytu při maximálním druhovém bohatství stromů a zároveň nejvyšším stromovém patru (James & Wamer, 1982). Též je nutné zohlednit specifické požadavky a stanovištní preference každého druhu a jejich rozdílnou míru detekovatelnosti. Při studiu vlivu struktury vegetace na početnost ptáků je vhodné omezit množství porovnávaných typů vegetace i druhů ptáků (vybrat například jen několik dostatečně početných druhů), aby srovnání ještě mělo vypovídající hodnotu. Z většiny studií nevyplývají žádné obecné závěry, nýbrž jen potvrzují odlišné, často protichůdné reakce různých druhů ptáků na výšku vegetace (např. Nur et al., 2008; Seavy et al., 2009; Mueller et al., 2009). Celkově je však zřejmý pozitivní dopad přítomnosti křovin na stanovištích s nízkou vegetací či keřového patra v lesích na hustotu ptáků v době hnízdění. Výsledky některých studií (např. Dickson & Segelquist, 1979; Nur et al., 2008) zdůrazňují důležitost podrostu i struktury stromů v různých prostorových měřících, a proto zaznamenávání čisté výšky vegetace nepovažují za nejvhodnější nástroj k popisu vertikální struktury vegetace. Popisem lépe vystihujícím skutečnost může být celkový objem vegetace či ještě lépe nástroje popisující vertikální rozvrstvení hustoty vegetace (např. LAD systém utvořený ze snímkování LiDAR).

Nejvíce ptačích jedinců je tedy obvykle možné najít v lesích s vysokým stromovým patrem a zároveň dobře vyvinutým podrostem, vysokým druhovým bohatstvím stromů a střední hustotou stromů, přičemž počet jedinců na stanovišti pozitivně koreluje s počtem druhů ptáků.

Pro odhalení čistého vlivu výšky vegetace na početnost ptáků bude nutné provádět pozorování ve stejném typu vegetace o různých výškách (např. původní smíšené lesní porosty s různou výškou stromového patra) a vypořádat se s korelací mezi výškou porostu a dalšími proměnnými vegetace, např. zakrytím stromovým patrem (Hinsley et al., 2009).

Citovaná literatura

- Adams, C. C. (1908). The ecological succession of birds. *The Auk*, 25(2), 109-153.
- Baláž, M., & Balážová, M. (2012). Diversity and abundance of bird communities in three mountain forest stands: effect of the habitat heterogeneity. *Pol. J. Ecol*, 60(3), 629-634.
- Bradbury, R. B., Hill, R. A., Mason, D. C., Hinsley, S. A., Wilson, J. D., Balzter, H., . . . Bellamy, P. E. (2005). Modelling relationships between birds and vegetation structure using airborne LiDAR data: a review with case studies from agricultural and woodland environments. *Ibis*, 147(3), 443–452.
- Carrasco, L., Giam, X., Papeş, M., & Sheldon, K. S. (2019). Metrics of Lidar-derived 3D vegetation structure reveal contrasting effects of horizontal and vertical forest heterogeneity on bird species richness. *Remote sensing*, 11(7), 743.
- Clawges, R., Vierling, K., Vierling, L., & Rowell, E. (2008). The use of airborne lidar to assess avian species diversity, density, and occurrence in a pine/aspen forest. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 2064-2073.
- Dickson, J. G., & Segelquist, C. A. (1979). Breeding bird populations in pine and pine-hardwood forests in Texas. *The Journal of Wildlife Management*, 43(2), 549-555.
- Ding, T.-S., Liao, H.-C., & Yuan, H.-W. (2008). Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2038-2048.
- Donald, P. F., Evans, A. D., Buckingham, D. L., Muirhead, L. B., & Wilson, J. D. (2001). Factors affecting the territory distribution of Skylarks *Alauda arvensis* breeding on lowland farmland. *Bird Study*, 48(3), 271-278.
- Donald, P. F., Fuller, R. J., Evans, A. D., & Gough, S. J. (1998). Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biological conservation*, 85(1-2), 183-197.
- Erdelen, M. (1984). Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia*, 61(2), 277-284.
- Eršil, L. (2013). *Vliv lesních pasek na ptáčí populace*. Univerzita Karlova. Praha: Univerzita Karlova.
- Fuller, R. J. (2000). Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Białowieża forest, Poland. *The Condor*, 102(2), 267–274.
- Fuller, R. J., & Henderson, A. C. (1992). Distribution of breeding songbirds in Bradfield Woods, Suffolk, in relation to vegetation and coppice management. *Bird Study*, 39(2), 73-88.

- Fuller, R. J., & Moreton, B. D. (1987). Breeding bird populations of Kentish sweet chestnut (*Castanea sativa*) coppice in relation to age and structure of the coppice. *Journal of Applied Ecology*, 24(1), 13-27.
- Fuller, R. J., Stuttard, P., & Ray, C. M. (1989). The distribution of breeding songbirds within mixed coppiced woodland in Kent, England, in relation to vegetation age and structure. *Annales Zoologici Fennici*, 26(3), 265-275.
- Głowaciński, Z., & Weiner, J. (1983). Successional trends in the energetics of forest bird communities. *Ecography*, 6(3), 305-314.
- Goetz, S. J., Steinberg, D., Betts, M. G., Holmes, R. T., Doran, P. J., Dubayah, R., & Hofton, M. (2010). Lidar remote sensing variables predict breeding habitat of a Neotropical migrant bird. *Ecology*, 91(6), 1569-1576.
- Göransson, G. (1994). Bird fauna of cultivated energy shrub forests at different height. *Biomass and Bioenergy*, 6(1-2), 49-52.
- Green, R. E., & Griffiths, G. H. (1994). Use of preferred nesting habitat by stone curlews *Burhinus oedipnemus* in relation to vegetation structure. *Journal of Zoology*, 233(3), 457-471.
- Hanzelka, J. (2012). *Vliv prostředí na vnitrodruhové rozdíly ve změnách početnosti polních ptáků*. Praha: Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Ústav pro životní prostředí.
- Hanzelka, J., & Reif, J. (2016). Effects of vegetation structure on the diversity of breeding bird communities in forest stands of non-native black pine (*Pinus nigra* A.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) in the Czech Republic. *Forest ecology and management*, 379, 102-113.
- Helle, P., & Fuller, R. J. (1988). Migrant passerine birds in European forest successions in relation to vegetation height and geographical position. *Journal of Animal Ecology*, 57(2), 565-579.
- Helle, P. (1985). Effects of forest regeneration on the structure of bird communities in northern Finland. *Ecography*, 8(2), 120-132.
- Hinsley, S. A., Hill, R. A., Bellamy, P. E., & Balzter, H. (2006). The application of Lidar in woodland bird ecology: climate, canopy structure, and habitat quality. *Photogrammetric engineering & remote sensing*, 72(12), 1399–1406.
- Hinsley, S. A., Hill, R. A., Gaveau, D. L., & Bellamy, P. E. (2002). Quantifying woodland structure and habitat quality for birds using airborne laser scanning. *Functional Ecology*, 16(6), 851–857.
- Hinsley, S., Hill, R., Fuller, R., Bellamy, P., & Rothery, P. (2009). Bird species distributions across woodland canopy structure gradients. *Community Ecology*, 10(1), 99-110.

- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., & Kočvara, R. (2017). Spatial distribution of bird communities in small forest fragments in central Europe in relation to distance to the forest edge, fragment size and type of forest. *Forest Ecology and Management*, 401, 255–263.
- Hulme, M. F., & Cresswell, W. (2012). Density and behaviour of Whinchats *Saxicola rubetra* on African farmland suggest that winter habitat conditions do not limit European breeding populations. *Ibis*, 154(4), 680–692.
- Hurlbert, A. H. (2004). Species–energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7(8), 714–720.
- James, F. C., & Rathbun, S. (1981). Rarefaction, relative abundance, and diversity of avian communities. *The Auk*, 98(4), 785–800.
- James, F. C., & Wamer, N. O. (1982). Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology*, 63(1), 159–171.
- Johnston, D. W., & Odum, E. P. (1956). Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*, 37(1), 50–62.
- Karr, J. R. (1971). Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs*, 41(3), 207–233.
- Karr, J. R., & Roth, R. R. (1971). Vegetation structure and avian diversity in several new world areas. *The American Naturalist*, 105(945), 423–435.
- Katoh, K., Yoshikawa, T., Kamijo, T., & Higuchi, H. (2020). Relationship between Vegetation Structure and Avian Communities on Miyakejima Island, Japan, 13 Years after a Major Volcanic Eruption¹. *Pacific Science*, 74(1), 1–18.
- Kendeigh, S. C. (1948). Bird populations and biotic communities in northern lower Michigan. *Ecology*, 29(1), 101–114.
- Khanaposhtani, M. G., Kaboli, M., Karami, M., & Etemad, V. (2012). Effect of habitat complexity on richness, abundance and distributional pattern of forest birds. *Environmental management*, 50(2), 296–303.
- Koleček, J., Paclík, M., & Weidinger, K. (2010). Početnost a druhové bohatství ptáků ve dvou lužních lesích střední moravy – možnosti analýzy bodových sčítacích dat. *Sylvia*, 46, 71–85.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., Webber, M. I., & Charnov, E. L. (1977). Optimal prey selection in the Great Tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, 25(1), 30–38.
- Lack, D. (1933). Habitat Selection in Birds. With Special Reference to the Effects of Afforestation on the Breckland Avifauna. *Journal of Animal Ecology*, 2(2), 239–262.

- Lack, D., & Venables, L. S. (1939). The Habitat Distribution of British Woodland Birds. *Journal of Animal Ecology*, 8(1), 39-71.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42(3), 594-598.
- Martinez, N., Jenni, L., Wyss, E., & Zbinden, N. (2010). Habitat structure versus food abundance: the importance of sparse vegetation for the common redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Journal of Ornithology*, 151(2), 297-307.
- Maurer, B. A., & Whitmore, R. C. (1981). Foraging of five bird species in two forests with different vegetation structure. *The Wilson Bulletin*, 93(4), 478-490.
- Mills, G. S., Dunning, J. B., & Bates, J. M. (1991). The relationship between breeding bird density and vegetation volume. *The Wilson Bulletin*, 103(3), 468-479.
- Moreira, F. (1999). Relationships between vegetation structure and breeding bird densities in fallow cereal steppes in Castro Verde, Portugal. *Bird Study*, 46(3), 309-318.
- Mueller, J., Moning, C., Baessler, C., Heurich, M., & Brandl, R. (2009). Using airborne laser scanning to model potential abundance and assemblages of forest passerines. *Basic and Applied Ecology*, 10(7), 671-681.
- Nur, N., Ballard, G., & Geupel, G. R. (2008). Regional analysis of riparian bird species response to vegetation and local habitat features. *The Wilson Journal of Ornithology*, 120(4), 840-855.
- Odum, E. P. (1950). Bird Populations of the Highlands (North Carolina) Plateau in Relation to Plant Succession and Avian Invasion. *Ecology*, 31(4), 587-605.
- Probst, J. R., & Weinrich, J. (1993). Relating Kirtland's warbler population to changing landscape composition and structure. *Landscape Ecology*, 8(4), 257-271.
- Quay, T. L. (1947). Winter birds of upland plant communities. *The Auk*, 64(3), 382-388.
- Rotenberry, J. T. (1985). The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? *Oecologica*, 67(2), 213-217.
- Rotenberry, J. T., & Wiens, J. A. (1980). Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61(5), 1228-1250.
- Sanders, T. A., & Edge, W. D. (1998). Breeding bird community composition in relation to riparian vegetation structure in the western United States. *The Journal of wildlife management*, 62(2), 461-473.
- Saunders, A. A. (1936). *Ecology of the birds of Quaker Run Valley, Allegheny State Park, New York* (16). University of the State of New York.
- Schieck, J. (1997). Biased detection of bird vocalizations affects comparisons of bird abundance among forested habitats. *The Condor*, 99(1), 179-190.

- Seavy, N. E., Viers, J. H., & Wood, J. K. (2009). Riparian bird response to vegetation structure: a multiscale analysis using LiDAR measurements of canopy height. *Ecological Applications*, *19*(7), 1848-1857.
- Shelford, V. E. (1913). *Animal communities in temperate America*. Chicago: University Chicago Press.
- Short, J. J. (1979). Patterns of Alpha-Diversity and Abundance in Breeding Bird Communities across North America. *The Condor*, *81*(1), 21-27.
- Smart, L. S., Swenson, J. J., Christensen, N. L., & Sexton, J. O. (2012). Three-dimensional characterization of pine forest type and red-cockaded woodpecker habitat by small-footprint, discrete-return lidar. *Forest Ecology and Management*, *281*, 100-110.
- Smith, K. M., Keeton, W. S., Donovan, T. M., & Mitchell, B. (2008). Stand-level forest structure and avian habitat: scale dependencies in predicting occurrence in a heterogeneous forest. *Forest Science*, *54*(1), 36-46.
- Söderström, B., Pärt, T., & Linnarsson, E. (2001). Grazing effects on between-year variation of farmland bird communities. *Ecological Applications*, *11*(4), 1141-1150.
- Storch, D., Bohdalková, E., & Okie, J. (2018). The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters*, *21*(6), 920-937.
- Sviridova, T. V., Soloviev, M. Y., Bazhanova, A. A., & Soloviev, S. M. (2018). Influence of the Vegetation Structure on the Numbers of Great Snipes (*Gallinago media*) (Scolopacidae, Aves) at Leks. *Biology Bulletin*, *45*(10), 1308-1315.
- Venables, L. S. (1939). Bird Distribution on the South Downs, and a Comparison with that of Surrey Greensand Heaths. *Journal of Animal Ecology*, *8*(2), 227-237.
- Whittingham, M. J., Wilson, J. D., & Donald, P. F. (2003). Do habitat association models have any generality? Predicting skylark *Alauda arvensis* abundance in different regions of southern England. *Ecography*, *26*(4), 521-531.
- Wiens, J. A., & Rotenberry, J. T. (1981). Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological monographs*, *51*(1), 21-42.
- Willson, M. F. (1974). Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, *55*(5), 1017-1029.
- Wilson, M. W., Pithon, J., Gittings, T., Kelly, T. C., Giller, P. S., & O'Halloran, J. (2006). Effects of growth stage and tree species composition on breeding bird assemblages of plantation forests. *Bird Study*, *53*(3), 225-236.
- Winkler, D. (2005). Ecological succession of breeding bird communities in deciduous and coniferous forests in the Sopron Mountains, Hungary. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, *1*(1), 49-58.

Zámečník, V. (2013). *Metodická příručka pro praktickou ochranu ptáků v zemědělské krajině*. Praha: AOPK.