

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Kateřina Holubová

Variabilita ve velikostech teritorií
a domovských okrsků ptáků

Variation in territory and home-range sizes in birds

Diplomová práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. David Storch, Ph.D.

Praha 2015

Prohlášení

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

V Praze, 14. 8. 2015

.....

Kateřina Holubová

Poděkování

Na tomto místě bych opravdu velice ráda poděkovala svému školiteli Davidu Storchovi za cenné rady a připomínky ke všem částem této práce a za jeho nesmírnou trpělivost a ochotu mi kdykoliv zodpovědět každý můj dotaz. Dále bych moc ráda poděkovala Aničce Tószögyové za rady ohledně statistické části mé práce.

V neposlední řadě obrovský dík patří mému příteli Petrovi a všem členům mé rodiny za to, že mě od začátku až do konce studia po všech stránkách podporovali a v kritických chvílích mi dodávali elán do práce.

Obsah

1	Úvod a cíle	1
2	Teritorium a domovský okrsek.....	3
2.1	Obecná charakteristika	3
2.1.1	Teritorium.....	3
2.1.2	Domovský okrsek	4
2.1.3	Vztah teritorií a domovských okrsků.....	5
2.2	Faktory ovlivňující velikost teritorií a domovských okrsků	7
2.2.1	Velikost těla.....	7
2.2.2	Trofická úroveň	8
2.2.3	Kvalita habitatu a množství zdrojů.....	9
2.3	Metody sledování ptáků.....	10
2.3.1	Mapování teritorií	10
2.3.2	Telemetrie	10
2.4	Metody výpočtu plochy.....	11
2.4.1	Minimum Convex Polygons (MCP).....	11
2.4.2	Kernel Density Estimators (KDE)	12
3	Data a metodika	14
3.1	Datové soubory	14
3.1.1	Teritoria českých pěvců (datasoubor I).....	14
3.1.2	Domovské okrsky a teritoria získaná řešerší (datasoubor II)	14
3.1.3	Modelové skupiny ptáků.....	18
3.2	Úprava a sjednocení dat.....	20
3.3	Metodika	22
3.3.1	Frekvenční rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků.....	22
3.3.2	Univerzálnost rozložení velikostí teritorií.....	24
3.3.3	Druhová specifita velikostí teritorií a domovských okrsků.....	24
3.3.4	Vztah velikosti teritorií/domovských okrsků a faktorů prostředí	25
4	Výsledky.....	27

4.1	Charakter rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků	27
4.1.1	Vnitrodruhové rozložení.....	27
4.1.2	Mezidruhové rozložení.....	29
4.2	Univerzálnost rozložení velikostí teritorií.....	33
4.3	Druhová specificita velikostí teritorií a domovských okrsků.....	37
4.4	Vliv environmentálních proměnných na velikosti teritorií a domovských okrsků	40
4.4.1	Domovské okrsky.....	40
4.4.2	Teritoria	49
4.4.3	Vztah teritorií a domovských okrsků.....	56
5	Diskuze	58
6	Závěr	69
7	Seznam literatury	70
8	Přílohy.....	81

Abstrakt

Teritorium a domovský okrsek jsou nejmenší prostorové jednotky přítomnosti druhu v krajině, určující, jakým způsobem a na jakých škálách živočichové vnímají a využívají své okolí. Jejich dostatečná velikost (zahrnující dostatek zdrojů) je zcela zásadní pro přežití a reprodukci jedince. Procesy a faktory ovlivňující velikosti teritorií a domovských okrsků proto představují jedno ze základních témat ekologie. Navzdory své důležitosti je však znalost variability ve velikostech teritorií a domovských okrsků ptáků na velkých škálách malá a omezuje se na zjištění, že plocha využívaného území je určena energetickými nároky druhů, danými velikostí těla a trofickou úrovní, a produktivitou prostředí.

Cílem této práce proto bylo pokusit se na základě údajů shromážděných z dostupné literatury popsat variabilitu ve velikostech teritorií a domovských okrsků ptáků během hnízdění. Zajímalo mě, jaký je charakter rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků ptáků, zdali jsou tyto velikosti druhově specifické a zda a jak je kromě velikosti těla a trofické úrovně ovlivňují i různé charakteristiky prostředí na globálním měřítku, jako jsou zeměpisná šířka, teplota a srážky, sezonalita prostředí, nadmořská výška a typ habitatu.

Zjistila jsem, že distribuce velikostí teritorií i domovských okrsků je na vnitrodruhové i mezidruhové škále přibližně log-normální a že tento typ rozložení v rámci druhu se zdá být univerzální. Ukázalo se také, že velikosti teritorií a domovských okrsků jsou druhově specifické, i když kolísají v závislosti na charakteru prostředí, a že domovské okrsky jsou všeobecně větší než teritoria. Zjištěný sklon nárůstu domovských okrsků s velikostí těla byl 1.51, v případě teritorií pak 0.87, což jsou hodnoty odpovídající dokumentovanému rozmezí sklonů tohoto vztahu. Významným zjištěním je existence latitudinálního trendu ve velikostech domovských okrsků a teritorií, tedy nárůst jejich velikosti směrem k rovníku. Kromě toho se dle mých výsledků domovské okrsky zvětšují s nadmořskou výškou a teritoria se zmenšují se srážkovou sezonalitou.

Výsledky této práce by mohly alespoň z části přispět k lepšímu poznání prostorové ekologie ptáků v makroekologickém měřítku.

Klíčová slova: teritorium, domovský okrsek, variabilita, velikost těla, zeměpisná šířka

Abstract

Territories and home-ranges are the smallest spatial units of species' presence in a landscape and they determine in what ways and on what scales animals perceive and use their environments. Their sufficient sizes encompassing enough resources are critical for survival and reproduction of individuals. Processes and factors affecting territory and home-range sizes therefore belong to fundamental ecological issues. Despite its importance, the knowledge of variation in avian territory and home-range size at large spatial scales is poor. So far it has comprised mainly the findings that the used area is determined by individual's energetic demands, dependent on body size and diet type, and by environmental productivity.

Therefore, the aim of this thesis was to use data gathered from available literature to describe the variation in territory and home-range size of birds. I was curious what was the nature of territory and home-range size frequency distribution; whether the sizes were species-specific and whether and how these sizes were affected (beside the body mass and diet type) by various environmental characteristics, such as latitude, temperature, precipitation, seasonality, altitude and habitat type.

I have found that the territory and home-range size frequency distribution is approximately log-normal both at the intra- and interspecific scale and that this kind of distribution within species seems to be universal. Also, territory and home-range sizes are species-specific, although they vary in respect of locality character, and home-ranges are generally larger than territories. Detected slope of increase in home-range size with body mass was 1.51, while 0.87 in case of territories, which are values corresponding with documented range of slopes of this relationship. An interesting finding was that there was a latitudinal trend in territory and home-range sizes, which means the sizes increase towards the equator. According to my results, home-range size increases with altitude, while territory size decreases with seasonality of precipitation. Home-ranges are generally larger than territories.

Results of this work could at least partially contribute to better understanding of avian spatial ecology at macroecological scale.

Key words: territory, home-range, variation, body size, latitude

1 Úvod a cíle

Pohyb jednotlivých živočichů je obvykle omezen jen na určitou specifickou oblast, jejíž konkrétní rozsah je napříč jedinci, druhy, oblastmi a nejrůznějšími podmínkami prostředí velmi variabilní. Dostatečná velikost území, které živočich během určitého období svého života využívá společně s dalšími jedinci (tj. domovský okrsek), či jakožto výlučný uživatel (tj. teritorium), je kriticky důležitým faktorem určujícím jeho šanci na získání obživy, úkrytu a sexuálního partnera, a tedy šanci na přežití a rozmnožení. Porozumění principům mezidruhové i vnitrodruhové variability ve velikostech domovských okrsků a teritorií ptáků a živočichů obecně je proto dosud jedním z elementárních témat ekologie (McLoughlin et al. 2000, Börger et al. 2008).

Prostorové nároky převážné většiny ptačích druhů nejsou do současné doby dostatečně zmapovány, nebo dokonce nejsou známy vůbec. Jejich dobrá znalost je však naprosto klíčová pro možnost implementace efektivních ochranných opatření, jejichž nutnost vyvstává v reakci na stále se prohlubující úbytek a degradaci přirozených habitatů vlivem nejen nárůstu lidské populace, rozšiřování sídel a celkové antropogenní činnosti, ale také probíhajících a budoucích klimatických změn (van Beest et al. 2011). Domovské okrsky či teritoria jsou nejmenšími prostorovými jednotkami určujícími přítomnost druhu v krajině a na jejich základě lze popsat, jakým způsobem a na jakých škálách živočichové obecně vnímají a využívají okolní prostředí (Kenward 2001).

Chování živočichů související s jejich domovskými okrsky či teritorií začíná být v posledních letech považováno za komplexní behaviorální systém ovlivňovaný současně mnoha faktory napříč časovými i prostorovými škálami (Börger et al. 2006b, Börger et al. 2008, van Beest et al. 2011). I když jsou jednotlivé vnitřní faktory jako velikost těla či typ potravy, které ovlivňují velikost ptáky využívaného prostoru (tj. domovských okrsků a teritorií) již poměrně dlouho a dobře známy (např. McNab 1963, Armstrong 1965, Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Ottaviani et al. 2006), většina souvisejících studií se zaměřuje pouze na jeden ptačí druh. Studií porovnávajících ptačí využívání prostoru na mezidruhové úrovni bylo však doposud vypracováno pouze pár (Armstrong 1965, Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Ottaviani et al. 2006). Studie, které by se zabývaly patrnostmi ve variabilitě těchto velikostí na větších škálách a pohlížely na ně z makroekologického hlediska, bohužel chybí. Zatím není známo, zda existuje například latitudinální trend ve velikostech teritorií či domovských okrsků ptáků, nebo jak jsou tyto prostorové proměnné ovlivňovány nejrůznějšími faktory prostředí na velkých měřítkách. Vzhledem k nedostatečnosti

komplexních znalostí prostorové ekologie ptáků je tedy bližší studium této problematiky velmi žádoucí.

Hlavním cílem této diplomové práce by proto mělo být alespoň částečné objasnění variability ve velikostech teritorií a domovských okrsků několika vybraných skupin ptáků a faktorů prostředí, které tuto variabilitu podmiňují. Byly testovány následující hypotézy:

A. Rozložení velikostí domovských okrsků a velikostí teritorií je na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni přibližně log-normální.

Tato patrnost byla zjištěna u mnohých ekologických veličin, jako je například rozložení populačních četností druhů ve společenstvu (Storch et al. 2008, Šizling et al. 2009).

B. Vnitrodruhové rozložení velikostí teritorií je univerzální, tedy stejné pro všechny druhy, a nezávislé na průměrné velikosti.

C. Velikost home-range i velikost teritorií je druhově specifická.

D. Velikost teritorií a domovských okrsků souvisí se zeměpisnou šířkou.

Bylo zjištěno, že ptáci tropických deštných lesů často obhájí teritoria až o řád rozsáhlejší než příbuzné druhy o stejné tělesné velikosti v mírném klimatickém pásmu, což odráží chudší potravní nabídku během hnízdění v porovnání s temperátními oblastmi (Terborgh et al. 1990, Robinson et al. 2000, Stouffer 2007, Johnson et al. 2011). Silná pozitivní korelace domovských okrsků s latitudou byla zjištěna například u různých populací několika druhů savců (Gompper & Gittleman 1991). Zjišťovala jsem tedy, zda zde existuje nějaký kompaktní latitudinální trend i u ptáků.

E. Velikost teritorií a velikost domovských okrsků je ovlivněna množstvím srážek, teplotou, nadmořskou výškou, základním typem biotopu a sezonalitou prostředí.

Mohli bychom totiž předpokládat, že se vzrůstající úživností prostředí se budou teritoria i domovské okrsky zmenšovat.

2 Teritorium a domovský okrsek

2.1 Obecná charakteristika

2.1.1 Teritorium

Ačkoliv již od první poloviny 20. století bylo “teritorium“ charakterizováno více definicemi, v nejširším pojetí může být popsáno jednoduše jako území, které živočich aktivně brání proti svým konkurentům (Noble 1939), a to za účelem monopolizace potravních, hnízdních či jiných zdrojů, páření, ochrany hnízda a výchovy potomků (Nice 1941). Teritorialita vede k pravidelné distribuci jednotlivých živočichů v krajině, která je mnohem rovnoměrnější než při náhodném rozmístění (Brown 1969), a umožňuje tak výlučné využívání zdrojů.

Nice (1941) klasifikovala šest typů teritorií dle jejich účelu a zahrnovaných aktivit jejich majitele¹:

- A. *páření, hnízdění a obstarávání potravy (tj. potravní teritorium)* - teritorium vyskytující se u mnoha druhů pěvců a šplhavců nebo například ledňáčků; rozlišují se teritoria obhajovaná buď pouze během hnízdní sezóny, nebo celoročně.
- B. *páření a hnízdění, ale nikoliv obstarávání potravy (tj. hnízdní teritorium)* – potravní zdroje pro dospělé i mláďata jsou získávány mimo bráněné území. Jedná se o velmi rozšířený typ teritoria.
- C. *místo výlučně k páření* - typické pro lekové druhy, kde samice obstarávající plně veškerou rodičovskou péči, samci se samicím dvoří a páří se s nimi ve svém malém teritoriu obhajovaném proti jiným samcům; příkladem jsou tetřevi, tetřívci, jespáci, pipulky, někteří kolibříci či rajky;
- D. *bezprostřední okolí hnízda u koloniálních i solitérních druhů* – typické pro mnoho koloniálních mořských ptáků, jako jsou raci, terejové, fregatky, kormoráni, tučňáci, a dále pro některé vlaštovky, hrdličky, špačky či různé druhy dravců;
- E. *zimní teritorium* - je obhajováno proti jiným ptákům a využíváno k získávání potravy stejně jako teritorium typu A, ale chybí jakékoliv sexuální motivace a projevy; nachází se na jiném místě než typické jarní či letní hnízdní teritorium;
- F. *noční teritorium* – některé druhy ptáků jako například špačci mají i jakási výlučná místa k přenocování, která brání proti jiným jedincům.

¹ V této diplomové práci nadále používám pojem „teritorium“ ve smyslu potravní nebo hnízdní teritorium (neboli teritorium typu A a B dle Nice (1941))

Teritoriální samci různých skupin ptáků vymezují hranice svého území proti dalším samcům stejného druhu pomocí pózování, hrozeb a nejrůznějších hlasových projevů, z nichž asi nejvýraznější je zpěv. U tropických druhů je častý pohlavní monomorfismus a teritoria vedle samců obhajují běžně i samice (Terborgh et al. 1990, Robinson et al. 2000, Slater & Mann 2004).

Druhy z temperátních a dalších sezónně proměnlivých oblastí investují svou energii do obhajoby teritorií převážně výlučně v období hnízdění. Naproti tomu především hmyzožravé druhy tropů, jejichž prostředí lze považovat za nesezónní a kde potravní nabídka zůstává během roku poměrně neměnná, v typickém případě tvoří dlouhodobé páry a obhajují stabilní teritoria po celý rok (Terborgh et al. 1990). Bylo například zjištěno, že v tropické jižní Africe žije v dlouhodobých párech 40% (Rowan 1966) a v Panamě až 65 % (Morton 1980) insektivorních druhů pěvců, kteří též udržují stabilní hranice teritorií. Teritoria ptáků deštných pralesů jsou navíc podle některých studií oproti těm temperátním až desetinásobně větší (Terborgh et al. 1990, Robinson et al. 2000, Johnson et al. 2011).

2.1.2 Domovský okrsek

Teritorium obvykle bývá součástí domovského okrsku či tzv. home-range. Za domovský okrsek lze považovat veškeré území, v jehož rámci se živočich během určitého období svého života opakovaně pohybuje (Kenward 2001). Jedná se tedy o prostor využívaný jedincem při výkonu jeho běžných denních i sezónních aktivit, mezi které patří vyhledávání a získávání potravy, úkrytu a míst vhodných k hnízdění, rozmnožování, péče o potomstvo či odpočinek (Burt 1943). Na rozdíl od teritoria, které je podmíněno agresivním chováním, není při definování domovského okrsku důležitá interakce se sousedícími jedinci - nutná je pouze informace o přítomnosti studovaného živočicha (Brown & Orians 1970).

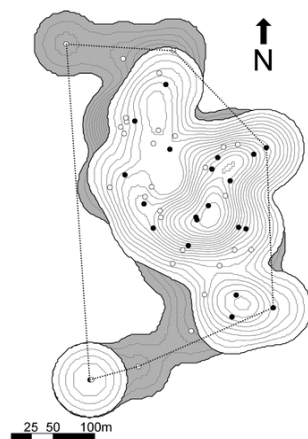
Jelikož chování spojené se založením a využíváním domovského okrsku může být výsledkem faktorů jak vnitřních (tj. např. tělesná kondice a reprodukční status), tak i vnějších (tj. dostupnost potravy a charakter habitatu a krajiny), dochází během života každého jednotlivce ke kolísání ve velikostech potravních teritorií či domovských okrsků, které je ovlivněno právě změnami výše zmíněných faktorů v čase (Börger et al. 2008). Domovské okrsky se u většiny ptáků výrazně zmenšují během hnízdní sezóny, kdy se jedinci vzdalují od hnízda pouze na relativně krátké vzdálenosti. Důvodem může být snaha o co největší minimalizaci výdeje energie při obstarávání potravy pro mláďata, či v případě sezónního prostředí relativně větší hojnost potravních zdrojů během hnízdění v porovnání se zimním

obdobím (např. Rolando 1998, Wiktander et al. 2001, Whitaker et al. 2007, Sternalski et al. 2008). Jednotlivé domovské okrsky se na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni běžně překrývají. Podle podílu jejich překryvu lze pak odhadnout míru teritoriality jejich obyvatel, neboť platí, že čím jsou jednotliví ptáci teritoriálnější, tím menší část svého okolního prostředí sdílejí s příslušníky stejného či jiného druhu (Schoener 1968).

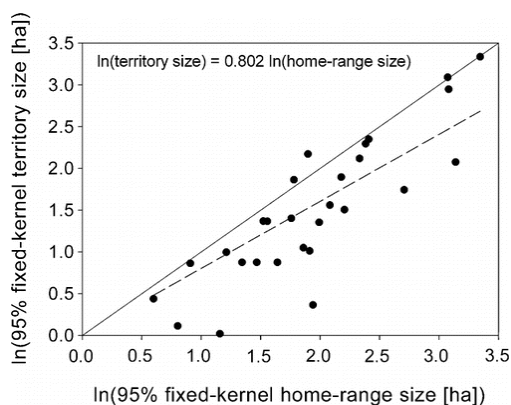
2.1.3 Vztah teritorií a domovských okrsků

V případech, kdy jsou domovské okrsky v celém svém rozsahu aktivně bráněny a nepřekrývají se, mohou být zároveň považovány za teritoria - konkrétně potravní teritoria (Burt 1943, Odum & Kuenzler 1955), neboli teritoria typu A dle klasifikace Nice (1941). Protože teritoria a domovské okrsky z tohoto důvodu nebývají často explicitně rozlišovány, existuje v rámci problematiky využívání prostoru živočichy určitá nesystematičnost v metodice a terminologii (Jetz et al. 2004).

Domovské okrsky živočichů bývají obecně větší než bráněná teritoria, využívaná především během hnízdní sezóny za účelem páření (Schoener 1968, Naguib et al. 2001, Ottaviani et al. 2006, Anich et al. 2009). Zatímco mnoho temperátních a boreálních ptáků obhájí během hnízdění relativně malá teritoria o ploše 0,5 až 5 hektarů, rozloha domovských okrsků je často až trojnásobná a pohybuje se obvykle mezi 0,5 až 15 hektary (Whitaker & Warkentin 2010). Poměr velikostí teritorií a home-range se však liší v závislosti na trofické úrovni - draví ptáci mohou využívat domovské okrsky v poměru k jejich teritoriím až pětinasobně rozsáhlejší, všežravci dokonce až sedminásobně (Ottaviani et al. 2006). Stejně jako samotné velikosti teritorií a domovských okrsků ptáků podléhají i jejich poměry meziročním i sezónním fluktuacím v závislosti na dostupnosti zdrojů a fázi rozmnožovacího cyklu (např. Finck 1989, Wiktander et al. 2001). Míra kolísání velikostí teritorií a domovských okrsků je však shora i zdola regulována. Dostatečná velikost habitatu splňujícího metabolické požadavky může bránit zmenšování plochy home-range a teritorií, zatímco konkurence se sousedními jedinci spolu se zvýšenými náklady na obranu větších teritorií mohou zabraňovat jejich rozšiřování (Hixon 1980).



Obr. 2.1: Odhad velikosti teritoria (bíle) lesňáčka světlebrvého (*Limnothlypis swainsonii*) vyneseny oproti jeho odhadovanému domovskému okrsku (šedě) metodou 95% FKM (fixed kernel method – viz kap. 2.4.2.). Černé body představují lokace zpěvu, bílé body jsou lokace bez zpěvu. Tečkovaná čára představuje domovský okrsek na bázi metody 100% MCP (minimum convex polygons – viz kap. 2.4.1.). Podle Anich et al. (2009).



Obr. 2.2: Vztah mezi velikostí teritoria a home-range (95% FKM, tj. fixed kernel method – viz kap. 2.4.2.) 28 lesňáčků světlebrvých (*Limnothlypis swainsonii*) v Arkansasu, USA. Odhady velikosti home-range byly získány pomocí radiotelemetrických lokací, velikosti teritorií byly zjištěny z bodů, na kterých ptáci navíc zpívali. Plná čára představuje situaci, kde jsou si teritoria i domovské okrsky rovny. Přerušovaná čára je regresní přímka bez interceptu. Podle Anich et al. (2009).

2.2 Faktory ovlivňující velikost teritorií a domovských okrsků

2.2.1 Velikost těla

Primárním faktorem ovlivňujícím velikost teritorií a domovských okrsků, stejně jako mnoho dalších ekologických veličin (Brown & Maurer 1989), je velikost, respektive hmotnost těla (McNab 1963, Schoener 1968). Právě velikost těla totiž nejvíce určuje rozsah životního prostoru, který musí daný živočich mít k dispozici (Biedermann 2003), aby uspokojil své energetické požadavky, které obecně s hmotností těla vzrůstají (McNab 1963).

Na počátku 60. let 20. století byla zjištěna existence alometrického vztahu mezi velikostí těla savců a velikostí jejich domovských okrsků. V logaritmicko-logaritmickém měřítku byl tento vztah lineární se sklonem blízkým hodnotě 0,75 (též $\frac{3}{4}$) (McNab 1963). McNab (1963) zdůvodnil hodnoty tohoto koeficientu vztahem velikosti těla a bazálního metabolismu savců, který škáluje taktéž s koeficientem 0,75, dle vzorce

$$B = B_0 \cdot M^{\frac{3}{4}},$$

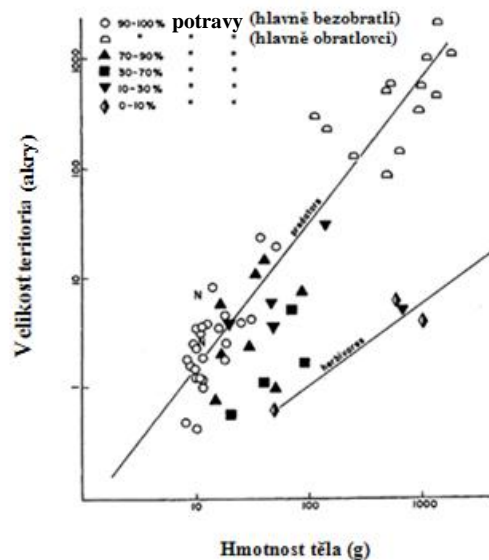
kde B_0 je hodnota bazálního metabolismu, M představuje hmotnost organismu a $\frac{3}{4}$ jsou onen škálovací koeficient alometrického vztahu (West et al. 1997, Brown et al. 2004). Navrhl tedy, že velikosti domovských okrsků či teritorií vzrůstají spolu s hodnotou bazálního metabolismu savců. Nicméně původní teorie McNaba (1963) o velikosti sklonu $\frac{3}{4}$ byla v následných studiích vyvrácena. Bylo totiž zjištěno, že sklon přímky mezi logaritmy velikosti těla a velikosti domovských okrsků je značně strmější – bývá téměř roven či větší než 1 u savců i u ptáků (Armstrong 1965, Schoener 1968, Harestad & Bunnell 1979, Mace & Harvey 1983, Kelt & van Vuren 2001, Ottaviani et al. 2006), přičemž u dravců pak dosahuje hodnoty bezmála 2 (Peery 2000). Z hodnot regresních koeficientů vyšších než zmíněné $\frac{3}{4}$ vyplývá, že ptáci a savci mají větší domovské okrsky, a tedy prostorové nároky, než jaké by plynuly ze samotných energetických požadavků determinovaných tělesnou velikostí (Harestad & Bunnell 1979, Mace & Harvey 1983, Kelt & van Vuren 2001, Haskell et al. 2002).

Jetz et al. (2004) po letech nejistoty ohledně příčin této alometrie navrhli model, který zahrnuje jak energetické požadavky savců, tak i jejich interakce se sousedícími jedinci. Podle tohoto kolektivu autorů se se vzrůstající velikostí těla snižuje výlučnost užívání domovského okrsku. To je způsobeno prostorovými limitacemi obrany zvětšujícího se území, neboť obrana větších domovských okrsků proti dalším příslušníkům stejného druhu je čím dál složitější. Dochází ke stále většímu překryvu jednotlivých okrsků navzájem sousedících jedinců,

v důsledku čehož se pak snižuje množství potravních zdrojů výhradně využívaných každým z jejich obyvatel. Toto vysvětlení by mohlo platit i pro ptáky a alometrii vztahu jejich tělesné velikosti a velikosti domovských okrsků či teritorií.

2.2.2 Trofická úroveň

Vliv hmotnosti těla na velikost domovských okrsků či teritorií živočichů je však velice zásadně ovlivněn trofickým statutem jednotlivých druhů. Z odlišností interceptu logaritmicke-logaritmickeho vztahu velikosti těla a domovských okrsků pro různé potravní gildy živočichů totiž vyplývá, že masožravci mají obecně větší okrsky než stejně velcí býložravci (McNab 1963, Schoener 1968, Harestad & Bunnell 1979, Mace & Harvey 1983, Kelt & van Vuren 2001, Haskell et al. 2002, Jetz et al. 2004, Ottaviani et al. 2006). To je vysvětlováno nižší hustotou a pravidelnější distribucí potravních zdrojů masožravců v porovnání s rostlinnou potravou herbivorů (McNab 1963, Schoener 1968, Harestad & Bunnell 1979, Mace & Harvey 1983).



Obr. 2.3: Vztah mezi velikostí teritoria a hmotností těla ptáků z různých potravních gild. Čtverce a trojúhelníky představují všežravce (10-90 % živočišné potravy), kosočtverce značí býložravce (0-10 % živočišné potravy), kolečka a obloučky reprezentují masožravce (90-100 % živočišné potravy). Podle studie Schoener (1968).

U masožravých ptáků i savců je navíc sklon regresní přímky tohoto alometrického vztahu strmější než u ostatních trofických úrovní, což znamená, že velikost home-range či teritorií predátorů roste s jejich tělesnou hmotností rychleji (Schoener 1968, Harestad & Bunnell 1979, Mace & Harvey 1983). Dle Ottavianiho et al. (2006) je to důsledek potravní ekologie

dravců, jejichž kořist rovněž obývá své vlastní domovské okrsky, čímž vzniká prostorově vnořený systém domovských okrsků, kdy home-range kořisti jsou obsažena v home-range predátora nebo se s ním překrývají. To by mohlo vytvářet nepřímou vazbu upevňující alometrický vztah velikosti těla a domovských okrsků dravců v porovnání s okrsky herbivorů a omnivorů, jejichž potrava je v krajině distribuována rovnoměrněji (Schoener 1968). Na základě všeobecného předpokladu, že predátor preferuje celkově nejvýhodnější kořist, by se větší dravci měli živit kořistí úměrně velikou, a tím pádem i vzácnou. Naopak menší masožravci by měli lovit kořist relativně menší, která je ale v krajině na jednotku plochy hojnější (Schoener 1968). Jelikož větší predátoři musí menší kořist ignorovat, produktivita jejich habitatu s jejich vzrůstající hmotností prudce klesá – a to strměji než produktivita prostředí jejich kořisti.

Určitou variabilitu však najdeme nejen *mezi* jednotlivými trofickými úrovněmi, ale i *v rámci* nich. Dravci, kteří se potravně specializují na ptáky, k životu potřebují větší území než stejně velcí predátoři lovící jiné skupiny živočichů (Peery 2000). Oproti savcům, plazům, obojživelníkům či hmyzu jsou totiž ptáci v krajině všeobecně vzácnější (Greenwood et al. 1996, Silva et al. 1997).

2.2.3 Kvalita habitatu a množství zdrojů

Z výše popsaného vztahu mezi velikostí domovských okrsků a distribucí potravních zdrojů vyplývá, že snížení celkového množství zdrojů či zvýšení jejich prostorové segregace obecně vede ke zvětšení domovského okrsku do takové míry, aby měl jeho majitel i nadále k dispozici těchto zdrojů dostatek (Barraquand & Murrell 2011).

Ke snížení kvality prostředí a abundance potravy často dochází v důsledku sekundární fragmentace habitatu, která tak bývá stimulem pro rozšíření lovného okrsku ptáků (Schoener 1968, Haskell et al. 2002). Toto zvětšování domovských okrsků způsobené zhoršenou kvalitou habitatu či výraznou mozaikovitostí preferované vegetace potřebné k získávání potravy či hnízdění bylo dokumentováno u různých skupin a druhů ptáků (např. Pasinelli 2000, Bruun & Smith 2003, Siffczyk et al. 2003, Glenn et al. 2004, Whitaker et al. 2007, Hansbauer et al. 2008, Leonard et al. 2008, Suedkamp Wells et al. 2008, Grzywaczewski 2009, Minderman et al. 2010). V menší části případů však může fragmentace habitatu ovlivňovat pohyby ptáků v krajině naopak pozitivně a se vzrůstající ostrůvkovitostí habitatu se mohou domovské okrsky zmenšovat (např. Hinam & Clair 2008). V takovém případě je možné předpokládat, že pozměněné prostředí nabízí větší množství zdrojů než původní

souvislý habitat (Leonard et al. 2008), nebo že vlivem zvětšení podílu okrajového habitatu roste riziko predace, které zabraňuje šíření ptáků za hranice ostrůvků příznivého prostředí (Hinam & Clair 2008).

2.3 Metody sledování ptáků

2.3.1 Mapování teritorií

Nejpůvodnějším způsobem vymezování teritorií ptáků je mapovací metoda (anglicky spot-mapping nebo plot-mapping), při níž pozorovatel prochází krajinou a zaznamenává do mapy body výskytu ptáků nalezených prostřednictvím zachycení zpěvu teritoriálních samců či jejich pozorování. Na základě vnesených bodů jsou na pomezí jednotlivých lokací, představujících teritoriální projevy jednotlivých samců, následně vykresleny hranice jejich teritorií. Shluky lokací určitého jedince pak zhruba vypovídají o jádrové oblasti teritoria, kterou daný jedinec využívá nejčastěji (Bibby et al. 1998).

Zcela přesné vymezení a vnesení odpovídajícího tvaru a rozměru teritorií do mapy na základě pozice zpívajících samců však bývá téměř nemožné, neboť je mnohdy založeno na subjektivním rozhodnutí pozorovatele (Svensson 1974). Anich et al. (2009) upozorňují, že odhad celkových prostorových nároků ptáků postavený výhradně či z většiny na sledování zpívajících samců s největší pravděpodobností povede k podhodnocení reálných pohybů ptáků v krajině, a tak i k nedokonalému porozumění jejich ekologii.

Za přesnější a spolehlivější metodu odhadu velikostí teritorií a domovských okrsků ptáků je považována rozšířená verze výše popsané mapovací metody, při které jsou ještě před fází sledování pohybů a pozic jednotlivých ptáků tyto jedinci odchyceni a označeni unikátní kombinací barevných kroužků, čímž je zajištěna jejich přesnější identifikace (např. Johnson et al. 2011).

Nicméně ani jedna z těchto metod není plně aplikovatelná na druhy žijící skrytě, na pěvce v pozdější fázi hnízdní sezóny, kdy již neprojevují takovou míru teritoriality, nepěvce ani na druhy bez patrných teritoriálních projevů.

2.3.2 Telemetrie

V současnosti nejvyužívanějším způsobem sledování ptáků je telemetrie, která je obzvláště efektivním nástrojem pro mapování pohybů především vzácných nebo velmi pohyblivých druhů žijících na velkém území, jako jsou kupříkladu dravci. Princip telemetrie

spočívá v připevnění radiového nebo GPS zařízení na tělo odchyceného jedince, jeho vypuštění a získávání a detailní zaznamenávání jeho pohybu a jednotlivých pozic do mapy. To vše navíc bez nutnosti pozorovatelovy aktivity, která je nezbytná při mapování pohybu klasickou metodou či odchytu a sledování okroužkovaných jedinců (Kenward 2004). Díky možnosti získávat data nepřetržitě i v noci nebo v nepříznivých podmínkách (Kenward 1987, Bibby et al. 2012) a monitorovat rovněž nezpívající ptáky s velkými nároky na prostor či s nesouvislým teritoriem (Mazerolle a Hobson 2004, Anich et al. 2009) jsou odhady získané telemetrií mnohem přesnější než u klasického mapování teritorií.

Používání telemetrické metody je však omezeno maximální hmotností vysílacího zařízení, která je nutně přímo úměrná tělesné velikosti zkoumaného druhu. Aby se totiž zcela minimalizovalo riziko sníženého přežívání studovaných ptáků, jsou dle všeobecného zvyku aplikována pouze vysílací zařízení nepřesahující 5 % jejich hmotnosti (Caccamise & Hedin 1985). Drobní ptáci proto nemohou nést velká zařízení, která však mají značný dosah signálu i delší životnost (Caccamise & Hedin 1985, Kenward et al. 2002, Kenward 2004).

2.4 Metody výpočtu plochy

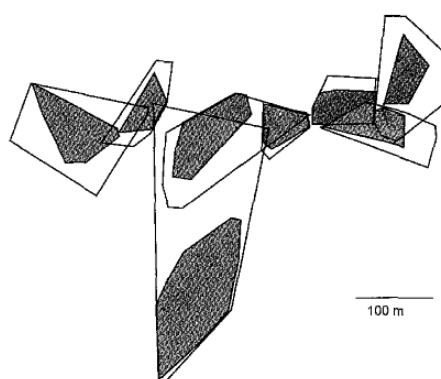
Metod pro výpočet plochy živočichy využívaného prostoru bylo v posledních několika desítkách let vyvinuto několik, zde však uvádím pouze dvě naprosto nejpoužívanější.

2.4.1 Minimum Convex Polygons (MCP)

Minimum convex polygons je nejstarší a po dlouhou dobu nejpoužívanější metodou odhadu velikosti teritorií a domovských okrsků ptáků (Powell 2000). Princip spočívá ve vytvoření nejmenšího možného konvexního mnohoúhelníku, který je získán propojením nejodlehlejších bodů vynesných do mapy během sledování jedince, díky čemuž by měl představovat hranice veškerého jeho známého či odhadovaného výskytu (Mohr 1947).

Tato statistická metoda je jednoduchá a snadno aplikovatelná, ale vytváří pouze hrubý odhad velikosti využívaného území. Ze získaných dat je použito pouze asi 10 % těch nejvzdálenějších, tj. značně nespolehlivých bodů, zatímco stabilní data z vnitřní plochy teritoria či domovského okrsku jsou ignorována. Předpokládá se zde, že živočichové využívají celé území vymezené těmito extrémními hodnotami všude stejnou měrou, což samozřejmě neodpovídá realitě (Powell 2000). Největším nedostatkem této metody je tendence vymezené plochy zvětšovat se s množstvím záznamů, v důsledku čehož jsou výsledné údaje velmi často zatíženy chybou (Börger et al. 2006a).

V současnosti bývá využívání metody nejmenších polygonů i navzdory povědomí o jejích nedostacích často zdůvodňováno umožněním snadnějšího srovnání s předchozími studii. To je však velice nespolehlivé, neboť výsledky MCP extrémně citlivě reagují na velikost zkoumaného vzorku, který se samozřejmě mezi různými studii liší (Seaman et al. 1999). Jakákoliv srovnání pak ztrácí na významu, neboť chyba v odhadu může být natolik podstatná, že může zastřít veškerou biologickou informaci. Proto mnozí autoři důrazně varují před využíváním tohoto přístupu ve většině ekologických studií a před vyvozováním závěrů na základě jejich výsledků (Barg et al. 2005, Börger et al. 2006a, Nilsen et al. 2008).



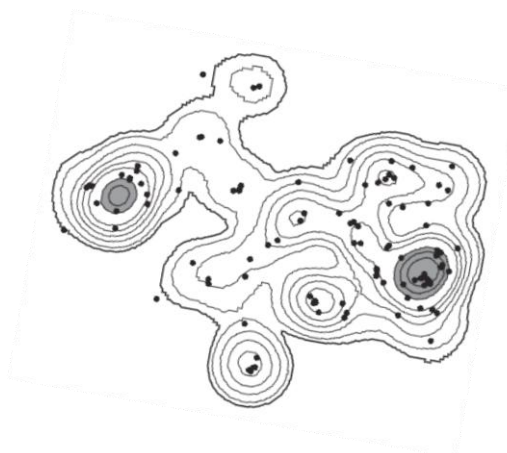
Obr. 2.4: Mapa teritorií (tmavé oblasti) a domovských okrsků (vnější polygony) 8 samců slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) vytvořená na základě metody minimum convex polygons (MCP). Podle studie Naguib et al. (2001).

2.4.2 Kernel Density Estimators (KDE)

Prostor, v němž se sledovaný jedinec v daném čase pohybuje, může být definován jako pravděpodobnostní hustotní funkce (tzv. *kernel*). Simulační i empirické srovnávací studie ukázaly, že z více možných přístupů k měření tohoto prostoru může být za ten nejspolehlivější považována *kernel metoda* (KDE), která produkuje mnohem přesnější výsledky než MCP (Worton 1987, Börger et al. 2006a).

Tato metoda je založena na vynášení záznamů výskytu sledovaného jedince na každý bod pozorování na studované ploše pomocí pravidelné obdélníkové mřížky, kterou jsou překryta získaná data. Na každém bodu této sítě je získán odhad průměrné hustoty pravděpodobnosti výskytu jedince (Worton 1987, Seaman & Powell 1996). V rámci metody je volen parametr – tzv. vyhlazovací konstanta h neboli šířka pásma (*bandwidth*). Čím je tato

konstanta menší, tím přesnější data lze získat. Na základě charakteru tohoto parametru jsou rozlišovány dvě hlavní varianty této metody. *Fixed kernel* metoda (FKM) používá parametr o fixní hodnotě, zatímco v metodě *adaptive kernel* (AKM) se šířka pásem mění. Zvětšuje se u ploch o nízké koncentraci bodů, čímž dochází k většímu vyhlazení plochy, a naopak tam, kde je pozorování mnoho, jsou pásma úzká. *Adaptive kernel* je tedy vylepšenou variantou *fixed kernel* metody, přesto není ani zdaleka tolik používaná jako právě FKM (Worton 1989). Pokud je totiž použit vhodný vyhlazovací parametr, FKM poskytuje přesnější odhady velikostí domovských okrsků či teritorií než AKM (Kernohan et al. 2001). Nejčastěji se lze ve studiích setkat s okrsky vymezenými 95% (FKM) pravděpodobností výskytu jedince.



Obr. 2.5: Příklad vymezení teritoria samce druhu *Dendroica cerulea* pomocí FKM. Jednotlivé body představují jednotlivé zaznamenané lokace ptáka během sledování. Vnější tlustá linie obklopuje 95% všech bodů a reprezentuje hranici teritoria jedince. Převzato ze studie Barg et al. (2005).

Současná obliba a hojné používání této metody odhadu velikosti živočichy využívaného prostoru spočívá v její objektivitě a věrohodnosti získaných výsledků i při relativně malém množství dat (Börger et al. 2006a). Seaman et al. (1999) však upozorňují, že s velmi malým vzorkem přece jen k určitému nadhodnocení rozsahu měřeného areálu dochází. Čím větší je množství pozorování, tím je chyba menší a odhad přesnější – jako minimální počet pozorování tuto autoři uvádějí 30, ideálně pak více než 50 záznamů.

Na rozdíl od MCP metody KDE získává informace o okrajových bodech na základě údajů obsažených v celém vzorku a nespolehá se pouze na několik málo bodů spadajících právě jen do terminální oblasti distribuční křivky (Seaman et al. 1999). Díky

těmto vlastnostem lze pomocí KDE získat poměrně přesnou představu o tom, jakým způsobem ptáci skutečně své domovské okrsky či teritoria využívají (Powell 2000).

3 Data a metodika

3.1 Datové soubory

Data pro tuto práci pochází ze dvou odlišných datových souborů.

3.1.1 Teritoria českých pěvců (datasoubor I)

Pro účely této práce jsem pracovala s daty o velikostech hnízdních teritorií celkem 42 pěvců získanými na několika českých lokalitách - v rezervaci Karlštejn ve středních Čechách v letech 1994 a 1996 (Storch 1999), v Praze v Klánovickém lese v letech 2002 a 2003 (Škorpilová 2004), v CHKO Třeboňsko v roce 2000 a v CHKO Křivoklátsko v roce 2001 (Reif 2003), vždy během hnízdní sezóny v průběhu období dubna až června. Převládajícím habitatem na všech plochách byl souvislý lesní porost.

Teritoria byla vymezována pomocí klasické metody mapování polohy zpívajících teritoriálních samců a pro stanovení jejich velikosti byla použita metoda konvexních polygonů ohraničených nejextrémnějšími body výskytu sledovaných samců (100% MCP).

Data z let 1994 a 1996 na Karlštejnsku a z let 2002 a 2003 v Klánovickém lese jsem v rámci každé z lokalit sloučila, neboť velikosti teritorií v různých letech na daných lokalitách se signifikantně nelišily (Škorpilová 2004).

3.1.2 Domovské okrsky a teritoria získaná rešerší (datasoubor II)

Druhá skupina dat byla získána na základě rešerše publikovaných vědeckých studií, popř. diplomových či doktorských prací, zabývajících se velikostmi teritorií a domovských okrsků různých skupin ptáků z celého světa. K této rešerši jsem používala vědeckou databázi Web of Science a ve velké míře také server Google Scholar. Shromažďování těchto dat nebylo předem omezeno na konkrétní geografickou oblast, nicméně značně převládaly lokality studované na území USA a z tropů pak v Amazonii. Do tabulek sestavených v programu Excel jsem vyextrahovala data s důrazem na následující kategorie:

a. Rodový a druhový název ptáka – „DRUH“

Svá kritéria pro výběr taxonů podrobněji popisují níže v kapitole 3.1.3. Modelové skupiny ptáků.

b. Typ využívaného území

Z relevantních studií jsem získala průměrné hodnoty velikostí využívaného území. Rozlišovala jsem, zdali jedná o:

- **hnízdni teritorium** – obhajované území v hnízdni sezóně.
- **celoroční teritorium** – obhajované území měřené během celého roku
- **celoroční domovský okrsek** – neobhajované území využívané ke všem aktivitám jedince, měřené v průběhu celého roku
- **hnízdni domovský okrsek** – neobhajované území využívané ke všem aktivitám jedince, měřené v hnízdni sezóně.

Ve všech případech jsem se zaměřila na údaje o dospělých jedincích a hnízdni párech - domovské okrsky či teritoria juvenilních jedinců a celých hejn ptáků jsem vyřadila.

Z důvodu časté nesystematičnosti používání termínu „teritorium“, především (i když ne výhradně) pak ve starších studiích, kdy autoři ne zcela jasně uvádějí, zdali sledovaní jedinci veškeré svoje aktivity omezují na obhajované území, a které je tedy zároveň domovským okrskem, tj. teritorium typu A dle Nice (1941), nebo jestli například získávají potravu mimo bráněné teritorium (teritorium typu B), nebylo v mnoha případech možné s naprostou jistotou určit konkrétní typ teritoria. Proto jsem se rozhodla pro účely analýz klasifikovat teritorium jako jakékoliv bráněné, nepřekrývající se území, bez ohledu na charakter zahrnovaných aktivit.

c. Počet měřených teritorií/domovských okrsků – „n“

d. Metoda sledování jedinců

Zaznamenávala jsem, zda byly pohyby jednotlivých ptáků zaznamenávány prostřednictvím klasických metod i) sledování značených (kroužkovaných) jedinců, ii) sledování zpívajících či jinak se projevujících teritoriálních samců, nebo iii) telemetrií. Jelikož se v samotných studiích někdy tyto metody vzájemně doplňují a autoři pracují s údaji získanými různými metodami dohromady, v analýzách jsem mezi hodnotami velikostí teritorií či domovských okrsků zjištěnými různými metodami sledování ptáků nerozlišovala a pracovala jsem s nimi souhrnně.

e. **Statistická metoda vymezení velikostí teritorií a domovských okrsků – „METODA“**

Jelikož naprostá většina dat popisujících velikosti teritorií a domovských okrsků ptáků je zpracovávána pomocí tradiční *minimum convex polygons (MCP)* a dále novější *fixed kernel (FKM)* metody, zaznamenávala jsem údaje získané pouze na jejich základě. Do analýz byla zahrnuta teritoria a home-range vymezená pouze pomocí **100% MCP** a **95% FKM**, a to právě kvůli relativně nejvyšší četnosti těchto dat.

f. **Velikost těla – „mass“ (g)**

Hodnoty průměrné velikosti, resp. hmotnosti těla jednotlivých druhů, jsem získala z databáze CRC Handbook of avian body masses (Dunning 2008). Pokud nebyla uvedena průměrná hodnota pro druh, vypočítala jsem ji pomocí průměrných velikostí těla samců a samic vážených počtem těchto samců a samic.

g. **Trofická úroveň – „TROFIE“**

Pro zjištění typu potravy evropských druhů ptáků jsem využila databázi handbook The Birds of the Western Palearctic (Cramp 2006), informace o potravě severoamerických druhů jsem získala na základě informací ze serveru The Birds of North America online (Poole 2005). Stanovení potravní úrovně naprosté většiny jihoamerických tropických druhů obsažené v mém datasouboru jsem převzala ze studií Terborgh et al. (1990) a Johnson et al. (2011), které byly mým zdrojem informací o velikostech teritorií těchto druhů.

U druhů, pro něž byly velikosti teritorií či domovských okrsků zaznamenávány během hnízdní sezóny, jsem trofickou úroveň stanovila na základě informací o potravě preferované během hnízdění. Pro data týkající se domovských okrsků využívaných během celého roku jsem využila záznamy o potravě, kterou dané druhy přijímají celoročně.

Zahrnuté druhy ptáků jsem tak dle druhu preferované potravy během daného období roku zařadila do následujících 4 kategorií:

- **karnivor** – druh živící se obratlovci
- **insektivor** – zcela dominantní potravu v daném období roku představuje hmyz, popřípadě další skupiny členovců
- **omnivor** – druh živící se v daném období dvěma a více různými typy potravy

- **granivor** – zrnožravý druh

h. Geografické souřadnice

Při určování geografických souřadnic jednotlivých studií, pokud nebyly autory explicitně uvedeny, jsem vycházela z přibližného středového bodu oblastí v pracích více či méně přesně popisovaných. Hodnoty zeměpisné šířky a délky jsem ze souřadnicového formátu převedla na desetinný tvar. V případě více navzájem si blízkých studijních ploch jsem operovala s průměrnými hodnotami zeměpisné šířky a délky.

i. Zeměpisná šířka - „latit“

Jedná se o proměnnou pro účely analýz převedenou do absolutních hodnot.

j. Environmentální proměnné

V novějších studiích bývají aspoň částečné informace o klimatu či nadmořské výšce studovaných lokalit obvykle uváděny, ve velké části mnou použitých prací však chybí. Abych údaje o těchto charakteristikách všech studovaných lokalit ve svém datovém souboru sjednotila, klimatické údaje pro dané studie jsem vyextrahovala z programu ArcMap pomocí globálních klimatických dat WorldClim (verze 10.2, ESRI). Prostřednictvím hodnot zeměpisné šířky a délky přibližného středového bodu jednotlivých studovaných lokalit jsem získala hodnoty průměrné nadmořské výšky a 4 klimatických charakteristik z období let 1950-2000 v rozlišení 2,5 arc-minut (tj. $4,65 \times 4,65 = 21,62 \text{ km}^2$ na rovníku), které jsou k dispozici v balících *alt* a *bioclim*.

Zahrnula jsem následujících 5 proměnných:

- **průměrná nadmořská výška** – „*altit*“ (m) – údaje o průměrné altitudě jednotlivých studovaných lokalit jsem se snažila získat přímo z daných prací, pokud v nich byla tato informace uvedena. Chybějící údaje jsem vyextrahovala z balíku *alt 2-5* v ArcMap.
- **průměrná roční teplota** – „*temper*“ (°C) - balík *bioclim 2-5_BIO1*.
- **průměrné roční srážky**– „*prec*“ (mm) - balík *bioclim 2-5_BIO12*.
- **srážková sezonalita** - „*prec.seas*“ - tj. kolísání srážek během roku vyjádřené jako koeficient variance. Balík *bioclim 2-5_BIO15*.
- **teplotní sezonalita** - „*temper.seas*“ - tj. kolísání teploty během roku vyjádřené jako 100 % hodnota směrodatné odchylky ($sd \cdot 100$). Balík *bioclim 2-5_BIO4*.

k. Základní typ habitatu – „*HABITAT*“

Prostředí jednotlivých zahrnutých studií jsem na základě vlastního posouzení největší podobnosti daného habitatu s jednotlivými kategoriemi velmi zjednodušeně klasifikovala jako:

- **les** - „*les*“ – jakákoliv lokalita se stromovým pokryvem,
- **grassland** – „*grass*“ – tj. savany, stepi, cerrado a podobné otevřené travinaté či křovinné plochy,
- **zemědělská krajina** – „*zem.kraj*“ – tj. krajina tvořená poli a farmami,
- **město** – „*mest*“
- **rozptýlená zeleň** – „*roz.zel*“ – souhrnné označení pro mozaikovitou krajinu, kde se například mísí více typů habitatů, bez významné převahy určitého z nich, a kterou proto nelze jednoduše zařadit do jiných kategorií.

3.1.3 Modelové skupiny ptáků

Během příprav datových souborů pro tuto práci bylo nutné zvolit taxony, které budou předmětem analýz, a vymežit kritéria, která umožní porovnání teritoriality a prostorových nároků jednotlivých druhů. Mými kritérii pro zařazení určitého řádu ptáků do studie byla monogamie jako zcela převažující typ rozmnožovacího systému mezi jednotlivými druhy, obhajoba klasických teritorií (tj. typu A a B) a samozřejmě také dostatečné množství dostupných dat o teritoriích a domovských okrscích.

Většina studií prostorové ekologie ptáků se pro jejich kosmopolitní rozšíření, druhovou bohatost a ekologický význam zabývá především pěvci (Passeriformes), kteří proto také představují většinu mého datového souboru. Obzvláště hojně jsou pak zastoupeni v oddílu teritorií typu A, do něhož jsem zařadila obsáhlá data ze studií ptačích společenstev v Amazonském deštném pralese (Terborgh et al. 1990, Robinson et al. 2000, Stouffer 2007, Johnson et al. 2011). Jelikož z „nepěvců“ jsou nejčastěji studováni dravci (Accipitriformes a Falconiformes), sovy (Strigiformes) a šplhavci (Piciformes), zahrnuji do své studie kromě pěvců i tyto řády; v datovém souboru vztahujícím se k teritoriím je zahrnuto navíc i několik druhů z tropického řádu trogoni (Trogoniformes). Tyto skupiny až na výjimky v podobě několika druhů dravců výše zmíněná kritéria pro výběr splňují.

Do studie jsem zahrnuji jen řády zastoupené minimálně 5 druhy splňujícími má kritéria.

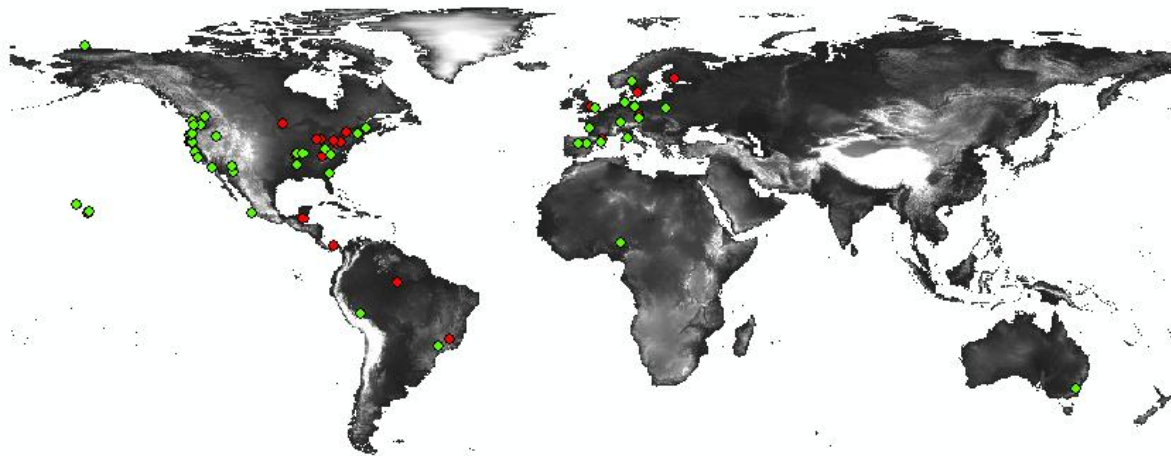
Pěvci (Passeriformes) - tato monofyletická skupina je s přibližně 5 900 druhy nejpočetnějším řádem ptáků a představuje více než polovinu všech ptačích druhů. Pěvci obývají rozmanitá prostředí celého světa a v průběhu evoluce se specializovali na využívání nejrůznějších typů potravních zdrojů – nejčastěji jsou insektivorní, granivorní, omnivorní či frugivorní/ nektarivorní/ polenivorní (především tropické druhy). Převažuje u nich dočasná monogamie (alespoň po dobu trvání jedné hnízdní sezóny). Všichni pěvci si staví hnízdo, mláďata jsou extrémně nidikolní a péči o ně obstarávají v různé míře oba rodiče.

Dravci (Accipitriformes) - kosmopolitně (kromě Antarktidy) rozšířená skupina denních ptáků, kteří jsou smysly i letovými schopnostmi dokonale přizpůsobeni k lovu živočišné kořisti. Převažuje monogamie, která je velice často celoživotní, mláďata jsou nidikolní a pečují o ně oba členové páru. Zahrnuje tři čeledi: jestřábovitě (Accipitridae), orlovcovitě (Pandionidae) a hadilovovitě (Sagittariidae), z nichž pouze první z vyjmenovaných čeledí jsem zařadila do svého datasouboru.

Sovy (Strigiformes) - fylogeneticky kompaktní řád nočních dravých ptáků žijících se především obratlovci. Zahrnuje více než 200 druhů a jeho zástupci se vyskytují kosmopolitně, s výjimkou Antarktidy a velmi odlehlých ostrovů. Sovy jsou většinou trvale monogamní ptáci s nidikolními mláďaty, o něž pečují oba rodiče. Jsou rozlišovány dvě čeledi – puštíkovití (Strigidae) a méně početní sovovití (Tytonidae). S ohledem na studovanost teritorií nebo domovských okrsků druhů tohoto řádu jsem zahrnula pouze čeleď Strigidae.

Šplhavci (Piciformes) – skupina více než 400 druhů většinou stromových ptáků hnízdících v dutinách a vyskytujících se v lesnatých oblastech po celém světě kromě Austrálie, Oceánie a Madagaskaru. Šplhavci jsou převážně hmyzožravci (tukani a vousáci se však živí převážně plody) rodící extrémně nidikolní mláďata, přičemž rodičovskou péči zajišťují oba rodiče žijící v monogamii. Do analýz jsem zahrnula zástupce z čeledi datlovitých (Picidae), leskvcovitých (Galbulidae), lenivkovitých (Bucconidae) a vousákovitých (Capitonidae).

Trogoni (Trogoniformes) - trogoni jsou řád o jediné čeledi Trogonidae zahrnující asi 40 druhů vyskytujících se v tropech celého světa, přičemž jejich největší diverzita je v Neotropické oblasti. Jsou to pestrobarevní ptáci z tropických deštných pralesů, živí se hmyzem a plody a hnízdí v dutinách stromů. Stejně jako většina tropických ptáků jsou trogoni monogamní a celoročně teritoriální. Mláďata jsou nidikolní a pečují o ně oba rodiče.



Obr. 3.1: Mapa světa s vyznačenými pozicemi jednotlivých lokalit, kde byly studovány hnízdní domovské okrsky ptáků (zelené body) a hnízdní teritoria (červené body) zahrnuté do této práce.

3.2 Úprava a zpracování dat

Během sběru dat či po jeho dokončení bylo potřeba sjednotit formát těchto dat pro účely analýz. Údaje obsažené v datascouboru I, popisující teritoria českých pěvců na lokalitách Karlštejn, Klánovice, Třeboň a Křivoklát, jsem sjednotila převedením ploch teritorií z km² či m² na hektary. Ve vnitrodruhových i mezidruhových analýzách operujících s tímto souborem jsem desetinná místa v hodnotách dat snížila a zaokrouhlila na čtyři. Tím jsem provedla zjednodušení hodnot při současném zachování jejich velké přesnosti. Pro účely mezidruhové analýzy jsem pracovala s průměrnými hodnotami pro druh na jednotlivých lokalitách.

Data shromážděná z dostupné literatury bylo stejně jako u předchozího souboru nutné sjednotit taktéž převedením jednotek některých údajů na hektary. V případě tohoto datasetu jsem se však spokojila se zaokrouhlením na dvě desetinná místa, neboť větší rozlišení nebylo většinou ve zdrojových studiích k dispozici. Pro potřeby mezidruhového srovnání velikostí teritorií těchto českých pěvců jsem pracovala s geometrickým průměrem těchto velikostí jednotlivých druhů. Průměrné hodnoty velikostí hnízdních teritorií 42 pěvců na jednotlivých lokalitách z datascouboru I jsem nakonec spojila s daty o teritoriích v mém datascouboru II, získanými rešerší literatury. V tomto případě jsem pro sjednocení s daty uváděnými v literatuře použila aritmetický průměr velikostí teritorií.

Je zde potřeba podotknout, že v analýzách pracujících se zeměpisnou šířkou a různými charakteristikami prostředí představovala hlavní jednotku *populace*, nikoliv druh. Pokud bych totiž operovala s průměrnými hodnotami velikostí teritorií nebo domovských okrsků, musela bych zároveň zprůměrovat výše zmíněné charakteristiky prostředí včetně zeměpisné šířky. Tím bych zcela jistě zastřela specifické atributy různých lokalit, a zamezila bych tak možnosti zkoumání velikostí využívaného území v závislosti na konkrétních podmínkách. V souboru s 257 populacemi docházelo poměrně často k zastoupení stejného druhu na více lokalitách, především z důvodu zahrnutí studií Terborgh et al. 1990 a Johnson et al. 2011, které porovnávaly do velké míry stejné druhy mezi dvěma lokalitami v Amazonii. Dále docházelo k opakování druhů pěvců na českých lokalitách z datasouboru I. V případě domovských okrsků docházelo k překryvu druhů jen v několika málo případech. Pokud byla velikost domovského okrsku pro určitý druh v rámci jedné studie a/nebo lokality vymezena oběma zohledňovanými metodami (95% FKM a 100% MCP), vybrala jsem náhodně pouze jeden z údajů o velikosti plochy.

V této práci jsem operovala pouze s údaji o teritoriích a domovských okrscích ptáků během hnízdní sezóny, a to z důvodu nedostatečného množství záznamů o celoročních domovských okrscích (n= 26) a z důvodu téměř uniformního charakteru vzorku celoročních teritorií (n= 46) co do studovaného prostředí, neboť naprostá většina záznamů byla získána pouze z jedné studie a jedné lokality (Robinson et al. 2000).

Ve všech analýzách jsem pracovala se zlogaritmovanými hodnotami velikostí domovských okrsků či teritorií (*plocha.log*) i velikostí těla (*mass.log*), což značí koncovka *.log* u původních zkratk těchto proměnných. V této práci byl použit výhradně dekadický logaritmus.

3.3 Metodika

Získaná data byla zpracovávána v programu MS Excel 2007 a analyzována byla pomocí statistického softwaru R (R Development Core Team, 2011, version 2.12.2), ve zcela okrajové míře taktéž v MS Excel 2007.

3.3.1 Frekvenční rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků

Tato kapitola, společně s kapitolou 3.2.2, představuje především popisnou část mé diplomové práce. Jejím cílem je nahlédnout povahu distribuce velikostí teritorií či domovských okrsků na vnitrodruhové i mezidruhové škále.

Pro zjištění charakteru rozložení dat jsem v programu R vytvořila histogramy četnosti a v menší míře rovněž rankitové (normal Q-Q) grafy, které porovnávají distribuci pozorovaných hodnot s normálním rozdělením. V případě vnitrodruhového rozložení jsem dále zaznamenávala tyto 4 charakteristiky distribuce dat:

- **Průměr (mean)** – střední hodnota pozorování.
- **Směrodatná odchylka (sd)** – kvadratický průměr odchylek hodnot pozorování od jejich průměru; též ji lze definovat jako odmocninu z rozptylu.
- **Koeficient variance (cv)** představuje relativní míru variability, a je tedy vhodný pro srovnávání souborů s různými průměry. Definuje se jako podíl směrodatné odchylky a absolutní hodnoty střední hodnoty a je často uváděn v procentech (tedy vynásobený 100).
- **Koeficient šikmosti (skewness, γ_1)** je popisná statistika určující směr asymetrie rozložení zkoumané proměnné, a tedy míru odlišnosti tohoto rozložení od normální distribuce dat, jejíž šikmost je nulová ($\gamma_1 = 0$). Koeficient $\gamma_1 > 0$ značí sešikmení zprava, kdy se většina hodnot nachází pod průměrem, a naopak záporná šikmost $\gamma_1 < 0$ znamená, že většina dat leží nad průměrnou hodnotou (Hendl 2009).

Grafy i charakteristiky rozložení byly vytvořeny pro plochu teritorií či domovských okrsků na logaritmické škále s použitím dekadického logaritmu.

3.3.1.1 Vnitrodruhové rozložení

Teritoria

Pro popis vnitrodruhového rozložení velikostí teritorií byly použity druhy pěvců z dataseboru I s počtem jedinců $n \geq 20$, neboť posuzování menšího vzorku by bylo s největší pravděpodobností problematické a nevypovídající. Rozložení jsem zobrazila pro každou lokalitu zvlášť, abych zohlednila možné rozdíly mezi nimi, například z hlediska úživnosti prostředí či populačních hustot.

Domovské okrsky

Pro potřeby zobrazení rozložení dat jsem shromažďovala údaje o velikosti domovských okrsků i uvnitř druhů. Snažila jsem nalézt studie s informacemi o velikostech home range minimálně 20 jedinců, navíc v rámci jednoho typu domovského okrsku (hnízdni/celoroční) a jedné statistické metody vyměřování okrsku, tedy buď 95% FKM, a nebo 100% MCP. Z důvodu nedostatku takových dat uvádím pro ilustraci pouze rozložení velikostí domovských okrsků puštíka západního (*Strix occidentalis*, $n=49$).

3.3.1.2 Mezidruhové rozložení

Teritoria

Stejně jako u vnitrodruhového rozložení jsem se snažila respektovat potenciální odlišnosti mezi lokalitami i v případě zkoumání mezidruhové variability. V rámci něho jsem operovala s průměrnými hodnotami velikostí teritorií jednotlivých druhů s množstvím jedinců $n \geq 5$. Na Křivoklátsku a na Třeboňsku jsem vynesla histogramy a charakteristiky rozložení pro 29, resp. 31 druhů, v případě lokalit Karlštejnsko a Klánovický les jsem rozložení zobrazila i navzdory tomu, že jsem si byla vědoma problematicky nízkého množství zahrnutých druhů (Karlštejnsko $n=12$, Klánovický les $n=14$). Dále jsem nahlédla i charakter distribuce velikostí hnízdních teritorií v rámci dataseboru II, napříč všemi druhy ($n=171$).

Kromě výše uvedeného jsem se podívala na rozložení velikostí všech jedinců všech druhů na jednotlivých lokalitách. Nejedná se o mezidruhové ani o vnitrodruhové rozložení, spíše jej můžeme považovat za rozložení velikostí teritorií jedinců ve společenstvu.

Domovské okrsky

Na mezidruhové úrovni jsem vynesla zvlášť velikosti hnízdních domovských okrsků vyměřené pomocí 95% FKM (n= 32) a 100% MCP (n=34), které se mi podařilo shromáždit v rámci datasouboru II z dostupné literatury.

3.3.2 Univerzálnost rozložení velikostí teritorií

Abych mohla ověřit hypotézu, že vnitrodruhové rozložení velikostí teritorií je univerzální a nezávislé na jejich průměrné velikosti, vytvořila jsem akumulární křivky, které umožňují snadnější porovnání vnitrodruhových distribucí velikostí teritorií.

Proti pořadí jednotlivých teritorií v rámci druhu od největších po nejmenší jsem vynesla velikosti těchto teritorií standardizované průměrnou velikostí teritorií daného druhu na dané lokalitě. Pro názornější vizualizaci trendu jsem vybrala tři nejhojnější druhy, konkrétně pěnkavu obecnou (*Fringilla coelebs*), pěnici černošavlou (*Sylvia atricapilla*) a budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*), a pro každý druh zvlášť jsem vynesla akumulární křivky distribuce jejich standardizovaných velikostí teritorií na jednotlivých čtyřech lokalitách. Nakonec jsem těchto 12 křivek zobrazila v jednom společném grafu.

3.3.3 Druhov specificita velikostí teritorií a domovských okrsků

Hypotézu druhové specificity velikostí teritorií a domovských okrsků ptáků jsem ověřovala pomocí analýzy variance ANOVA primárně s jedním hlavním vysvětlujícím faktorem, kterým je druh (*DRUH*). Tento model jsem však následně rozšířila o další faktory (viz níže). Analyzovala jsem zvlášť hnízdní teritoria českých pěvců z datasouboru I (n=35 druhů) a hnízdní domovské okrsky druhů z datasouboru II (n= 10 druhů).

V obou případech jsem zahrnula pouze ty druhy, kde jsem měla k dispozici údaje o velikostech využívaného území minimálně od pěti jedinců. Analýzy pro datasoubor I jsem provedla pro všechny druhy s dostatečným počtem záznamů v rámci každé lokality a následně i pro 10 druhů sdílených na všech čtyřech lokalitách. Tyto lokality jsem v modelu zohlednila přidáním dalšího vysvětlujícího faktoru *LOK*. V analýze hnízdních domovských okrsků z datasouboru II jsem nerozlišovala lokality výskytu daných jedinců ani žádné environmentální proměnné, ale zohlednila jsem navíc dvě rozdílné metody použité ke stanovení jejich velikostí (95% FKM a 100% MCP) jako další vysvětlující faktor *METODA*.

3.3.4 Vztah velikosti teritorií/domovských okrsků a faktorů prostředí

Pomocí analýzy kovariance ANCOVA v rámci obecného lineárního modelu *lm* jsem analyzovala čistý vliv jednotlivých proměnných prostředí, konkrétně zeměpisné šířky (*latit*), namořské výšky (*altit*), průměrné roční teploty (*temper*), průměrných ročních srážek (*prec*), teplotní (*temper.seas*) a srážkové sezonality (*prec.seas*) a základního typu prostředí (*HABITAT*) na velikosti teritorií a domovských okrsků. Do modelu jsem však kvůli jejich velikému očekávanému vlivu zařadila také velikost těla (*mass*) a trofickou úroveň studovaných ptáků (*TROFIE*).

Abych v lineárním modelu specifikovala log-normální rozložení vysvětlované proměnné, tedy velikosti teritoria či domovského okrsku, provedla jsem její logaritmickou transformaci, čímž jsem stabilizovala rozptyl těchto dat. Stejně tak jsem naložila i s průměrnou velikostí těla, neboť i velikost těla je veličina s log-normálním charakterem, a tedy s heterogenním rozptylem. Zkratky zlogaritmovaných proměnných mají koncovku *.log*.

Analýzu jsem aplikovala zvlášť na dva soubory dat s dostatečným počtem populací. Prvním z nich jsou domovské okrsky ($n = 50$) studované během hnízdní sezóny. Jelikož byly k jejich vymezení použity dvě různé statistické metody – 100% MCP a 95% FKM, které, jak jsem popsala v kapitole 2.4, přinášejí ve velké části případů odlišné výsledky, zohlednila jsem typ metody rozšířením modelu o vysvětlující faktor *METODA*. Druhý analyzovaný dataset představují hnízdní teritoria, tedy všechna obhajovaná území, vyměřovaná pomocí metody nejmenších polygonů (100% MCP) v hnízdní sezóně ($n = 257$).

V první části analýzy jsem zanalyzovala samotný vliv velikosti těla a trofické úrovně na velikosti teritorií a domovských okrsků, abych mohla porovnat výstupy analýz mých dat s dosavadními znalostmi tohoto vztahu.

V další části analýz jsem vytvořila již komplexnější model obsahující hlavní efekty všech vysvětlujících proměnných. Kromě velikosti těla (*mass.log*) a typu potravy (*TROFIE*) jsem tedy zahrнула zeměpisnou šířku (*latit*), nadmořskou výšku (*altit*), průměrnou roční teplotu (*temper*), průměrné roční srážky (*prec*), teplotní (*temper.seas*) a srážkovou sezonalitu (*prec.seas*) a typ habitatu (*HABITAT*). V případě datasetu hnízdních domovských okrsků jsem navíc do modelu přidala i vliv metody, prostřednictvím faktoru *METODA*.

Předpokládala jsem, že mezi některými z faktorů prostředí, jmenovitě mezi zeměpisnou šířkou (*latit*), průměrnou roční teplotou (*temper*), průměrným ročním úhrnem srážek (*prec*), teplotní (*temper.seas*) a srážkovou (*prec.seas*) sezonalitou a nadmořskou výškou (*altit*) bude existovat silná korelace. Abych charakter této možné korelace specifikovala a mohla se jí v analýzách vyhnout, bylo nutné provést vhodnou ordinační analýzu, na základě které bych původních 6 proměnných nahradila výslednými ortogonálními, tedy navzájem nekorelovanými osami, a snížila tak i množství budoucích vysvětlujících proměnných v následných modelech. Proměnné s výrazně nenormálním rozložením hodnot jsem transformovala pomocí zlogaritmování, případně odmocnění, pokud logaritmická transformace měla již příliš silný vliv. Takto transformované proměnné jsou označeny předponou *log*. či *sqr*t. Na základě výsledků analýzy PCA jsem původní spojité environmentální proměnné nahradila příslušnými třemi ortogonálními osami, které pak v lineárním modelu suplovaly původních 6 vysvětlujících charakteristik prostředí.

Z vytvořeného lineárního modelu jsem postupně odstraňovala vysvětlující proměnné na nízké hladině významnosti, tj. s p-hodnotou větší než 0.05. Postupovala jsem tak až do okamžiku, kdy došlo ke zvýšení hodnoty AIC (Akaikeho informačního kritéria), které značí nižší kvalitu jednoduššího modelu oproti předchozímu složitějšímu (Pekár & Brabec 2009). Dle výsledné ANOVA tabulky jsem získala dílčí vlivy jednotlivých prediktorů vyjádřené prostřednictvím F-statistik a jejich p-hodnot.

Abych nahlédla čisté vlivy jednotlivých zahrnutých proměnných, z konečného signifikantního modelu jsem odebírala jednotlivé proměnné a z tohoto zjednodušeného modelu jsem extrahovala residua, která jsem následně v lineárním regresním modelu vztáhla proti odstraněné proměnné. Tímto způsobem jsem zanalyzovala závislost velikosti domovských okrsků či teritorií na dané proměnné po odfiltrování vlivů všech ostatních proměnných. Zaznamenávala jsem p-hodnoty a hodnoty koeficientu determinace R^2 , který vyjadřuje množství variability závislé proměnné vysvětlené daným prediktorem.

4 Výsledky

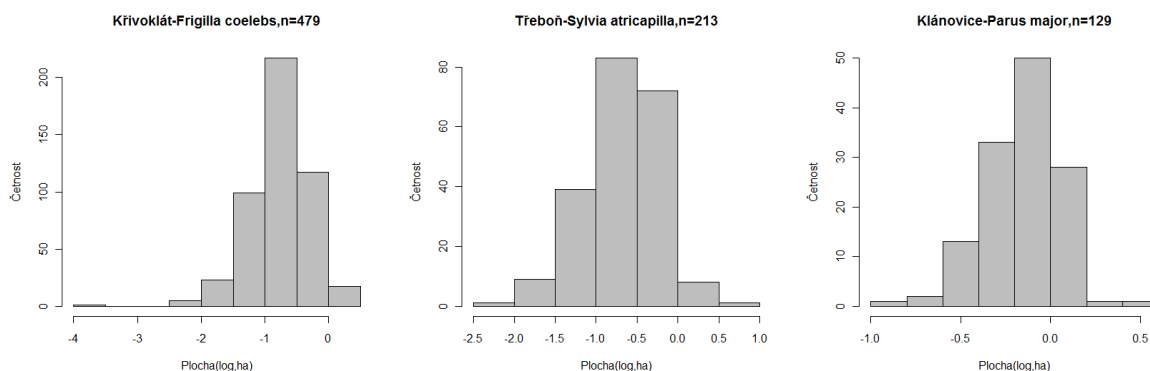
4.1 Charakter rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků

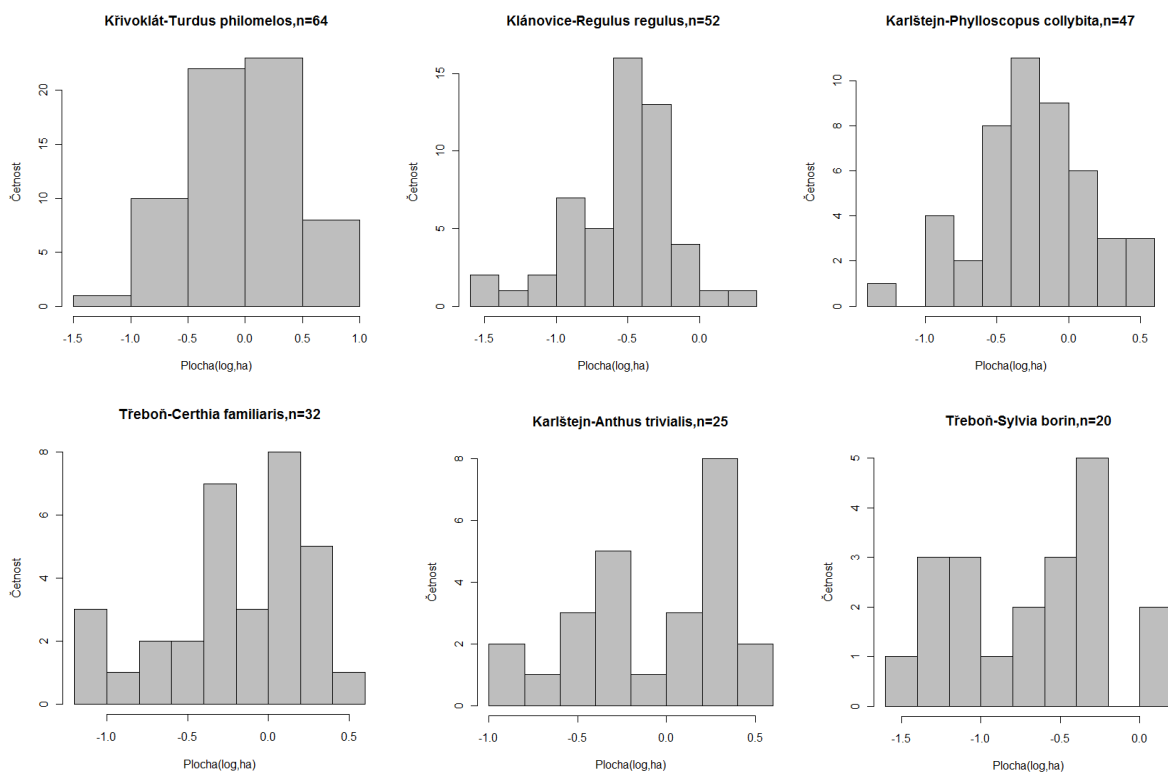
4.1.1 Vnitrodruhové rozložení

Teritoria

Popisná analýza velikostí teritorií českých pěvců z datascouboru I pomocí histogramů a číselných charakteristik rozložení potvrdila jednu ze vstupních hypotéz, že velikosti teritorií mají na vnitrodruhové úrovni přibližně log-normální charakter, ačkoliv z grafů stejně jako ze záporných koeficientů šikmosti (*skewness*) zlogaritmovaných hodnot velikostí teritorií je patrné, že u všech druhů jsou distribuce velikostí více či méně zleva sešikmené. Histogramy zlogaritmovaných hodnot velikostí teritorií i souhrnné tabulky charakteristik rozložení pro jednotlivé druhy na každé z lokalit uvádím v kapitole Přílohy.

Toto rozložení se však zdá být ovlivněno velikostí vzorku. Patrný přibližně log-normální charakter totiž získává v případě většího počtu hodnot, jak ilustrují histogramy distribuce logaritmu velikostí teritorií pro nejpočetnější druhy, jako jsou pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) či například sýkora koňadra (*Parus major*). U relativně vzácnějších druhů, jako kupříkladu u šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*), lindušky lesní (*Anthus trivialis*) či pěnice slavíkové (*Sylvia borin*), se se zhruba 30 a méně záznamy již relativně hladký průběh histogramů a přibližná podobnost zlogaritmovaných velikostí s gaussovským rozdělením ztrácí (Obr.4.1). Ve všech případech však přetrvává negativní šikmost (viz Přílohy1).

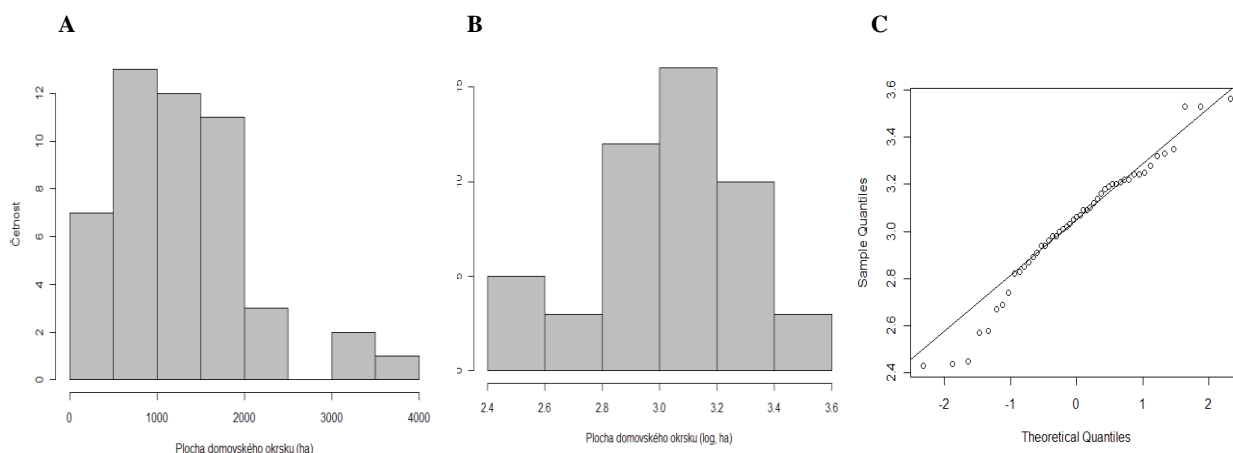




Obr. 4.1: Histogramy rozložení zlogaritmovaných velikostí teritorií pro vybrané druhy na různých lokalitách, seřazené sestupně dle množství záznamů.

Domovské okrsky

Z rankitového grafu na Obr. 4.2 je patrné, že rozložení zlogaritmovaných velikostí hnízdních domovských okrsků puštíka západního (*Strix occidentalis*, $n=49$) se rozložení normálnímu podobá pouze ve střední oblasti hodnot. Na obou koncích křivky jsou již odchylky od normality vysoké.

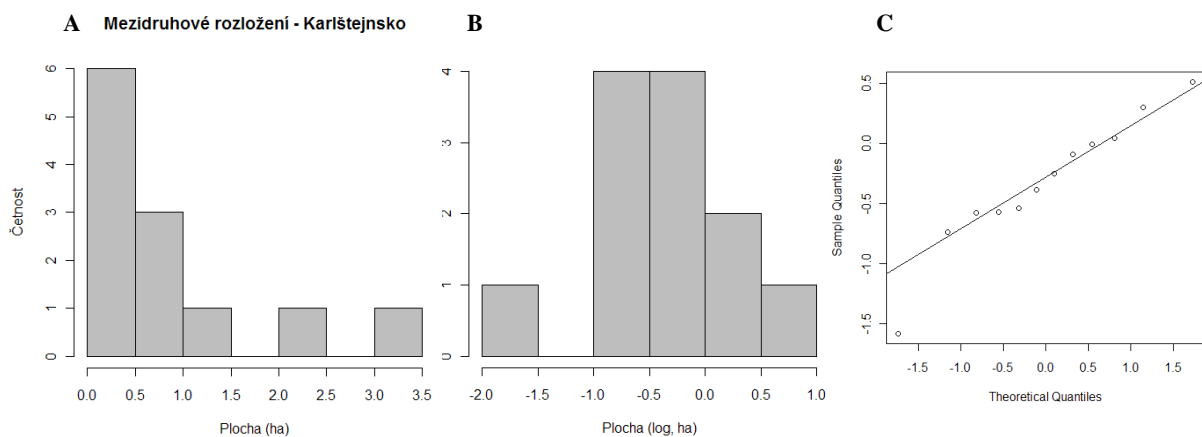


Obr. 4.2: Histogramy rozložení velikostí domovských okrsků puštíka západního (*Strix occidentalis*, $n=49$).

4.1.2 Mezidruhové rozložení

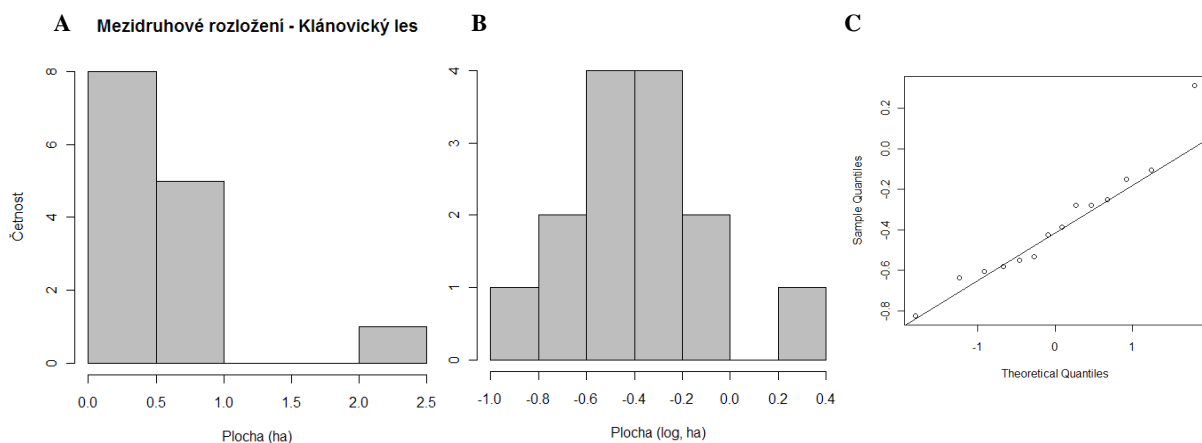
Teritoria

Po vynesení zprůměrovaných hodnot velikostí teritorií pro jednotlivé druhy můžeme na obr. 4.3 - 4.6 pozorovat, že stejně jako v případě vnitrodruhového srovnání je na každé lokalitě nejvíce těch nejmenších teritorií (Obr. 4.3A - 4.6A). Po logaritmické transformaci hodnot dostáváme přibližně normální distribuci, což víceméně potvrzují i rankitové grafy. Pro hladší průběh sloupců histogramů by však bylo zapotřebí většího datového vzorku.



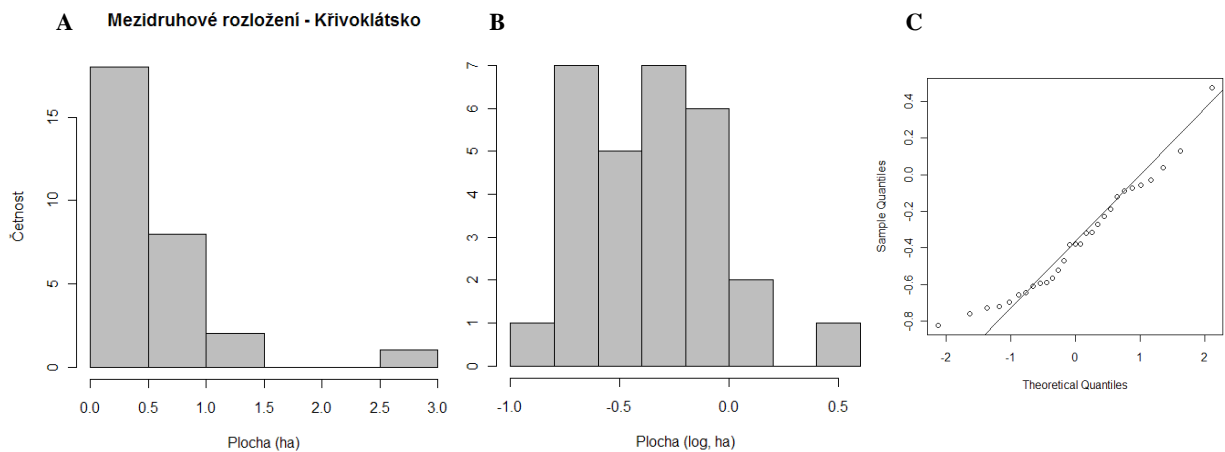
Obr. 4.3: Mezidruhové rozložení velikostí teritorií na Karlštejnsku $n=12$.

A. Histogram geometrických průměrů, **B.** histogram a **C.** rankitový graf zlogaritmovaných průměrů velikostí teritorií.



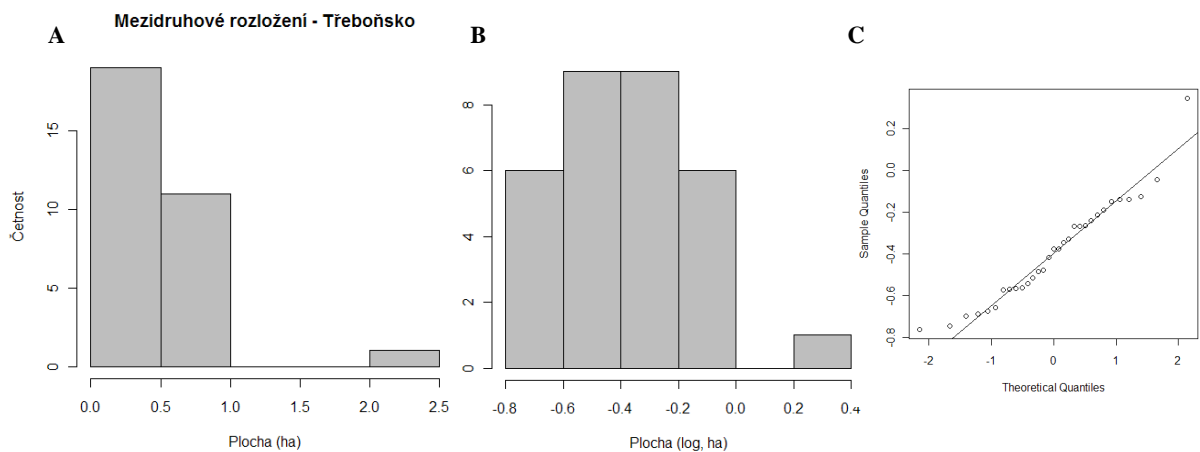
Obr. 4.4: Mezidruhové rozložení velikostí teritorií v Klánovickém lese, $n=12$.

A. Histogram geometrických průměrů, **B.** histogram a **C.** rankitový graf zlogaritmovaných průměrů velikostí teritorií.



Obr. 4.5: Mezidruhové rozložení velikostí teritorií na Křivoklátsku, $n=29$.

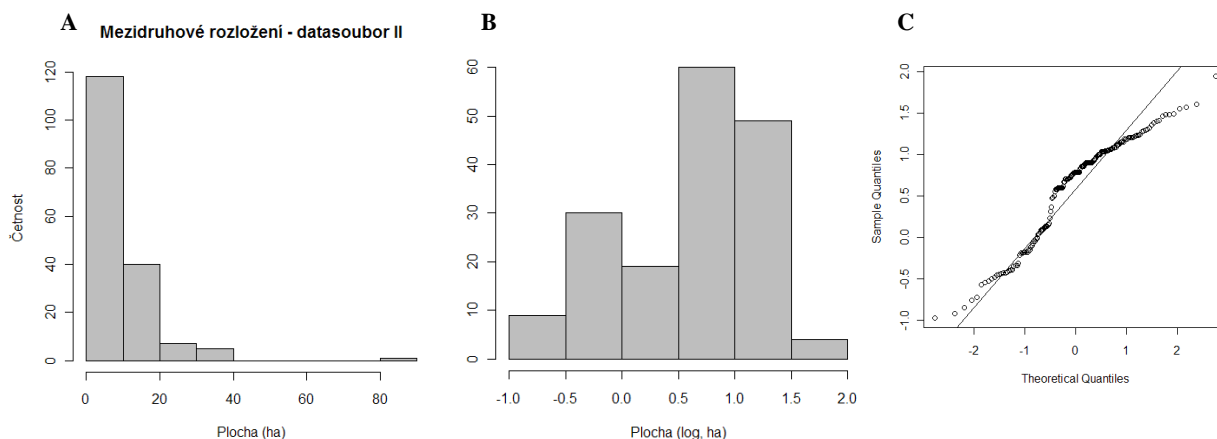
A. Histogram geometrických průměrů, **B.** histogram a **C.** rankitový graf zlogaritmovaných průměrů velikostí teritorií.



Obr. 4.6: Mezidruhové rozložení velikostí teritorií na Třeboňsku, $n=31$.

A. Histogram geometrických průměrů, **B.** histogram a **C.** rankitový graf zlogaritmovaných průměrů velikostí teritorií.

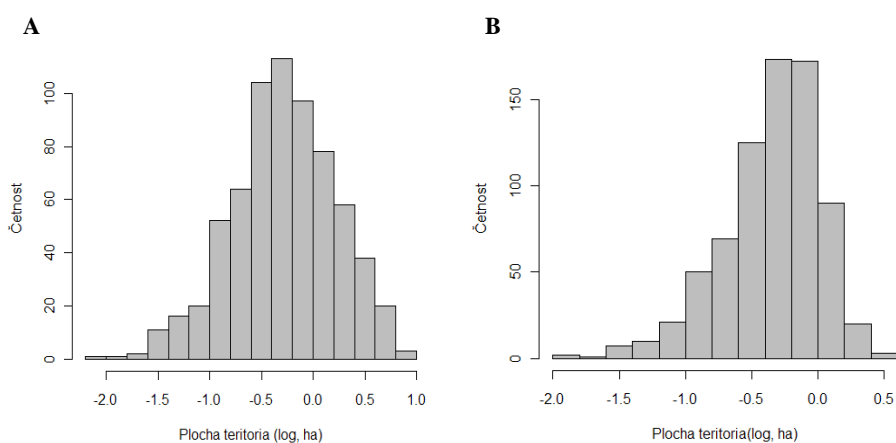
Přibližnou log-normální distribuci velikostí teritorií jsem pozorovala i v rámci datasouboru II napříč druhy a nejrůznějšími lokalitami. Ačkoliv rozložení aritmetických hodnot je typicky zprava sešikmené, histogram zlogaritmovaných hodnot a především pak rankitový graf nemají zcela ideální „gaussovský“ průběh. Z histogramu na obr. 4.7B je vidět nad očekávání více velkých teritorií. Určitou roli by mohl hrát fakt, že velikosti teritorií byly získány napříč nejrůznějšími prostředními.



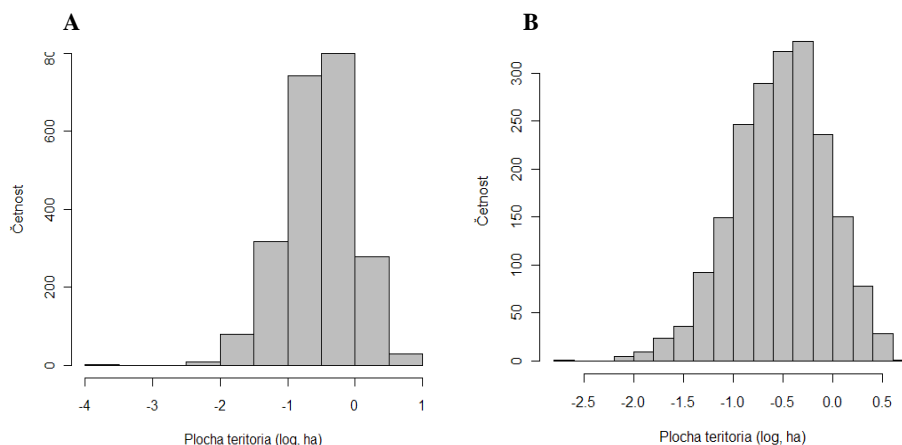
Obr. 4.7: Mezidruhové rozložení velikostí hnízdních teritorií z datascouboru II, $n=171$.

A. Histogram aritmetických průměrů, **B.** histogram a **C.** rankitový graf zlogaritmovaných průměrů velikostí teritorií.

Po odhlédnutí od čistě vnitrodruhového či mezidruhového měřítka a po vynesení logaritmů velikostí jednotlivých teritorií všech jedinců bez rozlišení druhů se v rámci lokalit objevuje zřetelná symetrie rozložení velikostí teritorií blížíci se normálnímu (Obr. 4.8 a 4.9). Je tedy patrné, že log-normální distribuci mají i teritoria na úrovni společenstva.



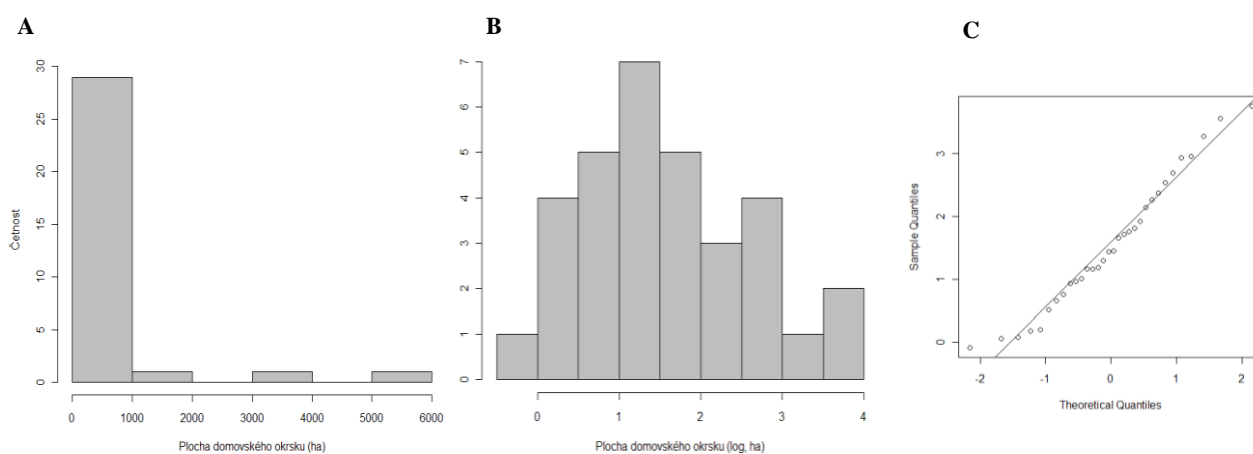
Obr. 4.8: Histogramy rozložení zlogaritmovaných velikostí jednotlivých teritorií bez ohledu na druh na jednotlivých lokalitách **A.** Karlštejsko ($n=678$) a **B.** Klánovický les ($n=743$).



Obr. 4.9: Histogramy rozložení zlogaritmovaných velikostí jednotlivých teritorií bez ohledu na druh na lokalitách **A.** Křivoklátsko (n=2262) a **B.** Třeboňsko (n=1998).

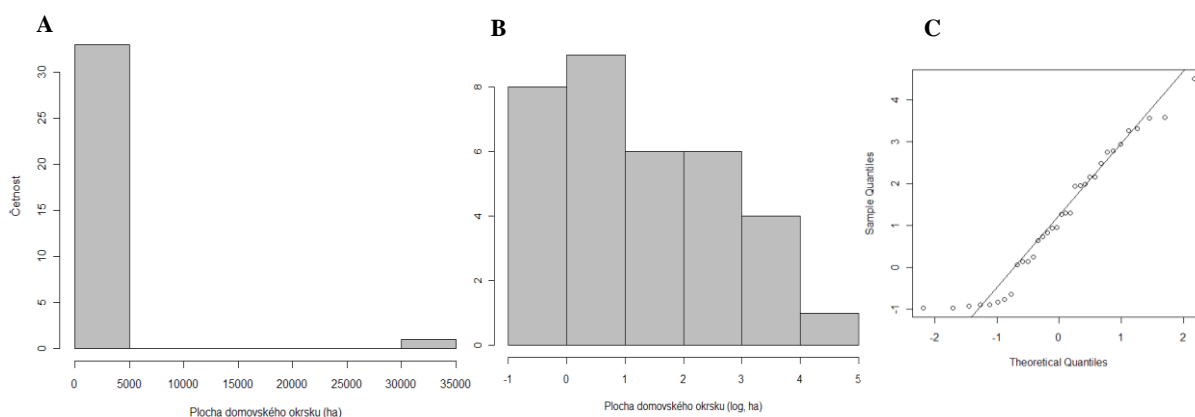
Domovské okrsky

Z histogramů velikostí hnízdních domovských okrsků shromážděných na základě dostupné literatury lze stejně jako v případě teritorií vyvozovat, že nejvíce druhů v mých datech (datasoubor II) vlastní domovské okrsky nejmenších velikostí, a data tedy mají přibližně log-normální charakter. Histogram a především rankitový graf zlogaritmovaných hodnot velikostí měřených metodou 95% FKM (Obr. 4.10) ukazují, že toto rozložení se normální distribuci podobá, trochu méně zřetelná je tato patrnost u domovských okrsků měřených 100% MCP (Obr. 4.11).



Obr. 4.10: Mezi druhové rozložení velikostí domovských okrsků z datasouboru II, n= 32.

A. Histogram aritmetických průměrů, **B.** histogram a **C.** rankitový graf zlogaritmovaných průměrů hodnot velikostí domovských okrsků vymezených metodou 95% FKM.



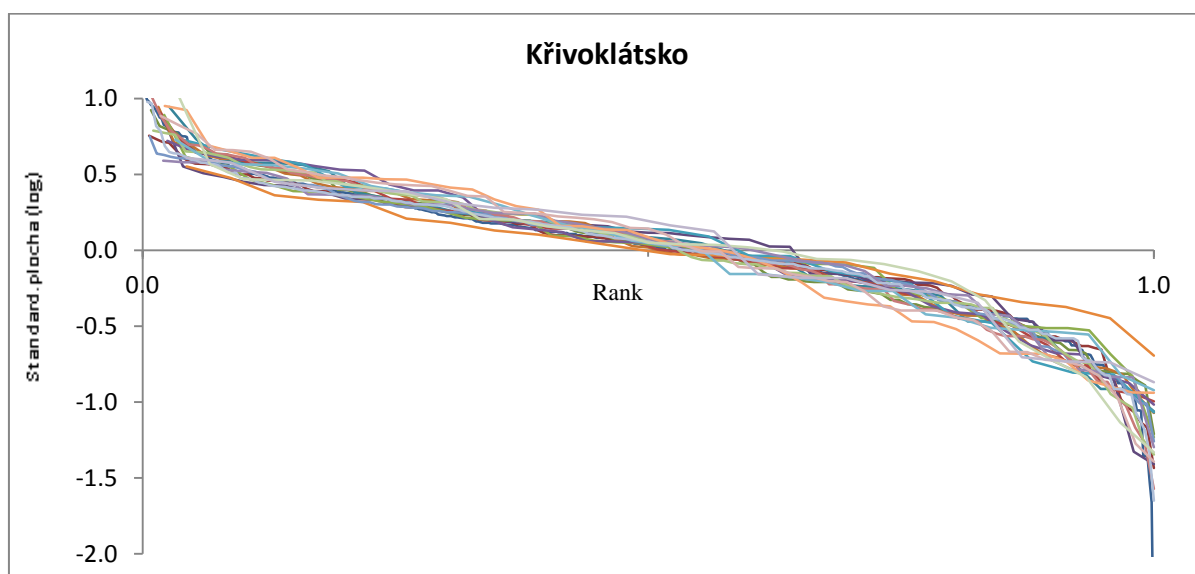
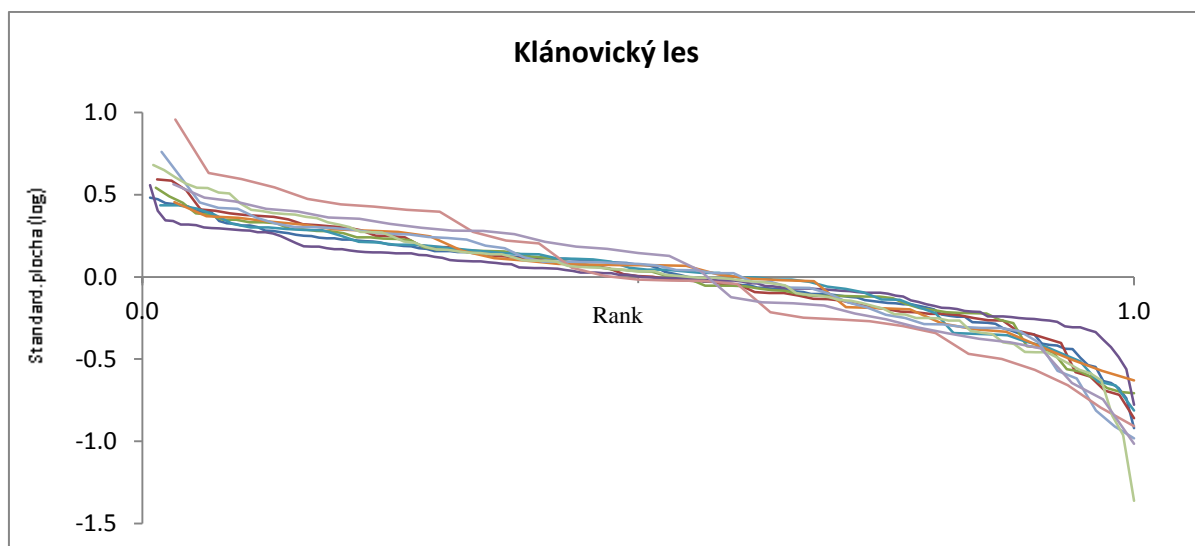
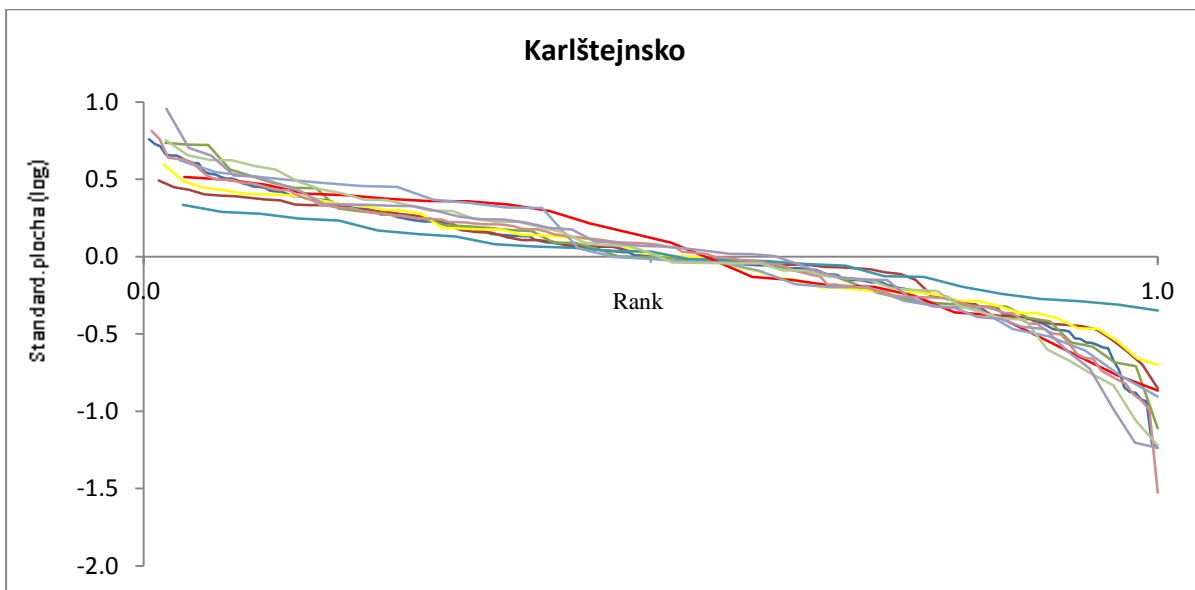
Obr. 4.11: Mezidruhové rozložení velikostí domovských okrsků z dataseboru II, $n = 34$.

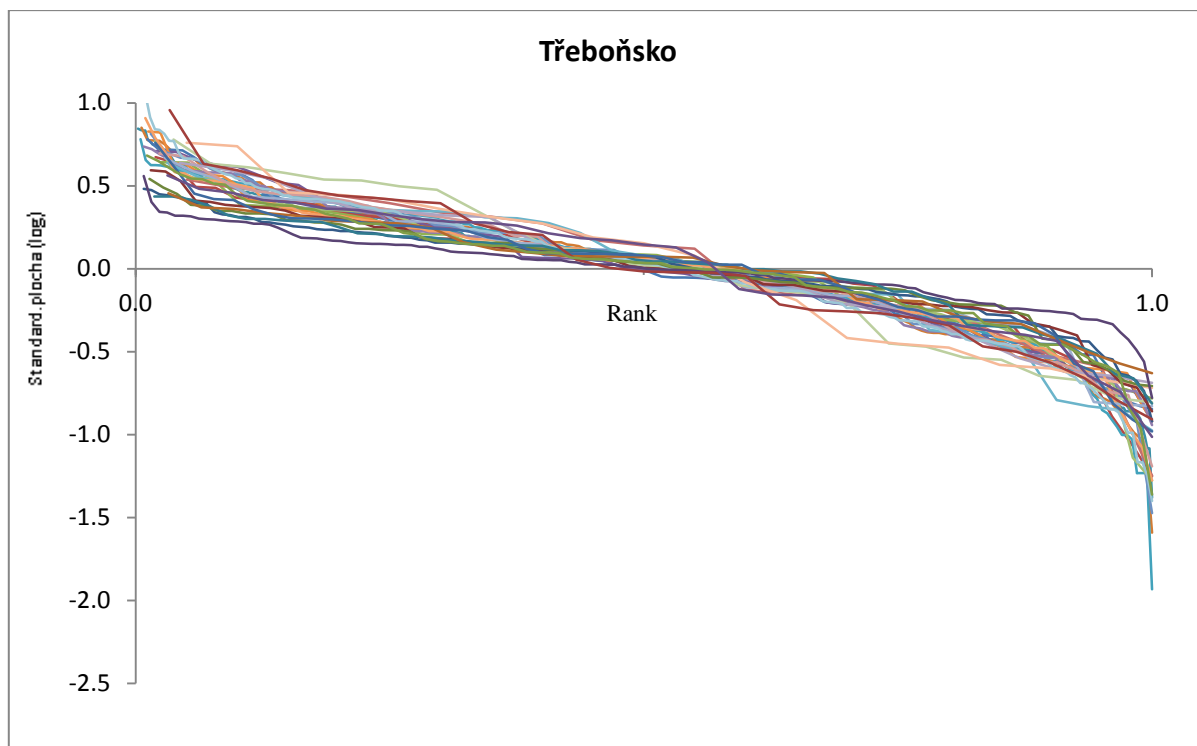
A. Histogram aritmetických průměrů, **B.** histogram a **C.** rankitový graf zlogaritmovaných průměrů hodnot velikostí domovských okrsků vymezených metodou 100% MCP.

4.2 Univerzálnost rozložení velikostí teritorií

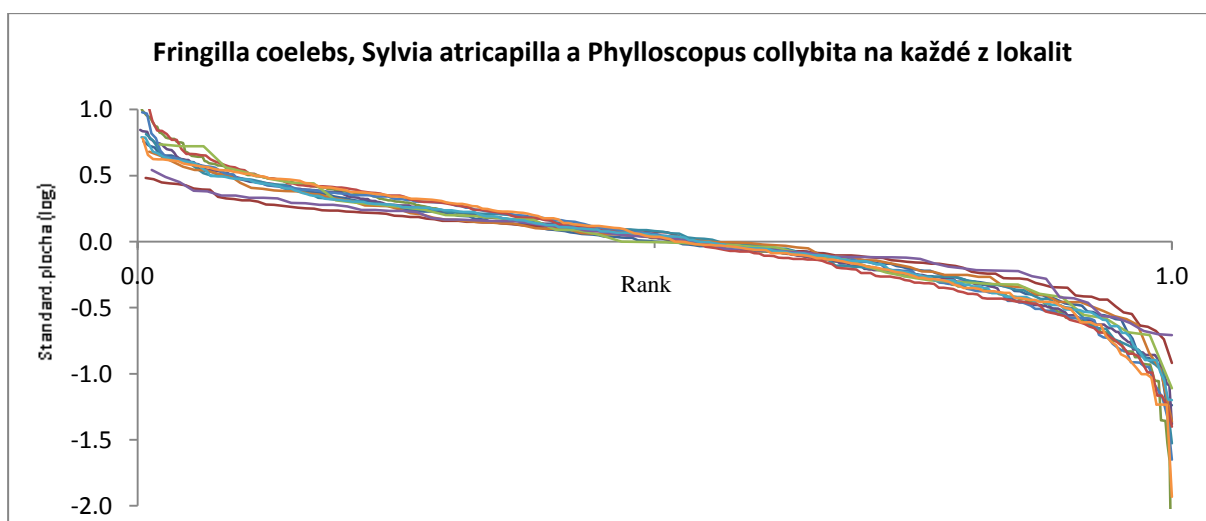
Vytvořila jsem 4 grafy, z nichž každý reprezentuje jednu z lokalit, a v rámci nich jsem vynesla akumulční křivky pro jednotlivé druhy s $n \geq 20$ z dataseboru I. Na ose x je vyneseno sestupně pořadí teritorií standardizované celkovým počtem jedinců daného druhu na dané lokalitě. Tím jsem vytvořila proměnnou *Rank* s hodnotami od 0 do 1, kde 0 představuje jedince obhajující největší teritorium. Na osu y jsem vynesla zlogaritmovanou standardizovanou velikost teritorií (Standard.plocha), tj. podíl velikostí jednotlivých teritorií a jejich průměrné velikosti pro každý druh na každé lokalitě.

Akumulční křivky umožňují porovnat vnitrodruhové rozložení velikostí teritorií bez ohledu na jejich průměrnou velikost. V případě naprostého překryvu by byla jednotlivá rozložení totožná. I když některé mnou vnesené křivky mají tendenci se zejména na okraji záporné oblasti, tedy v oblasti nejmenších teritorií, od sebe vzdalovat, pokles akumulčních křivek, jinými slovy pokles velikostí teritorií standardizovaných jejich průměrem, má ve všech případech velmi podobný průběh. Podobný sigmoidální charakter křivek je patrný jak při porovnání všech druhů v rámci jednotlivých lokalit (Obr. 4.12), tak i při porovnání lokalit pro nejhojnější druhy (Obr. 4.13 a 4.14), v jejichž případě jsou křivky téměř totožné.

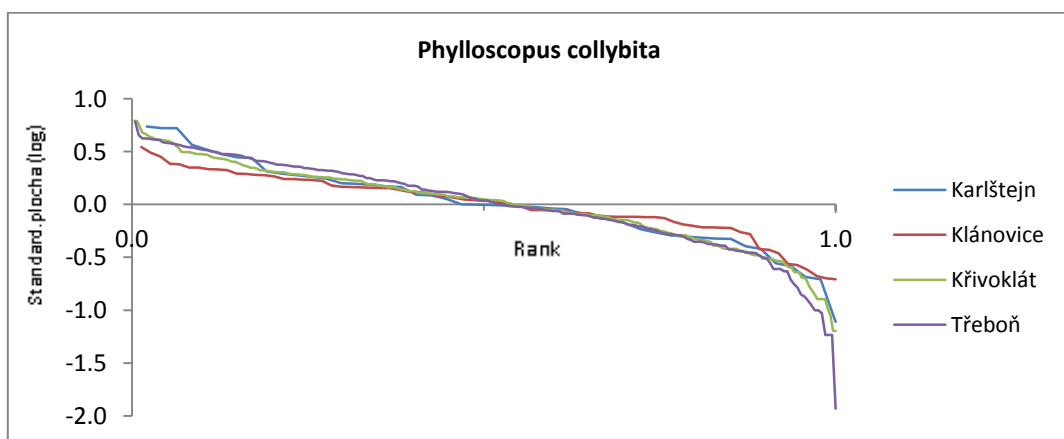
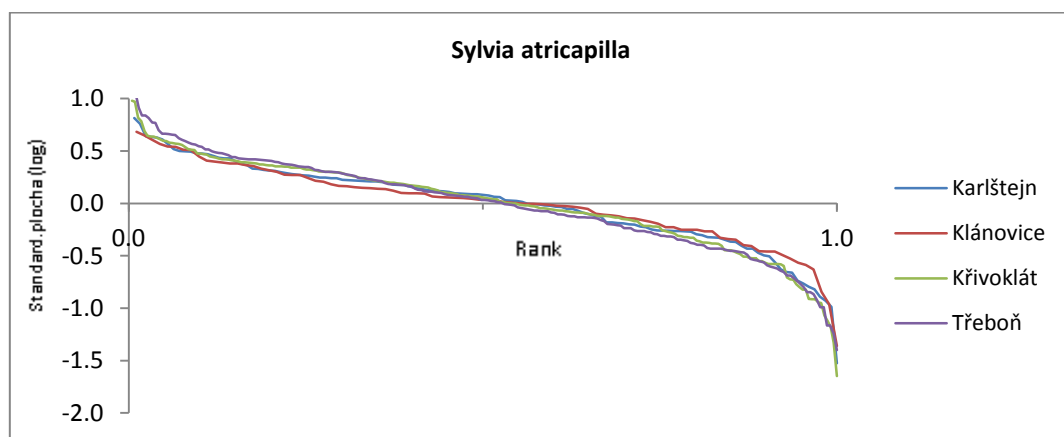
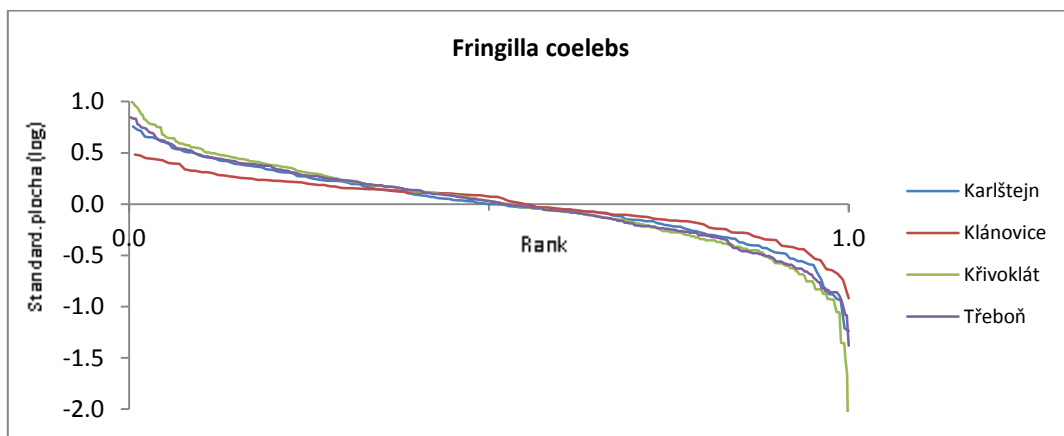




Obr. 4.12: Akumulační grafy zobrazující vnitrodruhové rozložení zlogaritmovaných standardizovaných velikostí teritorií jednotlivých druhů pěvců na jednotlivých lokalitách. Karlštejsko (n= 10), Klánovický les (n= 10), Křivoklátsko (n= 22) a Třeboňsko (n= 20).



Obr. 4.13: Akumulační křivky zobrazující rozložení zlogaritmovaných standardizovaných velikostí teritorií pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*), pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*) na jednotlivých lokalitách Karlštejsko, Klánovický les, Křivoklátsko a Třeboňsko.



Obr. 4.14: Akumulační grafy porovnávající rozložení velikostí zlogaritmovaných standardizovaných velikostí teritorií pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*), pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a budníčka menšího (*Phylloscopus collybita*) na jednotlivých lokalitách.

4.3 Druhová specificita velikostí teritorií a domovských okrsků

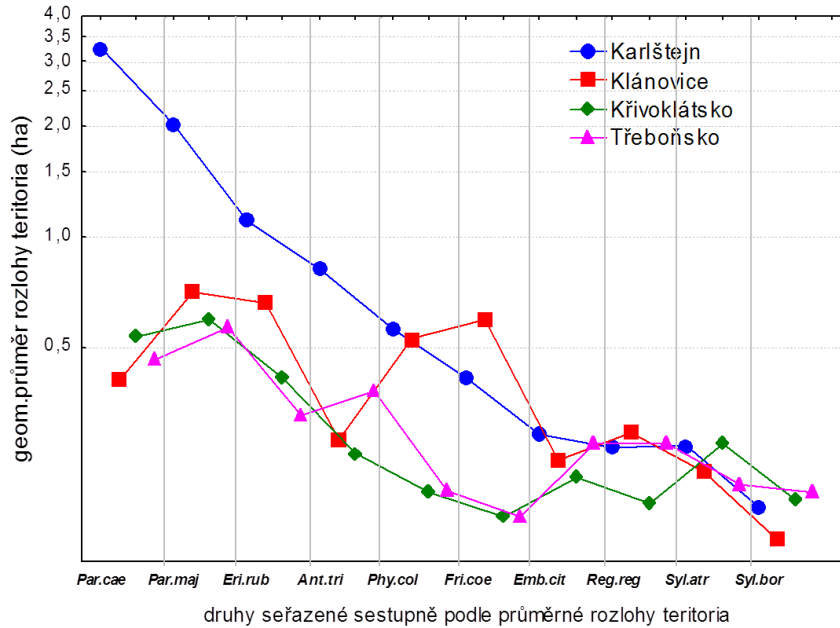
Hypotézu, že velikost teritorií a domovských okrsků je druhově specifická, jsem testovala pomocí analýzy variance ANOVA provedené na vzorku hnízdních teritorií českých pěvců (datasoubor I, n=35) a na dvou souborech hnízdních domovských okrsků dle použité metody vymezení území (95% FKM, n=5 a 100% MCP, n=7).

Vliv příslušnosti k určitému druhu byl významný v rámci lokalit Karlštejsko ($F=40.968$, $p<0.0001$), Klánovický les ($F=25.397$, $p<0.0001$), Křivoklátsko ($F=23.534$, $p<0.0001$) i Třeboňsko ($F=18.570$, $p<0.0001$).

Jelikož se velikosti teritorií jednotlivých druhů českých pěvců mezi lokalitami liší, vybrala jsem 10 druhů sdílených na všech čtyřech lokalitách a v modelu jsem lokalitu zohlednila přidáním dalšího faktoru (*LOK*) o 4 hladinách (Kar,Kla,Kri,Tre). Jelikož jsem ale provedla analýzu ANOVA založenou na sekvenčních součtech čtverců (Type I Sum of Squares), kde jsou proměnné testovány v pořadí, ve kterém byly zadány (Pekár & Brabec 2009), pořadí proměnných v modelu hrálo roli. Proto jsem zkusila provést model s oběma možnými pořadími vysvětlujících proměnných, díky čemuž jsem zjistila, že faktor *LOK* je významnější než faktor *DRUH*. Na základě tohoto zjištění jsem tedy sestavila model s interakcí obou faktorů v následujícím tvaru:

```
> druh.spec<-aov(plocha.log~LOK*DRUH)
```

Vliv lokality *LOK* ($F=171.471$; $p<0.0001$), *DRUH* ($F=65.769$; $p<0.0001$) a stejně tak i jejich interakce ($F=11.829$; $p<0.0001$) byly v případě 10 druhů přítomných na všech čtyřech lokalitách silně signifikantní. Tento vztah ilustrují křivky spojující velikosti teritorií jednotlivých druhů seřazené dle pořadí jejich velikosti na každé lokalitě (Obr. 4.15). Z tohoto grafu lze vyvodit, že ačkoliv je možné rozpoznat druhy obhajující spíše menší teritoria a naopak, křivky se na jednotlivých lokalitách kříží. To znamená, že pořadí druhů co do velikosti teritorií nemá stejný trend na všech lokalitách, což dokazuje zjištěnou interakci druhu a lokality. Pokud by byly velikosti teritorií striktně druhově specifické, mezi lokalitami by se nelišily, nebo by jednotlivé křivky byly alespoň paralelní.



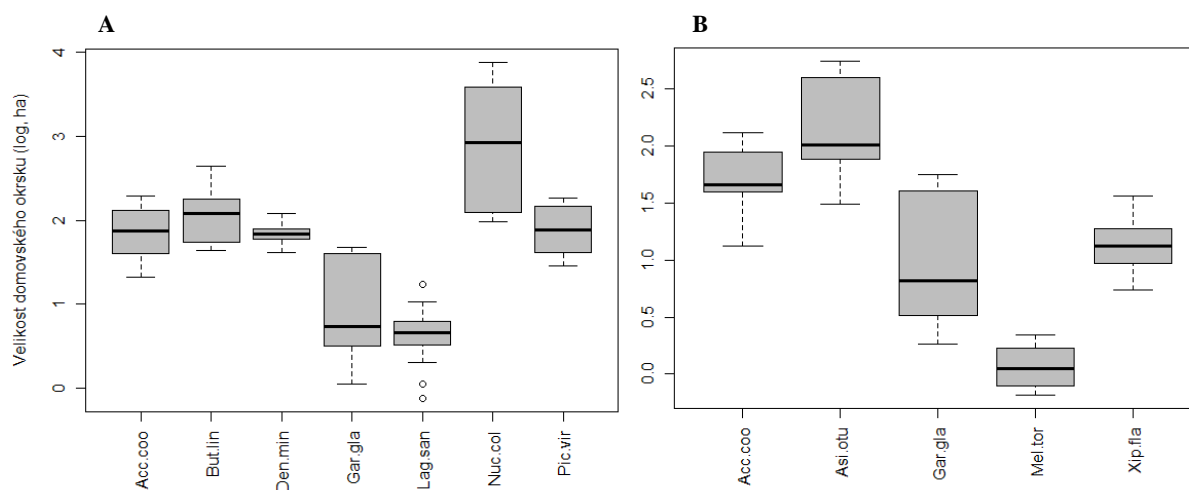
Obr. 4.15: Graf ukazující průměrné velikosti teritorií pro jednotlivé druhy na jednotlivých lokalitách. Z prolínajících se křivek je patrné, že pořadí velikostí teritorií se pro jednotlivé druhy na jednotlivých lokalitách liší.

Par.cae= *Parus caeruleus*, *Par.maj*= *Parus major*, *Eri.rub*= *Erithacus rubecula*, *Ant.tri*= *Anthus trivialis*, *Phy.col*= *Phyloscopus collybita*, *Fri.coe*= *Fringilla coelebs*, *Emb.cit*= *Emberiza citrinella*, *Reg.reg*= *Regulus regulus*, *Syl.atr*= *Sylvia atricapilla*, *Syl.bor*= *Sylvia borin*.

Druhově specifické jsou dle mých výsledků i velikosti hnízdních domovských okrsků. Tento vztah byl po aplikaci analýzy ANOVA zvláště na okrsky vymezené metodou 100% MCP ($F= 33.091$; $p<0.001$; $n=7$, obr. 4.16A) a metodou 95% FKM ($F= 36.593$; $p<0.001$; $n=5$, obr. 4.16B) velmi signifikantní. Stejně tak tomu bylo i ve výstupu analýzy těchto dvou skupin dat zkoumaných dohromady ($n=10$, obr. 4.17) se zohledněním metody měření těchto území pomocí dalšího vysvětlujícího faktoru *METODA*.

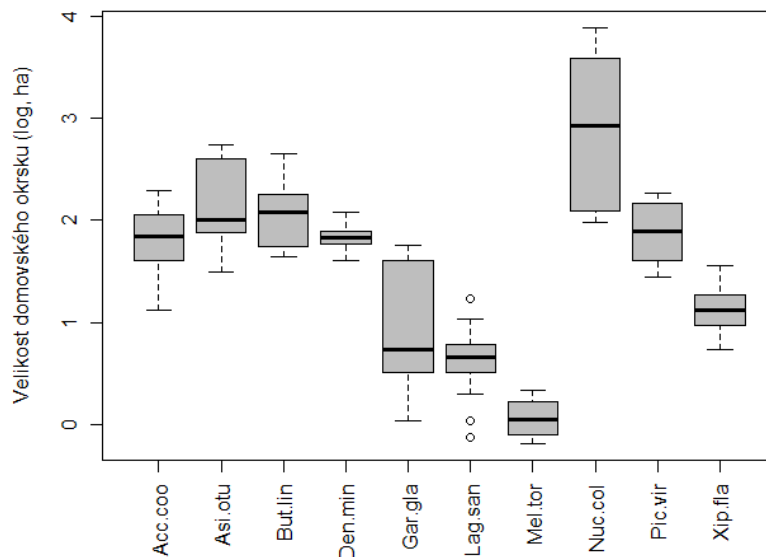
Vliv metody měření se ukázal být na hladině 0.05 nevýznamný ($p=0.8449$), a proto jsem jej z modelu odstranila. Jediným signifikantním prediktorem byl tedy *DRUH* ($F= 41.822$; $p< 0.0001$).

Na základě dílčích výsledků jednotlivých analýz lze tedy potvrdit hypotézu, že velikosti teritorií i domovských okrsků jsou druhově specifické.



Obr. 4.16: Grafy porovnávající velikosti hnízdních domovských okrsků různých druhů ptáků vymezené dvěma různými metodami. **A.** 100% MCP (n= 7), **B.** 95% FKM (n=5).

Acc.coo=*Accipiter cooperi*, Asi.otu=*Asio otus*, But.lin=*Buteo lineatus*, Den.min=*Dendrocopos minor*, Gar.gla=*Garrulus glandarius*, Lag.san=*Lagonosticta sanguinodorsalis*, Mel.tor=*Melanopareia torquata*, Nuc.col=*Nucifraga columbiana*, Pic.vir=*Picus viridis*, Xip.fla=*Xiphorhynchus flavigaster*.



Obr. 4.17: Graf porovnávající velikosti hnízdních domovských okrsků bez rozlišení metody jejich měření u 10 vybraných druhů ptáků z dataseboru II.

Acc.coo=*Accipiter cooperi*, Asi.otu=*Asio otus*, But.lin=*Buteo lineatus*, Den.min=*Dendrocopos minor*, Gar.gla=*Garrulus glandarius*, Lag.san=*Lagonosticta sanguinodorsalis*, Mel.tor=*Melanopareia torquata*, Nuc.col=*Nucifraga columbiana*, Pic.vir=*Picus viridis*, Xip.fla=*Xiphorhynchus flavigaster*.

4.4 Vliv environmentálních proměnných na velikosti teritorií a domovských okrsků

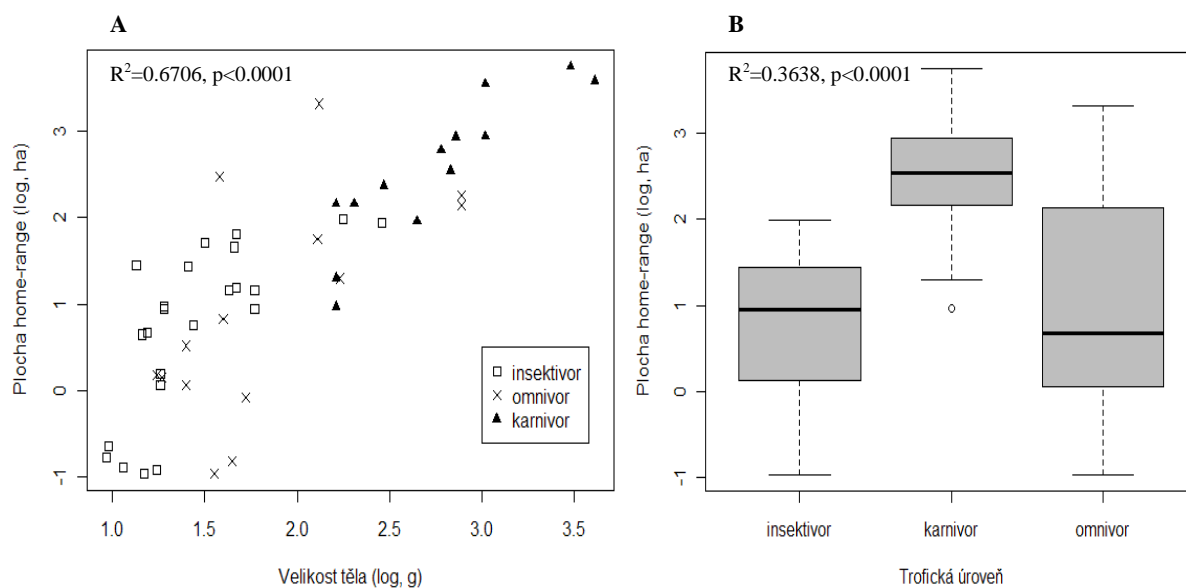
4.4.1 Domovské okrsky

V první části této kapitoly jsem nejprve prozkoumala charakter vztahu mezi velikostmi domovských okrsků a jednotlivými proměnnými, jejichž vliv na plochu okrsků jsem chtěla zjistit. Hodnoty jednotlivých proměnných a velikostí domovských okrsků jsem vynesla do grafů na obr. 4.18-4.22 a pro spojité proměnné jsem vypočítala determinační koeficienty a signifikance korelací s velikostmi domovských okrsků. Jelikož hodnoty proměnné *altit* představující nadmořskou výšku nabývají spíše log-normálního rozdělení, tuto proměnnou jsem za účelem stabilizování jejího rozptylu odmocnila (*sqr.altit*), neboť logaritmická transformace byla již příliš silná.

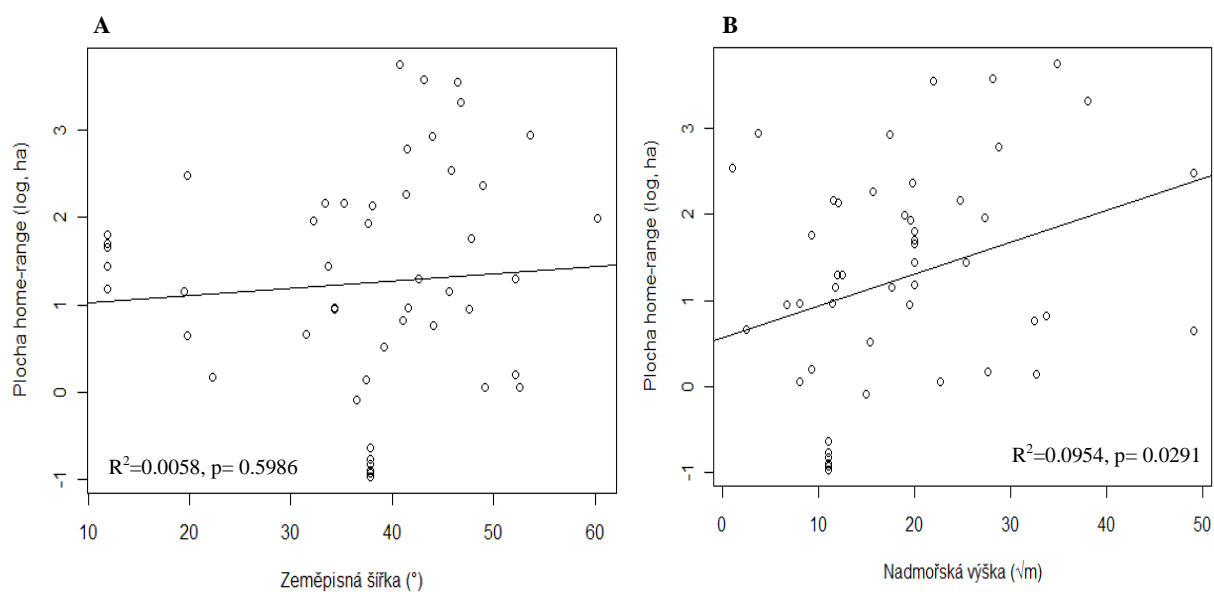
Korelace velikostí teritorií s jednotlivými proměnnými

Na úplném začátku testování vlivů různých proměnných na velikosti domovských okrsků jsem prozkoumala vliv každé z nich bez odstranění možného současného spolupůsobení dalších proměnných. Z korelačních testů vyplývá, že mezi velikostí domovských okrsků a velikostí těla (*mass.log*) ptáků existuje velmi silná pozitivní korelace ($r= 0.8189$, $p<0.0001$) a velikost těla se na variabilitě ve velikostech domovských okrsků podílí z 67 % ($R^2= 0.6706$). Se vzrůstající velikostí těla ptáků se tedy zvětšují i jejich domovské okrsky. Trofická úroveň (*TROFIE*) vysvětluje přes 36 % variability ve velikostech domovských okrsků ($R^2= 0.3638$, $p< 0.0001$), typ habitatu (*HABITAT*) pak téměř 34 % ($R^2= 0.3383$, $p= 0.0008$). Signifikantní pozitivní korelaci jsem našla také mezi plochou domovských okrsků a srážkovou sezonalitou (*prec.seas*; $r= 0.3838$, $R^2=0.1473$, $p= 0.0059$) a nadmořskou výškou (*sqr.altit*; $r=0.3089$, $R^2=0.0954$, $p=0.0291$). Významná negativní korelace ($r=-0.3212$, $R^2=0.1032$, $p=0.0229$) pak existuje mezi domovskými okrsky a teplotní sezonalitou (*temper.seas*).

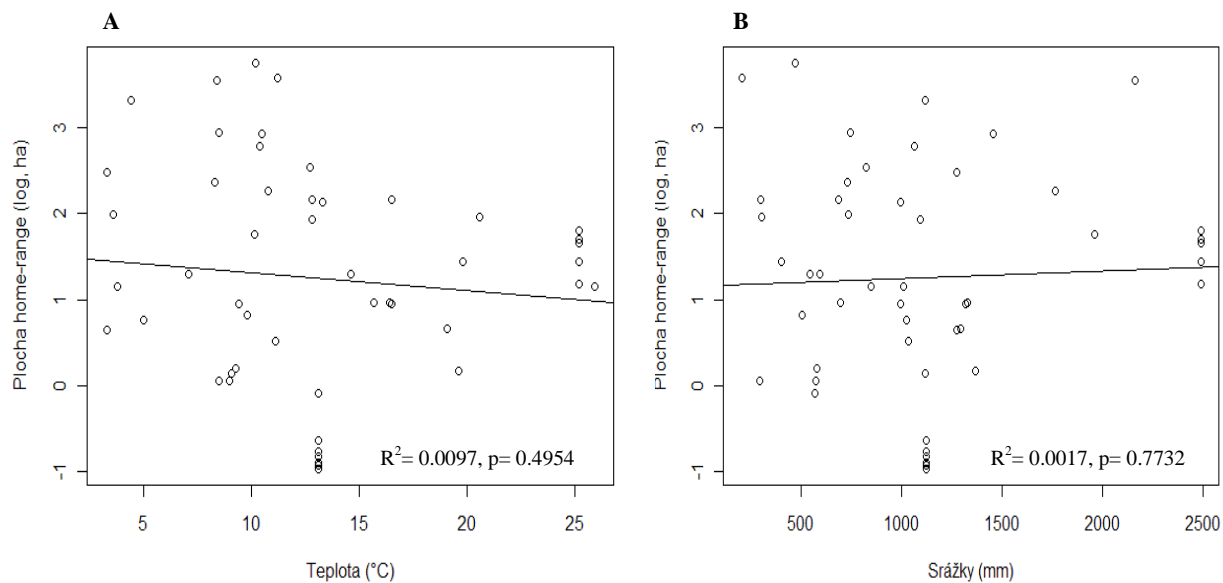
Nesignifikantní se však ukázal být vztah se zeměpisnou šířkou (*latit*; $r= 0.0763$, $R^2=0.0058$, $p= 0.5986$), teplotou (*temper*; $r= -0.0987$, $R^2=0.0097$, $p= 0.4954$) i srážkami (*prec*; $r= 0.0418$, $R^2= 0.0017$, $p= 0.7732$), stejně jako byl nevýznamný vliv metody měření plochy (*METODA*, $R^2=0.0338$, $p= 0.2009$). Vztah velikostí home-range s jednotlivými proměnnými ilustrují grafy na obrázcích 4.18-4.22, v rámci kterých uvádím i výše uvedené koeficienty determinace R^2 a příslušné p-hodnoty.



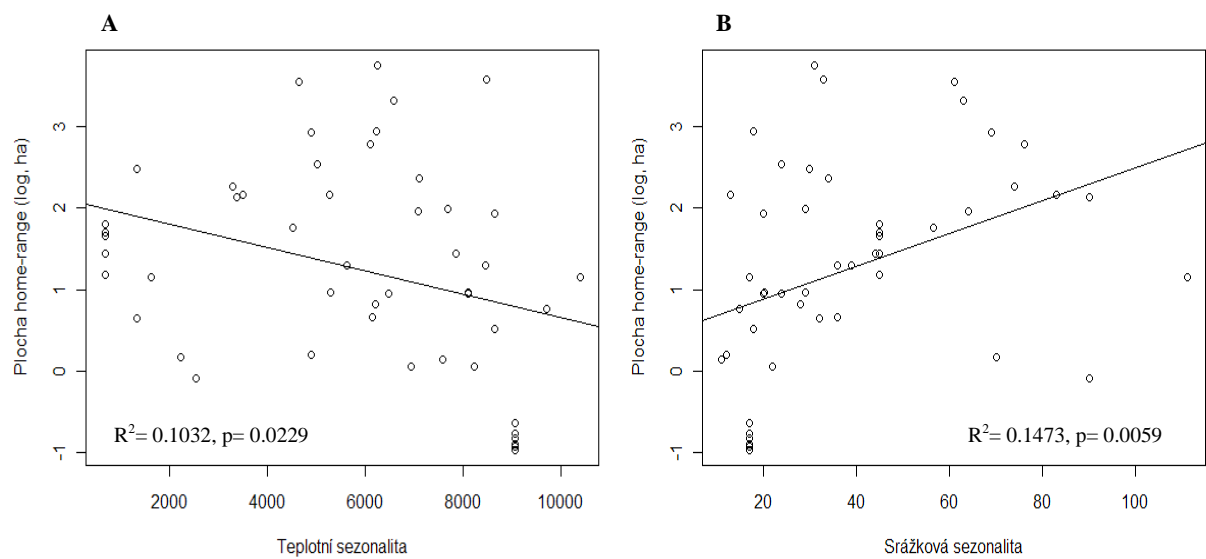
Obr. 4.18: **A.** Závislost velikostí domovských okrsků na velikosti těla s rozlišením třech trofických úrovní. **B.** Velikostí domovských okrsků pro hmyzožravce, masožravce a všežravce.



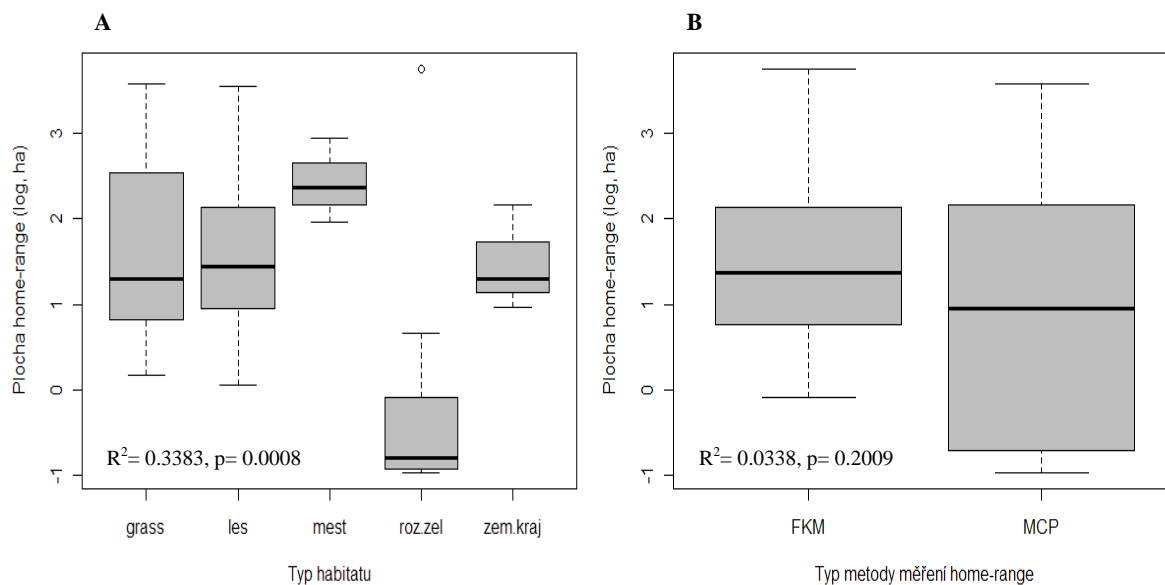
Obr. 4.19: Vztah velikostí domovských okrsků a **A.** zeměpisné šířky (*latit*) a **B.** nadmořské výšky (*altit*).



Obr. 4.20: Vztah velikosti domovských okrsků a **A.** teploty (*temper*) a **B.** srážek (*prec*).



Obr. 4.21: Vztah velikosti domovských okrsků a sezonality **A.** teplotní (*temper.seas*) a **B.** srážkové (*prec.seas*).



Obr. 4.22: Velikosti domovských okrsků **A.** dle typu habitatu a **B.** dle metody měření.

Výše popsané korelace a grafická znázornění vztahů velikostí domovských okrsků s jednotlivými proměnnými však nezohledňují možné spolupůsobení více proměnných. Abych tedy odhalila skutečný čistý podíl jednotlivých proměnných na variabilitě ve velikostech domovských okrsků, bylo nutné vytvořit souhrnný model zahrnující všechny zkoumané proměnné jakožto proměnné vysvětlující.

Vliv velikosti těla a trofické úrovně

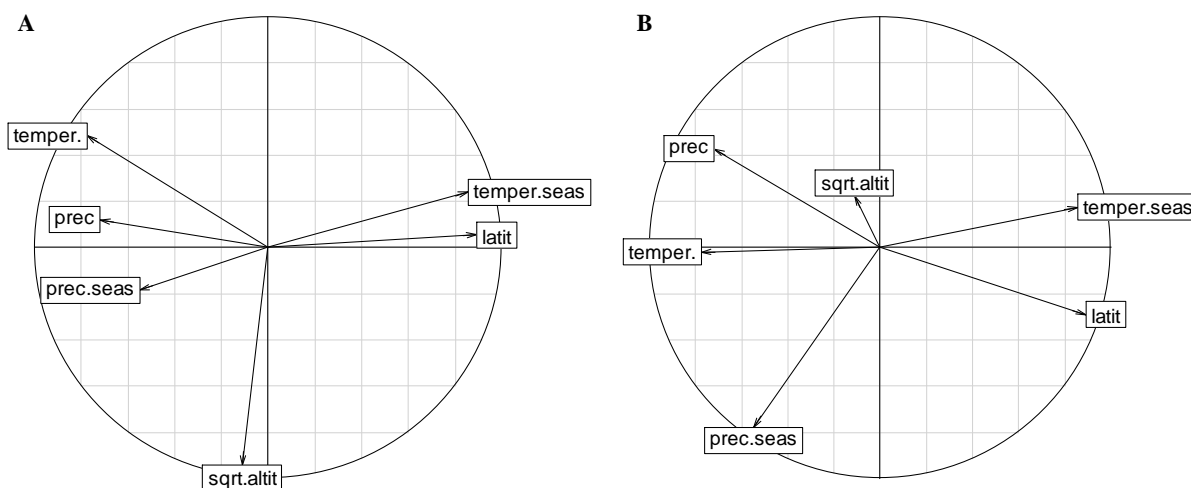
Nejprve jsem ale pomocí lineárního modelu prozkoumala samotný vztah velikosti domovských okrsků (*plocha.log*) s hmotností těla (*mass.log*) a trofickou úrovní (*TROFIE*), navíc jsem zohlednila i typ statistické metody, která byla použita k vymezení domovských okrsků (*METODA*). Do modelu jsem přidala i interakci velikosti těla a trofické úrovně, ale její vliv se ukázal být nesignifikantní ($F = 0.2815$, $p = 0.7560$), a proto jsem ji z modelu vzápětí odstranila. Stejně tak jsem postupovala i u nevýznamných hlavních efektů jednotlivých zahrnutých proměnných. Odebrala jsem proto faktor *TROFIE* ($F = 1.2793$, $p = 0.2882$) a následně i *METODA* ($F = 2.4062$, $p = 0.1276$). Vysvětlením nesignifikantního vlivu samotné trofické úrovně je skutečnost, že její efekt v sobě zahrnuje vliv velikosti těla. Veliké druhy jsou totiž většinou masožravé, zatímco ty nejmenší druhy se obecně živí hmyzem. Ve výsledném modelu zůstala zachována pouze jediná signifikantní proměnná, konkrétně

velikost těla (*mass.log*) ($F= 97.744$, $p< 0.0001$), která vysvětlila 67 % variability ve velikostech domovských okrsků ptáků ($R^2= 0.6707$). Její vliv na velikost domovských okrsků, s rozlišením vztahu pro jednotlivé trofické úrovně, znázorňuje graf na obr. 4.18. Velikost domovských okrsků dle mých výsledků s velikostí těla stoupá se sklonem 1.51.

V další fázi analýzy jsem přistoupila k vytváření zmiňovaného komplexnějšího lineárního modelu s velikostí domovských okrsků (*plocha.log*) jakožto závislou proměnnou a s několika vysvětlujícími proměnnými, mezi které jsem zařadila velikost těla (*mass.log*), trofickou úroveň (*TROFIE*), metodu vymezení velikostí domovských okrsků (*METODA*) a všechny mé environmentální proměnné, tj. zeměpisnou šířku (*latit*), nadmořskou výšku (*sqrt. altit*), průměrnou roční teplotu (*temper*), průměrné roční srážky (*prec*), teplotní sezonalitu (*temper.seas*), srážkovou sezonalitu (*prec.seas*) a základní typ habitatu (*HABITAT*).

Analýza hlavních komponent PCA

Jelikož jsou mezi sebou výše zmíněné spojité environmentální proměnné navzájem korelované, využila jsem ordinační analýzu hlavních komponent PCA, abych výslednými, vzájemně nekorelovanými osami tyto proměnné pro účely dalších analýz nahradila. Z grafického výstupu PCA (Obr. 4.23) je patrné, že s první osou, která vysvětluje nejvíce variability, roste zeměpisná šířka (*latit*) a teplotní sezonalita (*temper.seas*) a v opačném směru pak průměrná roční teplota (*temper*) spolu s průměrným ročním úhrnem srážek (*prec*). Na druhé ose je umístěna nadmořská výška (*sqrt.altit*) a třetí osa vyčleňuje od ostatních proměnných srážkovou sezonalitu (*prec.seas*).



Obr. 4.23: Grafické znázornění výsledků PCA analýzy. **A.** 1. a 2. osa ordinační analýzy: 1. hlavní osa (vodorovná) zahrnuje zeměpisnou šířku (*latit*) a teplotní sezonalitu (*temper.seas*), v druhém směru této osy pak narůstají průměrné srážky (*prec*), průměrná teplota (*temper*) a srážková sezonalita (*prec.seas*). V negativní oblasti 2. osy (svislá) figuruje nadmořská výška (*sqrt.altit*). **B.** 1. a 3. osa ordinační analýzy: Zde je patrné, že srážková sezonalita (*prec.seas*), která byla původně v grafu A obsažena na ose 1, se zde od ostatních proměnných vyčleňuje samostatně do záporné oblasti 3. osy (svislá).

Model s environmentálními proměnnými

V následujících analýzách jsem tedy jednotlivé proměnné nahradila výslednými třemi ordinačními osami (*latit.osa1*, *altit.osa2* a *prec.seas.osa3*), jejichž vzájemná kolmost zaručuje, že mezi sebou nejsou korelované. Tímto krokem jsem navíc zredukovala počet vysvětlujících proměnných. Pro snadnější interpretaci výsledků jsem nové zástupné proměnné přejmenovala dle osy, na kterou byly vyčleněny. Jelikož srážky, teplota a teplotní sezonalita jsou silně korelované se zeměpisnou šířkou, nadále používám zjednodušený pojem „zeměpisná šířka“ (*latit.osa1*) jakožto zástupnou proměnnou za další proměnné z 1. osy PCA. Pro další zjednodušení jsem nové proměnné *altit.osa2* a *prec.seas.osa3*, které na 2. a 3. ose figurovaly v záporných oblastech, vynásobením hodnotou -1 převrátila a následně jsem definovala model zahrnující hlavní efekty všech proměnných.

```
> m.hr<-lm(plocha.log ~ mass.log + TROFIE + latit.osa1 + altit.osa2 +
prec.seas.osa3 + HABITAT + METODA)
```

Abych eliminovala vliv pořadí vysvětlujících proměnných v modelu, který se projeví, pokud jsou proměnné vzájemně korelované, místo standardní analýzy ANOVA Typu I, založené na sekvenční sumě čtverců, jsem použila analýzu ANOVA Typu II, která udává marginální efekty jednotlivých prediktorů, tj. efekty po odfiltrování všech dalších proměnných z modelu.

Nevýznamné prediktory jsem pomocí funkce `update` postupně z modelu odstraňovala a po každém takovémto kroku jsem porovnáním starého a nového modelu kontrolovala, zda došlo k významnému snížení reziduální sumy čtverců, tj. neobjasněné variability v hodnotách vysvětlované proměnné, a hodnoty AIC. Postupovala jsem tímto způsobem až do bodu, kdy odstranění jedné z komponent modelu způsobilo významnou změnu F-statistiky a kdy především hodnota AIC nového modelu již byla vyšší v porovnání s předchozím komplexnějším modelem, což značilo jeho zhoršení.

Po odstranění nesignifikantní srážkové sezonality (*prec.seas.osa3*; $F= 0.2598$, $p= 0.6129$) a následně i faktoru *METODA* ($F= 2.6716$, $p= 0.1095$) jsem získala konečný model.

Z výsledků analýzy je patrné, že zdaleka největší vliv na velikost domovských okrsků má velikost těla (*mass.log*; $F= 48.2605$, $p < 0.0001$), dále pak nadmořská výška (*altit.osa2*; $F= 7.4347$, $p= 0.0095$) a zeměpisná šířka (*latit.osa1*; $F= 6.5807$, $p= 0.0141$), typ habitatu (*HABITAT*; $F= 4.6764$, $p= 0.0034$) i trofická úroveň (*TROFIE*; $F= 3.2780$, $p= 0.0481$).

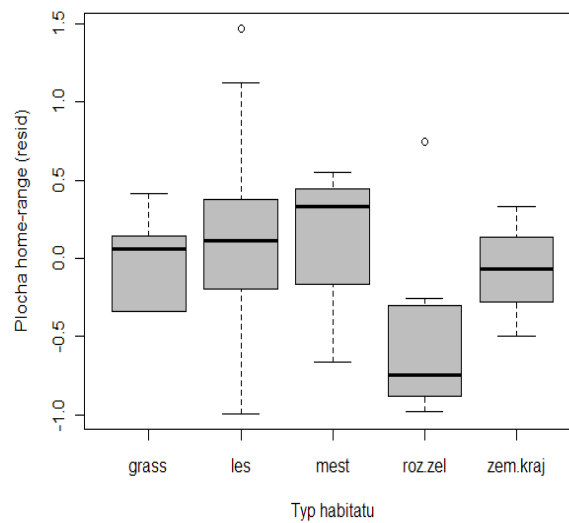
Naproti tomu nevýznamné byly vlivy metody (*METODA*; $F= 2.6716$, $p= 0.1095$) a srážkové sezonality (*prec.seas.osa3*; $F= 0.2598$; $p= 0.6129$).

Z hodnoty koeficientu determinace 0.8669 vyplývá, že výsledný model vysvětluje téměř 87 % variability ve velikosti domovských okrsků.

Za účelem popsání čistého vlivu jednotlivých zahrnutých vysvětlujících proměnných jsem z výše zmíněného modelu odebírala jednu proměnnou po druhé a z každého takto zmenšeného modelu jsem vždy pomocí funkce `resid` získala rezidua, tedy efekty očištěné od vlivu všech proměnných obsažených v modelu, která jsem poté vynesla do obecného lineárního regresního modelu `lm` proti odečtené proměnné.

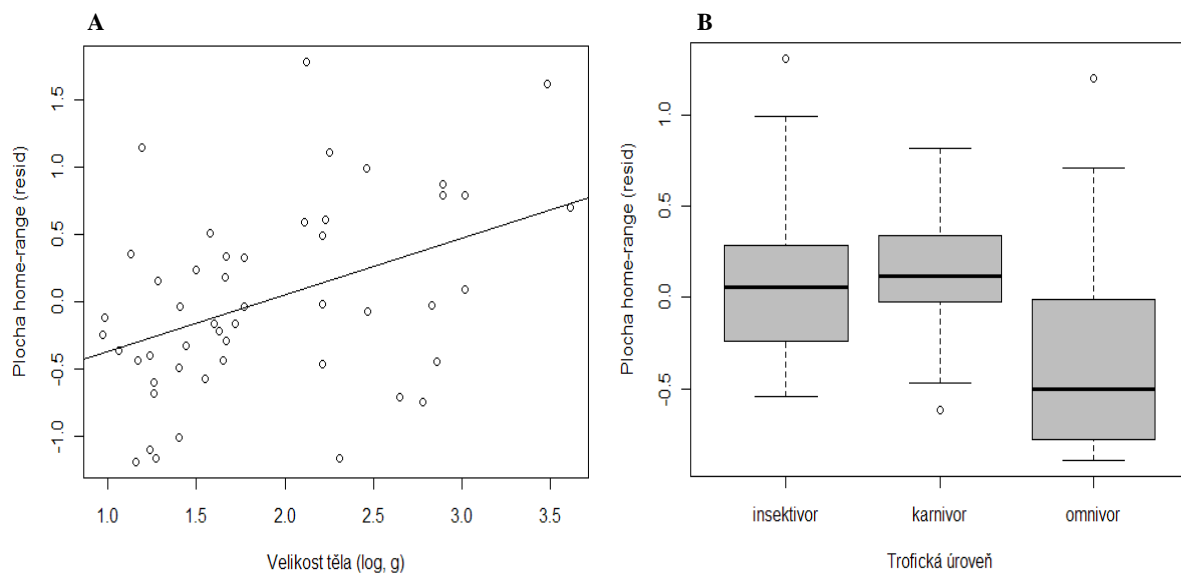
Nejvíce variability v závislé proměnné vysvětluje dle analýzy typ habitatu ($R^2 = 0.2452$, $p= 0.0116$). Jelikož se však jedná o faktor o pěti úrovních, je situace komplikovanější. Dle grafu na obr. 4.24 jsou domovské okrsky nejmenší v habitatech kategorizovaných jako

rozptýlená zeleň (*roz.zel*). V ostatních typech prostředí (*grass*, *les*, *mest* a *zem.kraj*) se zdají být vcelku vyrovnané, i když největší jsou domovské okrsky patrně ve městech (*mest*).



Obr. 4.24: Závislost velikostí domovských okrsků vyjádřených rezidui pro jednotlivé typy habitatu.

Z pohledu na obr. 4.25A je patrné, že velikosti domovských okrsků velmi zřetelně stoupají s velikostí těla (*mass.log*), která sama o sobě vysvětluje bezmála 18 % variability ve velikostech domovských okrsků vyjádřených rezidui ($R^2 = 0.1776$, $p = 0.0023$). Sklon regresní přímky tohoto vztahu je roven hodnotě 0.42.

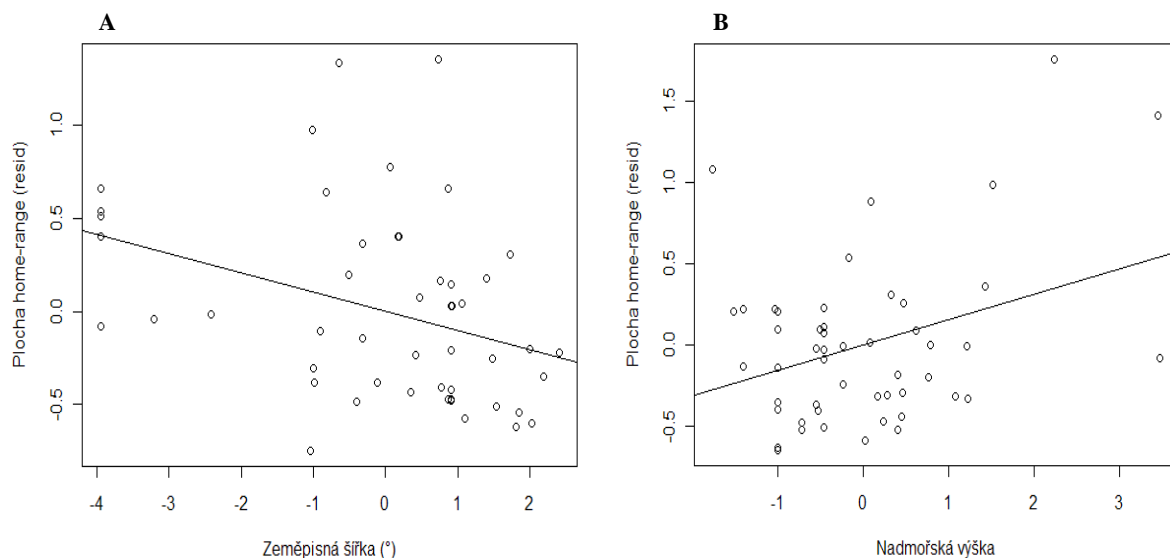


Obr. 4.25: Závislost velikostí domovských okrsků vyjádřených rezidui **A.** na velikosti těla a **B.** pro jednotlivé trofické úrovně.

Efekt trofické úrovně (*TROFIE*) se po odfiltrování vlivu ostatních proměnných blížil hranici signifikance, nicméně na hladině 0.05 vyšel neprůkazně ($p=0.0607$). Krabicové grafy na obr. 4.25B ukazují, že velikost domovských okrsků hmyzožravých a masožravých ptáků je srovnatelná, i když všežravci mají v porovnání s předchozími dvěma trofickými úrovněmi okrsky výrazně menší.

Vliv zeměpisné šířky (*latit.osa1*) očištěný od vlivu ostatních proměnných se ukázal být signifikantní ($R^2= 0.1277$, $p= 0.0108$). Obr. 4.26A ukazuje klesající tendenci. Připomeňme, že *latit.osa1* představuje z důvodu jejich vzájemné korelace společný vliv zeměpisné šířky (*latit*), teplotní sezonality (*temper.seas*), teploty (*temper*) a srážek (*prec*). Klesající křivka na obr. 4.26A tedy značí, že velikosti domovských okrsků se zmenšují se vzrůstající zeměpisnou šířkou a teplotní sezonalitou a naopak se zvětšují s rostoucí průměrnou roční teplotou a srážkami.

Velikost domovských okrsků dle mých výsledků narůstá také s nadmořskou výškou ($R^2= 0.1172$, $p= 0.0149$, obr. 4.26B).



Obr. 4.26: Závislost velikostí domovských okrsků vyjádřených rezidui **A.** na zeměpisné šířce (*Osa1*) a **B.** na nadmořské výšce.

Čistý vliv srážkové sezonality se ukázal být nevýznamný ($p=0.7926$), stejně jako vliv metody měření domovských okrsků ($p=0.4822$).

4.4.2 Teritoria

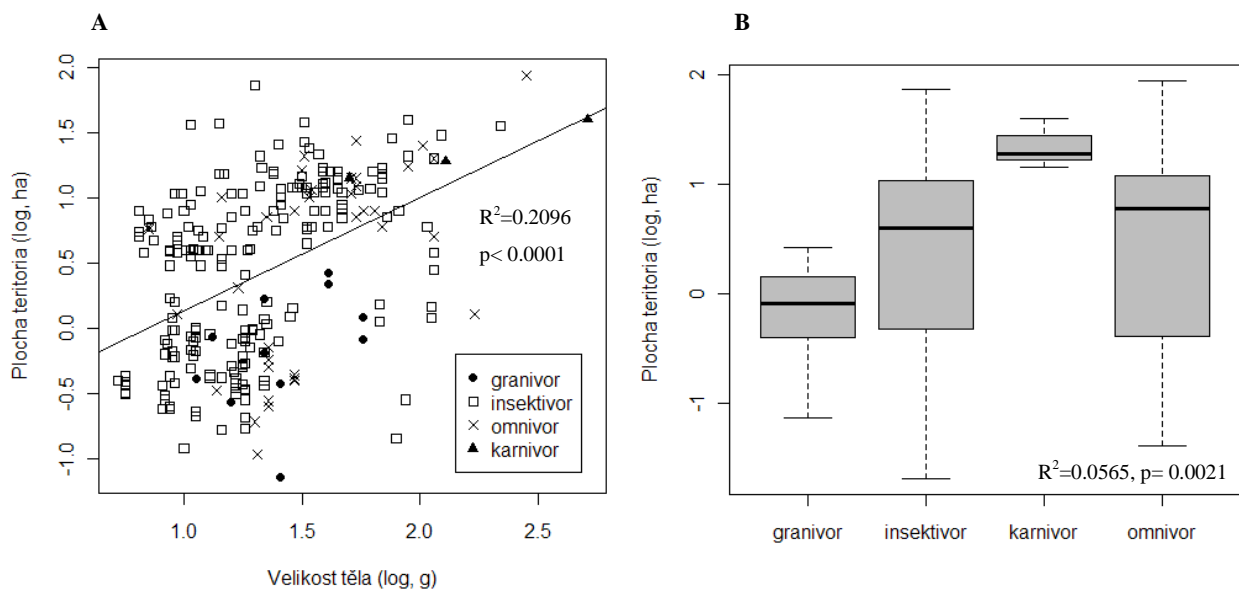
Stejně jako v předchozí analýze velikostí domovských okrsků jsem i v případě souboru teritorií v hnízdní sezóně, čítajícího 257 ptačích populací, nejprve nahlédla charakter vztahu velikostí teritorií a jednotlivých zkoumaných proměnných.

Ještě před popsáním tohoto vztahu je potřeba zmínit, že nadmořskou výšku (*altit*) a srážkovou sezonalitu (*prec.seas*) jsem pro potřeby analýz zlogaritmovala a tyto proměnné jsem nahradila novými proměnnými, konkrétně *log.altit* a *log.prec.seas*. Jelikož všechna zahrnutá teritoria byla vymežována pouze prostřednictvím metody nejmenších polygonů (100% MCP), na rozdíl od souboru domovských okrsků jsem v následujících analýzách neoperovala s faktorem *METODA*.

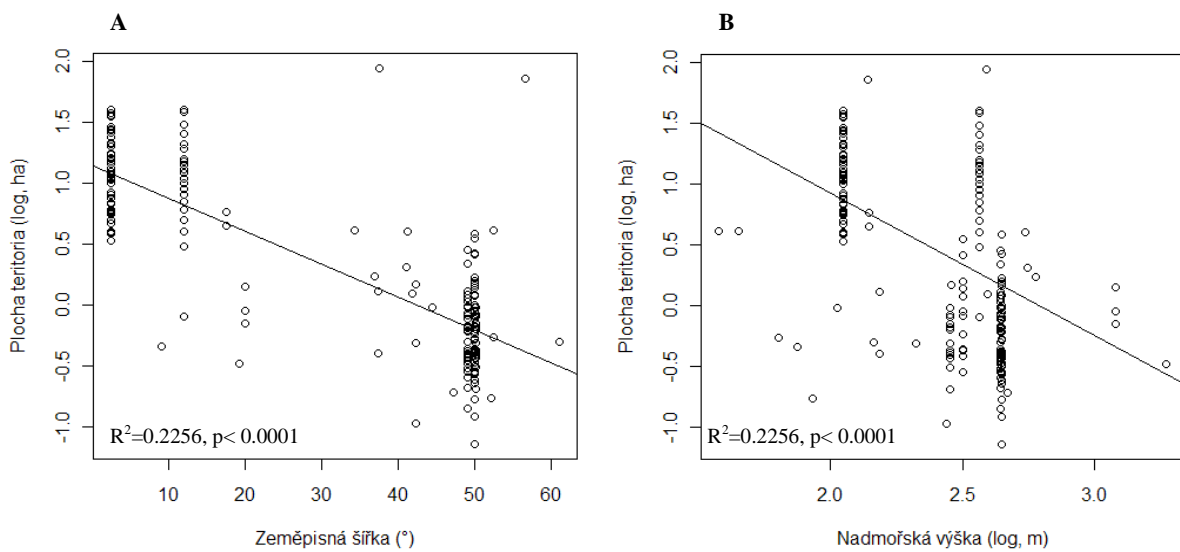
Korelace velikostí teritorií s jednotlivými proměnnými

Velikost teritorií je pozitivně korelovaná s velikostí těla (*mass.log*), která vysvětluje přibližně 21 % variability ve velikostech teritorií ($R^2=0.2096$, $p< 0.0001$). Typ potravy má podíl na velikostech teritorií z asi 6 % ($R^2=0.0565$, $p= 0.0021$). Zdaleka nejvíce, tj. asi 70 %, však vysvětluje teplota (*temper*; $R^2=0.7092$, $p< 0.0001$) a srážky (*prec*; $R^2= 0.7042$, $p< 0.0001$), s jejichž hodnotou velikosti teritorií stoupají, a dále zeměpisná šířka (*latit*; $R^2=0.6925$, $p< 0.0001$) a teplotní sezonalita (*temper.seas*; $R^2= 0.647$, $p< 0.0001$), s nimiž jsou velikosti teritorií korelované naopak negativně. Asi 20 % variability pak vysvětluje nadmořská výška (*log.altit*; $R^2=0.2256$, $p< 0.0001$), s níž se teritoria zmenšují.

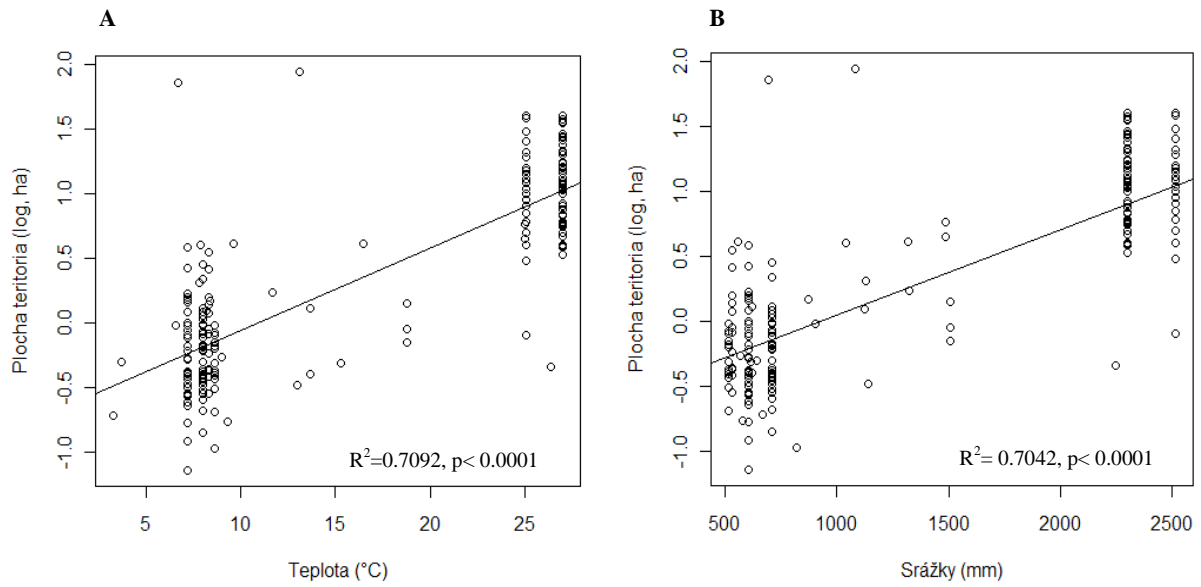
Ssrážková sezonalita (*log.prec.seas*; $R^2= 0.0006$, $p= 0.7046$) i typ habitatu (*HABITAT*; $R^2= 0.0182$, $p= 0.1985$) mají nevýznamný vliv. Konkrétní podobu korelačních vztahů názorně ilustrují grafy na obr. 4.27-4.31.



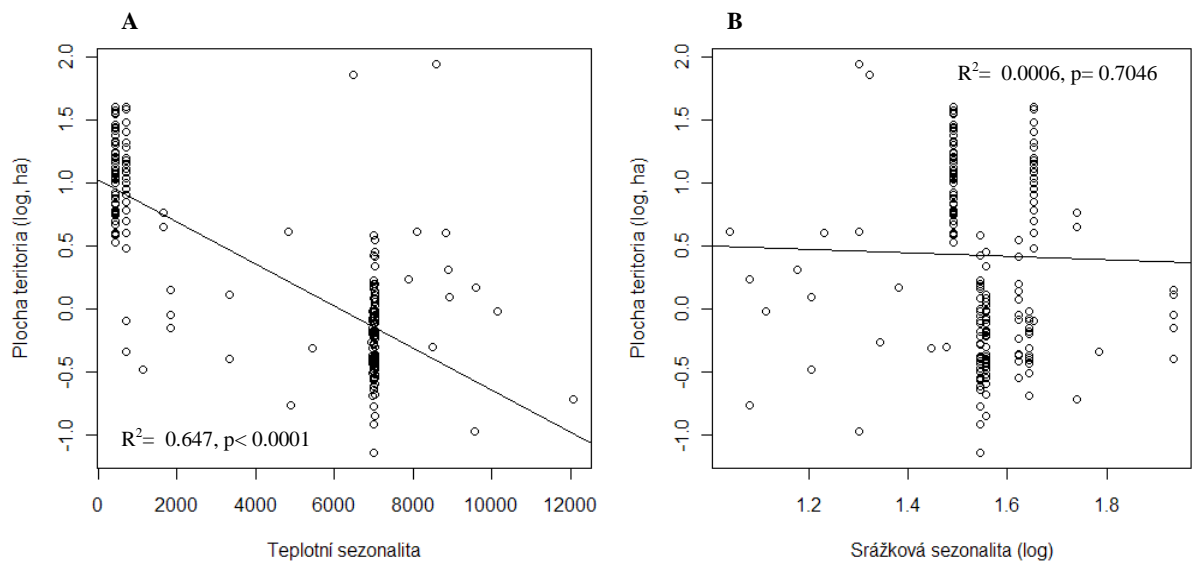
Obr. 4.27: **A.** Závislost velikostí teritorií na velikosti těla s rozlišením čtyř trofických úrovní – granivoři, insektivori, omnivoři a karnivoři. **B.** Velikosti teritorií pro jednotlivé trofické úrovně.



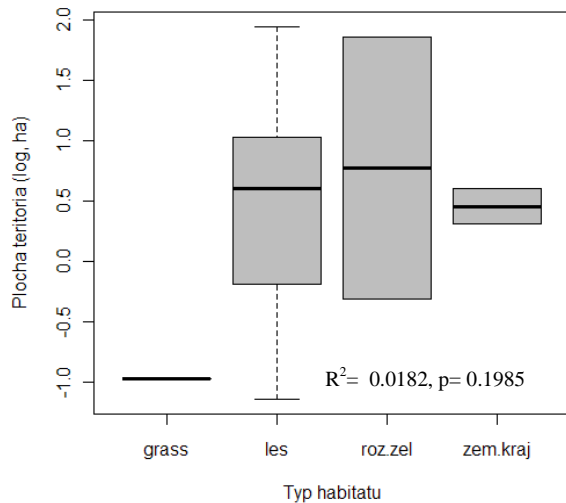
Obr. 4.28: Vztah velikostí teritorií a **A.** zeměpisné šířky (*latit*) a **B.** nadmořské výšky (*log. altit*).



Obr. 4.29: Vztah velikosti teritorií a **A.** teploty (*temper*) a **B.** srážek (*prec*).



Obr. 4.30: Vztah velikosti teritorií a sezonality **A.** teplotní (*temper.seas*) a **B.** srážkové (*log. prec.seas*).



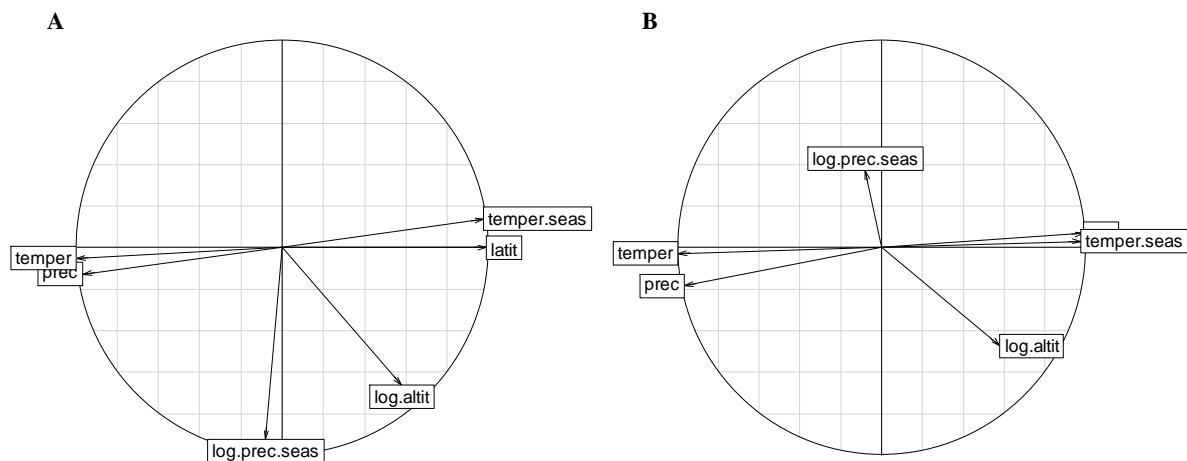
Obr. 4.31: Velikosti teritorií v jednotlivých typech habitatu.

Vliv velikosti těla a trofické úrovně

Stejně jako v případě domovských okrsků jsem ještě před vytvořením komplexnějšího modelu provedla analýzu samotného vlivu velikosti těla a typu potravy na velikosti teritorií, kam jsem zahrнула hlavní efekty velikosti těla (*mass.log*), trofické úrovně (*TROFIE*) a jejich interakci (*mass.log:TROFIE*). Stejně jako v případě domovských okrsků byla tato interakce nevýznamná ($F= 0.1230$, $p= 0.9465$). Hlavní efekty obou proměnných vyšly signifikantní, přičemž však vliv velikosti těla ($F= 67.4175$, $p< 0.0001$) byl výrazně větší než vliv trofické úrovně ($F= 5.1931$, $p= 0.0017$). Sklon regresní přímky logaritmicko-logaritmického vztahu velikosti domovských okrsků a velikosti těla je 0.87.

Analýza hlavních komponent PCA

Následně jsem přistoupila k vytváření modelu zahrnujícího všechny mé proměnné. Nejprve jsem však stejně jako u analýz home-range provedla ordinační analýzu PCA, na základě které jsem korelované proměnné nahradila ortogonálními osami.



Obr. 4.32: Grafické znázornění výsledků PCA analýzy. **A.** 1. a 2. osa ordinační analýzy: 1. hlavní osa (vodorovná) zahrnuje zeměpisnou šířku (*latit*) a teplotní sezonalitu (*temper.seas*), v opačném směru pak figurují průměrné srážky (*prec*) a průměrná teplota (*temper*). Do negativní oblasti 2. osy (svislá) se vyčleňuje srážková sezonalita (*log.prec.seas*). **B.** 1. a 3. osa ordinační analýzy: Žádná z proměnných jednoznačně na 3. ose neleží.

Z PCA grafu na obr. 4.32 je patrné, že 1. osa opět představuje zeměpisnou šířku (*latit*) a teplotní sezonalitu (*temper.seas*) v jednom směru a teplotu (*temper*) a srážky (*prec*) ve směru opačném. Na záporné 2. ose zřetelně figuruje srážková sezonalita (*log.prec.seas*). Zbývající proměnná, tj. nadmořská výška (*log.altit*), se však nevyčleňuje na žádnou z definovaných os. Jelikož interpretace této proměnné by proto mohla být obtížná, z následných analýz jsem ji vyřadila. Srážkovou sezonalitu jsem pro lepší interpretaci vynásobením 2. osy hodnotou -1 transformovala do kladné oblasti osy.

Na rozdíl od souboru domovských okrsků jsem v případě teritorií do modelu nezahrnula typ habitatu (*HABITAT*), neboť v naprosté většině případů byl typem habitatu *les*. Zkoumat vliv tohoto faktoru by tedy bylo bezpředmětné.

Model s environmentálními proměnnými

Vytvořený model vysvětluje přes 77 % variability ve velikostech teritorií ($R^2 = 0.7718$, $p < 0.0001$). Největší vliv má zeměpisná šířka (*latit.osa1*; $F = 611.8811$, $p < 0.0001$). Až druhým nejvlivnějším prediktorem je pak velikost těla (*mass.log*) ($F = 68.7366$, $p < 0.0001$), se kterou velikost teritorií stoupá se sklonem 0.49. Srážková sezonalita (*prec.seas.osa2*) byla sice signifikantní, ale v porovnání s předchozími dvěma proměnnými měla výrazně menší vliv ($F = 7.3923$, $p = 0.007$). Nutno podotknout, že výsledné testové statistiky stejně jako u předchozího modelu týkajícího se domovských okrsků představují marginální efekty po odfiltrování vlivu všech ostatních proměnných, neboť pro jejich vypočítání jsem rovněž použila analýzu ANOVA Typu II.

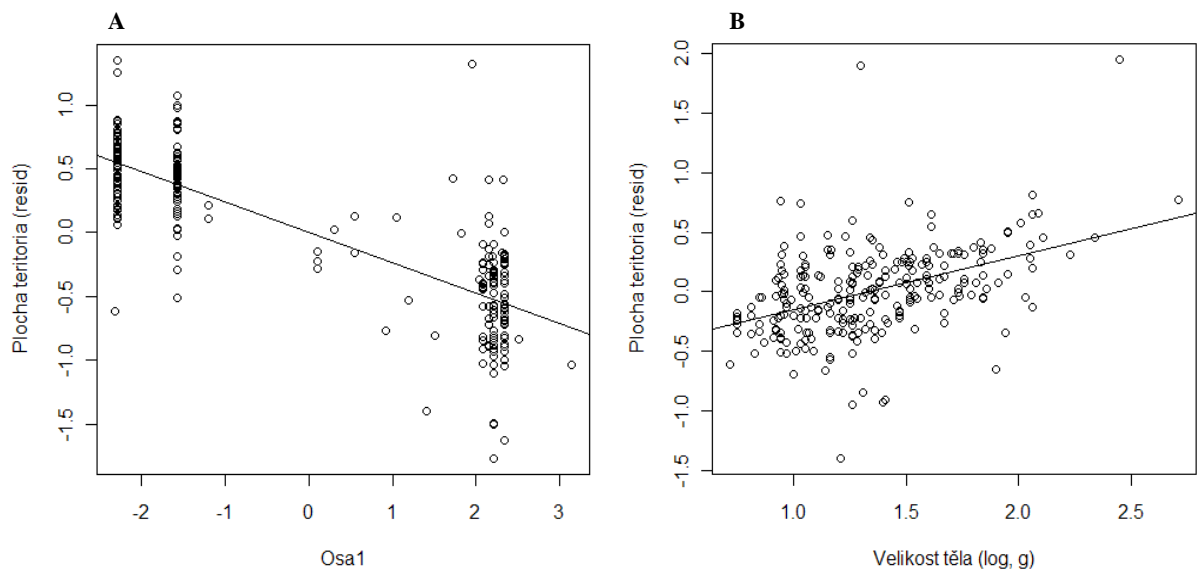
V závěrečném kroku jsem specifikovala čistý vliv každé proměnné na velikost teritorií pomocí reziduí z původního modelu, obsahujícího všechny ostatní signifikantní proměnné. Tato rezidua tedy představovala velikosti teritorií po odfiltrování vlivu všech vysvětlujících proměnných z modelu.

Na základě tohoto postupu se jako nejvlivnější prediktor jeví zeměpisná šířka (*latit.osa1*). Ta vysvětluje přes 65 % variability ve velikostech teritorií ($R^2 = 0.6564$, $p < 0.0001$). Tato závislost tedy znamená, že se zeměpisnou šířkou a teplotní sezonalitou velikosti teritorií klesají, zatímco směrem do oblastí s vyššími ročními teplotami a srážkami se teritoria zvětšují (Obr. 4.33A).

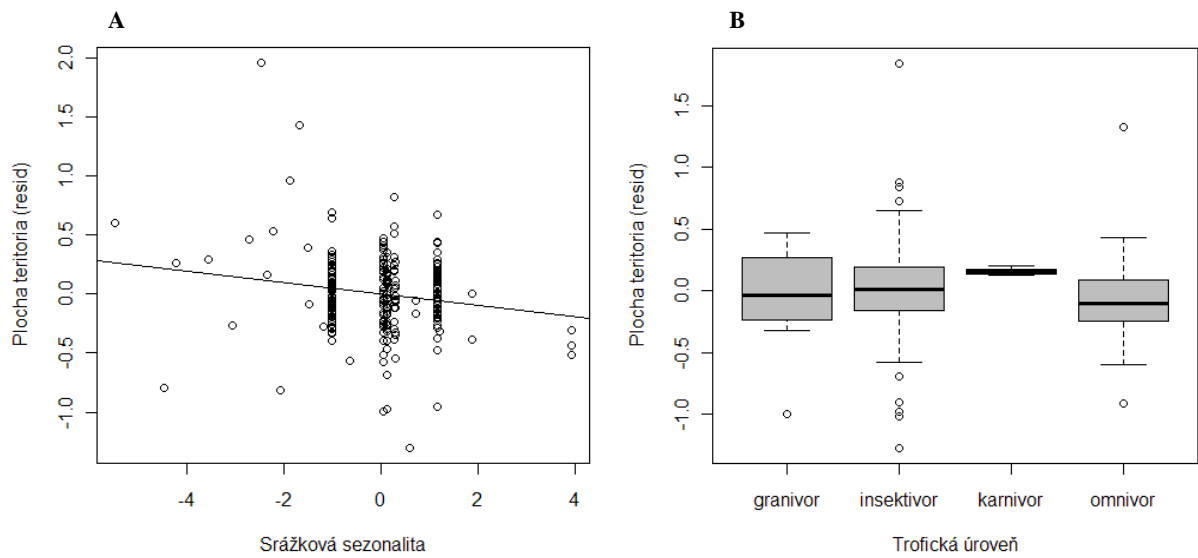
Druhým nejvýznamnějším samostatným prediktorem se ukázala být velikost těla (*mass.log*), jejíž čistý efekt se na velikostech teritorií podílí z téměř 20 % ($R^2 = 0.1962$, $p < 0.0001$) a s jejímiž hodnotami se teritoria zvětšují se sklonem 0.45 (Obr. 4.33B).

Srážková sezonalita (*prec.seas.osa2*) je taktéž signifikantním prediktorem, a i když vysvětlila jen necelé 3% variability ($R^2 = 0.0281$, $p = 0.0071$), velikosti teritorií s jejími hodnotami pozvolna klesají (obr. 4.34A).

Vliv trofické úrovně (*TROFIE*) se naproti tomu ukázal být nevýznamný ($R^2 = 0.0102$, $p = 0.4597$) a velikosti teritorií se po odfiltrování vlivu ostatních proměnných pro jednotlivé trofické úrovně významně nelišily (obr. 4.34B).



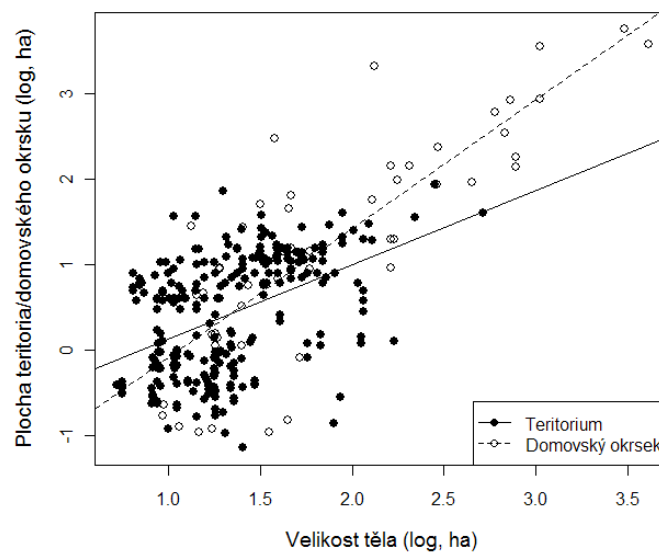
Obr. 4.33: Závislost velikostí teritorií vyjádřených residui **A.** na zeměpisné šířce (*latit.osa1*) a **B.** na velikosti těla (*mass.log*).



Obr. 4.34: **A.** Závislost velikostí teritorií na srážkové sezonalitě (*prec.seas.osa2*). **B.** Velikosti teritorií pro jednotlivé trofické úrovně.

4.4.3 Vztah teritorií a domovských okrsků

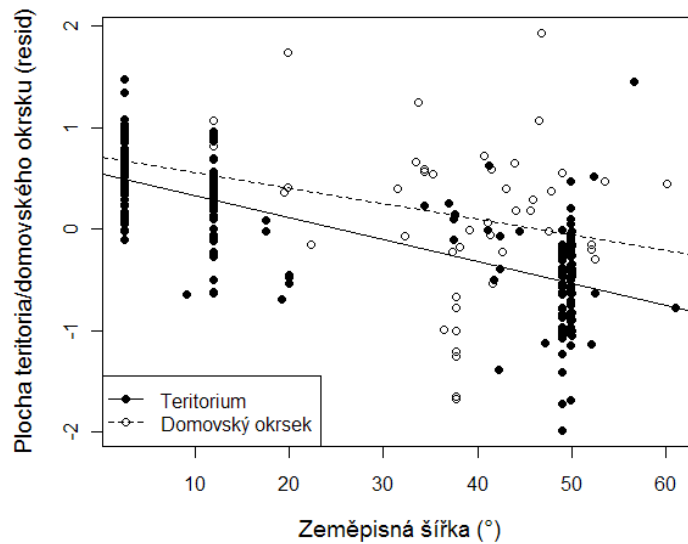
Abych odhalila, jaký je vlastně mezi teritorií a domovskými okrsky v mém datovém souboru vztah, na závěr analýz jsem vynesla jak velikosti teritorií, tak i velikosti domovských okrsků proti velikosti těla (*mass.log*). Z grafu na obr. 4.35 lze jasně vidět, že nejvyšší hodnoty jsou představovány domovskými okrsky, nicméně že velikosti domovských okrsků se s velikostí teritorií do značné míry překrývají. Pro exaktní stanovení rozdílů mezi oběma vztahy jsem provedla analýzu kovariance ANCOVA. Ta ukázala, že mezi velikostí těla a typem užívaného území existuje signifikantní interakce ($F=14.2713$, $p=0.0002$), což indikuje významně odlišný sklon závislosti na velikosti těla pro teritoria a domovské okrsky. Na základě regrese, kterou jsem proložila obě skupiny dat, jsem získala velikost sklonu 0.87 pro teritoria a 1.51 pro domovské okrsky. Z toho vyplývá, že nárůst domovských okrsků s velikostí těla v mých datech je téměř dvakrát strmější než nárůst velikostí teritorií.



Obr. 4.35: Závislost velikostí teritorií a domovských okrsků na velikosti těla.

Jelikož velikosti teritorií i domovských okrsků po odfiltrování vlivu ostatních proměnných v předchozích analýzách byly signifikantně závislé na zeměpisné šířce, tento vztah jsem pro oba typy území porovnávala z hlediska sklonů a interceptů regrese. Nevýznamná interakce typu území se zeměpisnou šířkou ($F=1.0674$, $p=0.3024$) po odfiltrování efektu velikosti těla značí, že se zeměpisnou šířkou velikosti teritorií a domovských okrsků klesají přibližně stejně rychle. Sklon regrese pro domovské okrsky je -0.0214 , pro teritoria -0.0231 a významně se

neliší. Nicméně signifikantní efekt typu území v analýze kovariance znamená, že oba regresní vztahy se vzájemně odlišují co do interceptu. Ten je v případě teritorií roven hodnotě 0.62, u domovských okrsků činí 0.79. Můžeme tedy konstatovat, že ve stejných zeměpisných šířkách jsou domovské okrsky větší než teritoria.



Obr. 4.36: Závislost velikostí teritorií a domovských okrsků na zeměpisné šířce po odfiltrování velikosti těla.

5 Diskuze

Frekvenční rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků

První část mé práce byla spíše popisné povahy. Charakterizovala jsem v ní vnitrodruhová a částečně i mezidruhová rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků ptáků. Vytvořené grafy a získané charakteristiky rozložení ukazují, že vnitrodruhové rozložení teritorií je přibližně log-normální. Jinými slovy, většina teritorií v rámci druhu spadá v aritmetickém měřítku do nejmenší velikostní kategorie, zatímco po zlogaritmování hodnot těchto velikostí lze pozorovat přibližně gaussovské, tj. normální rozložení (ačkoliv zleva sešikmené). Díky tomu, že jsem pro zobrazení charakteru vnitrodruhové distribuce velikostí teritorií z českých lokalit měla k dispozici dostatek dat, odpovídají výsledné histogramy i rankitové grafy tomuto rozložení poměrně dobře, obzvláště pak u početných druhů. Pro zobrazení vnitrodruhového rozložení domovských okrsků jsem shromáždila dostatečný počet pozorování jen u puštíka západního (*Strix occidentalis*). Nenašla jsem totiž druh s více než 20 záznamy stejného typu domovských okrsků měřených stejnou metodou. Nicméně na příkladu puštíka již nebylo rozložení domovských okrsků tak pravidelně log-normální jako u českých teritorií, což může pramenit ze skutečnosti, že jednotlivá pozorování puštíka nebyla provedena na stejné lokalitě ani ve stejném roce, a mohou tedy odrážet velké rozdíly mezi populacemi.

V případě mezidruhového rozložení velikostí teritorií druhů v rámci jednotlivých českých lokalit Karlštejsko, Klánovický les, Křivoklátsko a Třeboňsko bylo z grafů patrné, že je taktéž log-normálního charakteru, i když na Karlštejsku (12 druhů) a v Klánovickém lese (14 druhů) potenciálnímu hladkému průběhu distribuce velikostí teritorií zabraňoval příliš malý vzorek. Rankitové grafy však potvrdily, že rozložení zlogaritmovaných hodnot se od normálního rozložení nijak výrazně neodlišuje.

Z mezidruhového rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků zahrnutých do mého datasouboru II lze určitý log-normální trend tušit, avšak výstupy z grafů nejsou tak jednoznačné jako u vnitrodruhového rozložení. To, že distribuce zlogaritmovaných hodnot jednoznačně neodpovídá gaussovskému rozložení, ale nutně neznamená, že získané (zlogaritmované) hodnoty z normálního rozložení nepocházejí. Pravděpodobným důvodem by mohla být skutečnost, že hodnoty velikostí teritorií i domovských okrsků byly získávány ze zcela odlišných oblastí a období a také z odlišných skupin ptáků. Především v případě domovských okrsků pak navíc kvůli omezenému množství nashromážděných údajů musejí nutně odrážet vliv výběru konkrétních studií, a tedy i druhů, pro vytvoření mého datasetu, který by při uvažování výrazně vyššího počtu záznamů mohl být minimalizován.

Když odhlédneme od ryze vnitrodruhového a mezidruhového srovnání, zajímavé je zjištění, že v rámci lokalit existuje log-normalita rozložení i na úrovni společenstev. To znamená, že naprostá většina jedinců nehledě na jejich příslušnost k určitému druhu obhájí teritoria náležející do nejmenší velikostní kategorie. Po zlogaritmování velikostí jednotlivých teritorií pak dostáváme zřetelné téměř normální rozložení hodnot, byť opět lehce zleva zešikmené. Log-normální rozložení může souviset s distribucí a dělením zdrojů v krajině. Mohli bychom totiž předpokládat, že reálnou jednotkou užívající prostor a zdroje dostupné v určitém prostředí je spíše jedinec, nikoliv druh. Může to tedy odrážet nějaké dělení zdrojů v prostoru?

Je otázkou, jaký mechanismus za log-normalitou rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků stojí. Trade-off mezi ziskem ze zdrojů a energetickými náklady na obranu území, který vede k optimální velikosti teritoria (Hixon 1980), by sám o sobě vedl pravděpodobně k normálnímu rozložení velikostí teritorií, nikoliv log-normálnímu. Log-normální rozložení v případě druhových abundancí je vysvětlováno určitými biologickými procesy, jako je například postupné dělení nik mezi druhy (Tokeshi 1990), které by bylo možné aplikovat právě i na dělení zdrojů v krajině prostřednictvím obhajoby jednotlivých teritorií. Zároveň se ale nabízí i shrnující nebiologické vysvětlení, že stejně jako v případě dalších makroekologických patrností (Storch et al. 2008) celkový tvar distribucí teritorií odráží nějaký univerzální statistický proces. Log-normální rozložení hodnot různých veličin bylo totiž pozorováno i v mnoha nebiologických systémech (Nekola & Brown 2007). Dokud ovšem nebudeme vědět, jaký univerzální proces by to mohl být, není ani toto ve skutečnosti žádné vysvětlení a příčiny přibližně lognormálního rozložení velikostí teritorií a domovských okrsků zůstávají záhadou.

Univerzálnost vnitrodruhového rozložení

Velikosti teritorií v rámci druhů i mezi nimi se liší, avšak jak ukázaly akumulární křivky standardizovaných distribucí vnitrodruhových velikostí teritorií, jejich rozložení se zdá být univerzální - mají téměř totožný tvar u všech druhů, nezávisle na průměrných velikostech teritorií pro jednotlivé druhy na jednotlivých lokalitách. Téměř identický průběh vykazovaly distribuce standardizovaných velikostí teritorií jak všech druhů na jednotlivých lokalitách, tak i když byly do jednoho grafu vyneseny křivky pro konkrétní druh na každé z lokalit. Takovýto sigmoidální, téměř symetrický průběh akumulárních křivek byl pozorován i v případě distribuce druhových abundancí (Šizling et al. 2009). Je však otázkou, nakolik tato

vzájemná podobnost akumulčních křivek vypovídá o skutečné univerzálnosti vnitrodruhové distribuce velikostí teritorií. Když totiž vezmeme v úvahu, že teritoria jsou prostřednictvím proměnné *Rank* umístěné na ose x seřazena od největšího po nejmenší, je jisté, že trend může být pouze klesající. Pak je možné, že průběh křivek rozložení je vlivem těchto úprav již natolik omezen, že výrazně jinak vypadat nemůže.

Druhová specifická velikostí teritorií a domovských okrsků ptáků

Mé výsledky potvrdily hypotézu, že velikosti teritorií i domovských okrsků jsou druhově specifické, tedy že v rámci jednotlivých lokalit druhy využívají teritoria a domovské okrsky o určité, pro druh typické ploše.

Ukázala jsem však, že velikosti teritorií nejsou striktně druhově specifické, pokud zohledňujeme lokality výskytu jednotlivých populací. I když některé druhy obhájí teritoria obecně malá a jiné druhy teritoria spíše větší, pořadí druhů dle velikostí teritorií se na jednotlivých lokalitách liší. Jinými slovy, mezidruhové rozdíly ve velikostech teritorií nejsou v různých prostředích stejné. To lze vysvětlit různým charakterem prostředí. Pokud je na jedné lokalitě v porovnání s lokalitami jinými k dispozici fragmentovaný či méně kvalitní habitat poskytující danému druhu nižší celkové množství potřebných zdrojů, dá se očekávat, že tamní teritoria budou větší (např. Siffczyk et al. 2003, Glenn et al. 2004, Hansbauer et al. 2008, Leonard et al. 2008, Suedkamp Wells et al. 2008, Grzywaczewski 2009, Minderman et al. 2010). U jiných druhů využívajících jiný typ prostředí však může být velikost teritoria mezi těmi samými lokalitami srovnatelná, neboť jimi preferované prostředí se na nich neodlišuje.

Vliv velikosti těla a trofické úrovně

Silný pozitivní vliv velikosti, respektive hmotnosti těla na velikost teritorií či domovských okrsků ptáků je již několik desetiletí znám a doposud se mu věnovala řada studií (Armstrong 1965, Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Peery 2000, Haskell et al. 2002, Ottaviani et al. 2006). Původní hypotéza, že sklon logaritmicke-logaritmickeho vztahu velikosti těla a velikosti teritorií/domovských okrsků se přibližuje hodnotě 0.75, a může být tedy vysvětlen intenzitou metabolismu (McNab 1963), byla již brzy po jejím vyslovení vyvrácena. Od té doby se ukázalo, že sklon regresní přímky tohoto vztahu u ptáků není univerzální, ale každopádně bývá vyšší než oněch 0.75, a že se liší mezi jednotlivými trofickými úrovněmi (Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Ottaviani et al. 2006, Haskell et al. 2002).

V mých datech velikosti domovských okrsků stoupají s velikostí těla se sklonem 1.51 a teritoria se zvětšují se sklonem 0.87, což jsou výsledky odpovídající rozpětí dokumentovaných sklonů, které například v případě domovských okrsků dravých ptáků nabývají až hodnoty 1.9 (Peery 2000). Výrazně vyšší, téměř dvojnásobný sklon regrese pro domovské okrsky v porovnání s teritorií znamená, že domovské okrsky se s velikostí těla zvětšují mnohem rychleji nežli teritoria. Tento výsledek však může odrážet pouze vliv trofické úrovně znásobený nevyvážeností dat. Za vyšším sklonem regrese pro domovské okrsky může stát mnohem větší počet masožravých ptáků v datovém souboru domovských okrsků v porovnání s daty týkajícími se teritorií, kde figurovaly pouze tři masožravé druhy. Pro masožravce jsou totiž regresní sklony v porovnání s ostatními skupinami zpravidla nejvyšší (Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Ottaviani et al. 2006, Haskell et al. 2002), což je způsobeno tím, že masožravé druhy loví disproporčně vzácnou kořist v závislosti na své velikosti. Jinými slovy, jelikož velikost kořisti je úměrná velikosti dravce, se vzrůstající velikostí bude v krajině vzácnější, v důsledku čehož se domovské okrsky dravců zvětšují rychleji než kořist všežravců či býložravců, jejichž potrava je v prostoru obecně uspořádána pravidelněji (např. Schoener 1968).

V mých analýzách vlivu velikosti těla a trofické úrovně na velikosti teritoria či domovského okrsku nebyla interakce těchto dvou proměnných významná; sklony vztahu velikosti využívaného území a velikosti těla pro jednotlivé trofické úrovně jsem tedy dále nezkoumala, neboť v rámci typu užívaného prostředí se významně nelišily.

Po odfiltrování variability dané korelací mezi velikostí těla a dalších proměnných jsem mezi velikostí těla a plochou domovských okrsků a teritorií získala velmi podobný regresní sklon - u domovských okrsků je roven 0.42, v případě teritorií činí 0.49. Z této skutečnosti usuzuji, že samotný efekt velikosti těla působí na vzrůst velikostí domovských okrsků i teritorií srovnatelným způsobem.

Výrazně největší domovské okrsky v mém datasouboru měli skutečně masožravci. Velikosti okrsků hmyzožravců, které mnozí autoři často řadí do předchozí kategorie *karnivor*, byly srovnatelné s okrsky všežravých ptáků, i když v maximech všežravci využívali okrsky větší. Při porovnávání prostorových nároků pro jednotlivé potravní gildy ale musíme brát v úvahu skutečnost, že velikosti domovských okrsků jednotlivých trofických úrovní odráží velmi výrazný vliv velikosti těla. Největších tělesných velikostí totiž obvykle dosahují právě masožravci, jako jsou dravci a sovy. Podobně například velké všežravé druhy jako krkavec

velký (*Corvus corax*) či ořešník americký (*Nucifraga columbiana*) z čeledi krkavcovitých (Corvidae) mohou být zodpovědné za v maximech větší domovské okrsky v kategorii omnivorů. O velmi silném vlivu velikosti těla svědčí to, že čistý efekt typu potravy na velikost domovských okrsků v analýzách nebyl významný. Okrsky masožravých ptáků po odfiltrování velikosti těla byly proto pouze nepatrně větší než u hmyzožravců, přičemž domovské okrsky všežravých ptáků byly v porovnání s oběma předchozími trofickými úrovněmi výrazně menší, zřejmě v souvislosti s větší dostupností potravy plynoucí z širší škály zdrojů využívaných všežravci. Na srovnatelných velikostech domovských okrsků hmyzožravců a masožravců po odfiltrování velikosti těla a dalších proměnných se může podílet skutečnost, že do kategorie „insektivor“ jsem zařadila i ptáky, jejichž potrava nesestává pouze z hmyzu, jak by název kategorie napovídal, nýbrž i ty druhy, které se živí i jinými členovci a bezobratlými obecně. Takováto potrava, obzvláště pak větších velikostí, může být podobně jako obratlovčí kořist v krajině rozptýlena poměrně nerovnoměrně. Jelikož většina dosavadních prací řadí hmyzožravce do skupiny masožravců, mé výsledky jsou v souladu se závěry, že větší domovské okrsky vlastní masožravé druhy v porovnání s druhy všežravými (Schoener 1968, Mace & Harvey 1983, Ottaviani et al. 2006, Haskell et al. 2002).

Teritoria v mém dataseboru dosahovala největších rozměrů taktéž u masožravých ptáků, i když jejich počet byl velmi nízký (n=3), nejmenší pak obhajovali zrnožravci. I když průměrná velikost teritorií hmyzožravců a všežravců se pohybuje přibližně někde uprostřed mezi karnivory a granivory, rozptyl těchto velikostí je obrovský. V mém dataseboru totiž figurují jak druhy z tropů, kde jsou hmyzožravci v průměru větší než v temperátní zóně (Terborgh et al. 1990) a kde i všežravci jako kupříkladu trogoni (Trogonidae) jsou relativně velcí ptáci, tak druhy z mírného pásma, v němž insektivori jako kupříkladu lejskové či králíčky i omnivoři typu pěnkavy dosahují menších velikostí. Po odfiltrování vlivů všech dalších proměnných se však na rozdíl od domovských okrsků velikosti teritorií pro jednotlivé trofické úrovně již nelišily.

Stejně velikosti teritorií po odfiltrování vlivu velikosti těla a dalších proměnných pro ptáky živící se různým typem potravy mohou odrážet relativně podobnou distribuci a dostupnost potravních zdrojů v krajině pro stejně velké ptáky, jak jsem zmínila výše v případě domovských okrsků.

Latitudinální trend

V případě mých dat jsem bez odfiltrování velikosti těla a dalších proměnných mezi velikostí domovských okrsků a zeměpisnou šířkou, teplotou ani srážkami významný vztah nenašla. Pouze s teplotní sezonalitou se domovské okrsky výrazně zmenšují. Je otázkou, co způsobuje rozdílný trend v případě zeměpisné šířky a teplotní sezonality, vezmeme-li v úvahu, že tyto proměnné spolu velmi silně pozitivně korelují. Každopádně tyto spíše negativní výsledky vlivu environmentálních proměnných na velikosti domovských okrsků mohou být důsledkem působení vlivu tělesné velikosti, která s environmentálními proměnnými taky koreluje. Obecně roste se zeměpisnou šířkou (Bergmann 1847, Olson et al. 2009) a jak jsem ukázala, velmi silně pozitivně koreluje s velikostí domovských okrsků a stojí za většinou variability v jejich velikostech. Po odfiltrování vlivu velikosti těla se projevil negativní vliv zeměpisné šířky a teplotní sezonality a pozitivní vliv průměrných srážek a teploty. Jak jsem popisovala již v kapitole výsledků, je nutno vzít v potaz, že všechny tyto proměnné spolu velmi těsně korelují a společně vlastně vyjadřují zeměpisnou šířku, i když v různých směrech - zeměpisná šířka spolu s teplotní sezonalitou směrem od rovníků narůstají, zatímco průměrná roční teplota a srážky směrem od rovníků klesají.

Zjištění, že velikosti domovských okrsků i teritorií ptáků na mezidruhové úrovni klesají se zeměpisnou šířkou a s ní související teplotní sezonalitou a zvětšují se s průměrnou teplotou a množstvím srážek, je na poli ekologie ptáků nové. Pokud je mi dobře známo, pouze Peery (2000) se zabýval kromě jiného také vlivem zeměpisné šířky na mezidruhovou variabilitu ve velikostech domovských okrsků dravých ptáků, nicméně žádný vliv neodhalil. Tento negativní výsledek autor odůvodnil výraznou variabilitou primární produktivity v rámci jednotlivých zeměpisných šířek, způsobenou rozdíly v teplotách a srážkách. Kromě výše zmíněné studie mi není známa žádná, která by na mezidruhovou variabilitu ve velikostech teritorií či domovských okrsků ptáků pohlížela z makroekologického hlediska ve smyslu vlivu klimatických proměnných. Naproti tomu v případě savců se vlivem zeměpisné šířky a srážek na velikosti domovských okrsků zabývalo pár klasických studií již v 80. letech (Harestad & Bunnell 1979, Lindstedt et al. 1986). Jejich autoři zjistili přesně opačné výsledky, tedy že domovské okrsky savců se zvětšují se zeměpisnou šířkou a zmenšují se s průměrným ročním úhrnem srážek. Stejný vztah byl nalezen také na vnitrodruhové úrovni u tří druhů šelem (Gompper & Gittleman 1991).

Negativní vztah velikostí teritorií a zeměpisné šířky zjištěný v rámci mé práce je v souladu s pracemi Terborgh et al. (1990), Robinson et al. (2000), Stouffer (2007) a Johnson

et al. (2011), které uvádějí velikosti teritorií ptáků z tropického pralesa přibližně o jeden řád větší než teritoria obhajovaná příbuznými druhy v mírném pásmu. V tropické oblasti dosahuje primární produktivita nejvyšších hodnot. Zeměpisná šířka ve výše zmíněných studiích domovských okrsků zastupuje produktivitu prostředí (Harestad & Bunnell 1979, Gompper & Gittleman 1991), ačkoliv lze namítat, že zeměpisná šířka s produktivitou prostředí pouze koreluje (Nilsen & Linnell 2006). Nicméně, budeme-li skutečně předpokládat, že zeměpisná šířka či množství srážek souvisejí s primární produktivitou, pak by z mých výsledků vyplývalo, že s produktivitou prostředí se teritoria a domovské okrsky zvětšují. To je opačný trend, než jaký byl dokumentován u savců (Harestad & Bunnell 1979, Lindstedt et al. 1986, Gompper & Gittleman 1991). Zároveň je proti předpokladům, že v produktivnějším prostředí postačí jedincům menší prostor, neboť takovéto prostředí jim nabízí potřebné množství zdrojů. Nicméně připomeňme, že mnou analyzovaná data představují domovské okrsky a teritoria ptáků v hnízdní sezóně. Navzdory dlouho přetrvávajícímu obecnému přesvědčení, že produktivita prostředí je nejvyšší v lesích tropického pásma, Huston & Wolverton (2009) ukázali, že během vegetační sezóny, a možná i v absolutním měřítku, je nejproduktivnější naopak temperát. Ve výsledku je tedy množství zdrojů, jako je např. hmyz, nižší v tropech než ve vrcholné vegetační sezóně během jarního hnízdění v temperátních oblastech (Hails 1982). Velikost teritorií v hnízdní sezóně klesající směrem od rovníků k pólům je pak pochopitelná. Ptáci v tropickém prostředí, které je během hnízdění méně úživné než v mírném pásmu, totiž musejí k uspokojení svých energetických požadavků získávat zdroje z většího území. Dalším faktorem vysvětlujícím klesající velikosti teritorií směrem od rovníku může být latitudinální trend v druhové bohatosti (např. Hillebrand et al. 2004), tedy nárůst počtu druhů směrem k rovníku, spojený s mnohem menšími populačními hustotami v tropickém pásmu (Karr 1971, Terborgh et al. 1990, Johnson et al. 2011), s čímž souvisí i větší teritoria.

Ukázala jsem, že po odfiltrování vlivu velikosti těla je trend poklesu velikostí domovských okrsků a teritorií se zeměpisnou šířkou téměř totožný. Liší se však velikost území v rámci daných zeměpisných šířek, tj. domovské okrsky jsou větší než teritoria, což je ale skutečnost již dobře známá (Schoener 1968, Naguib et al. 2001, Ottaviani et al. 2006, Anich et al. 2009). Jedním z vysvětlení může být to, že teritoria, tedy obhajovaná území, se mezi sebou na rozdíl od domovských okrsků nepřekrývají, a proto nutně musí být menší. Kromě toho lze uvažovat, že mapovací metoda studia teritorií je založena na předpokladu jejich nulového překryvu, což ve výsledku může vést k ještě menším dokumentovaným velikostem teritorií.

Nadmořská výška

S nadmořskou výškou podle mých výsledků velikosti domovských okrsků stoupají, a to jak před odfiltrováním vlivu ostatních proměnných, tak i po něm, přičemž čistý vliv nadmořské výšky vysvětluje dokonce ještě více variability ve velikostech domovských okrsků.

Moje zjištění tedy odporuje obecnému předpokladu, že altitudinální gradient, tedy změna podmínek prostředí podél vyšších nadmořských výšek, odpovídá gradientu latitudinálnímu (Stevens 1992), protože mnou zjištěný pozitivní trend ve velikostech domovských okrsků s nadmořskou výškou je opačný v porovnání s negativní závislostí velikosti domovských okrsků na zeměpisné šířce. Vysvětlení může spočívat v produktivitě prostředí. Ačkoliv jsou si totiž altitudinální a latitudinální gradienty v mnohém podobné, liší se ale v charakteru celkové sezonality prostředí. V horách tropů je stejně jako v tropických nížinách krátký den, v důsledku čehož budou méně produktivní než hory ve vyšších zeměpisných šířkách během vegetační sezóny. Produktivita v tropických horách bude pravděpodobně nižší i z důvodu vyššího úhrnu srážek, který obecně v tropickém pásmu způsobuje rapidní vyplavování živin z půdy (Sanchez 1976).

Snižující se produktivita tedy nejspíš skutečně ovlivňuje distribuci a skladbu habitatu a samozřejmě i množství zdrojů, což se projevuje zvětšováním využívaného území. Například na větší fragmentaci lesního pokryvu ptáci mohou reagovat zvětšováním domovských okrsků (např. Siffczyk et al. 2003, Glenn et al. 2004, Hansbauer et al. 2008, Leonard et al. 2008, Suedkamp Wells et al. 2008, Grzywaczewski 2009, Minderman et al. 2010).

Ačkoliv v analýze PCA pro teritoria nebyla nadmořská výška nijak interpretovatelná (nekorelovala dobře s žádnou hlavní osou), v důsledku čehož jsem ji z následného modelu vyřadila, její efekt bez odfiltrování vlivu dalších možných proměnných byl velmi výrazně negativní. To by odpovídalo výsledkům negativního vztahu velikostí teritorií se zeměpisnou šířkou.

Srážková sezonalita

Jak ukázala ordinační analýza PCA u domovských okrsků i teritorií, srážková sezonalita nekoreluje se sezonalitou teplotní ani s dalšími klimatickými proměnnými. Teplotní sezonalita je dána především zeměpisnou šířkou – v tropickém pásmu je teplota víceméně neměnná. Směrem od rovníku tato sezonalita narůstá a projevuje se například střídáním ročních období v mírném pásmu. Srážková sezonalita naproti tomu představuje kolísání

množství srážek v průběhu roku a jak je patrné z výsledků analýzy hlavních komponent PCA, se zeměpisnou šířkou nekoreluje.

Velikost domovských okrsků bez odstranění vlivu jiných proměnných se srážkovou sezonalitou dle mých výsledků výrazně roste, což znamená, že okrsky jsou větší ve srážkově nestabilním prostředí. To by odpovídalo všeobecnému předpokladu, že v nestálém prostředí budou zdroje distribuovány nepravidelněji, a proto budou mít ptáci větší domovské okrsky, které zahrnují dostatečné množství zdrojů. Nicméně čistý vliv samotné srážkové sezonality, tedy po odstranění vlivu ostatních proměnných, již nebyl významný, i když z grafu lze vytušit velmi mírnou negativní tendenci.

V případě teritorií byla situace opačná. Velikost teritorií se srážkovou sezonalitou nekorelovala, nicméně po odfiltrování dalších působících proměnných byl jejich vztah významně negativní, ačkoliv míra vysvětlené variability ve velikostech teritorií představovala jen asi 2 %. Výsledek tedy indikuje, že teritoria jsou největší v prostředích, kde se množství srážek mezi jednotlivými měsíci v roce příliš nemění. To je v rozporu s obecným názorem, že velikost domovských okrsků či teritorií roste s klesající mírou prediktability prostředí, a tedy i zdrojů. Tento rozpor jsme však viděli i v případě negativního vztahu se zeměpisnou šířkou, potažmo teplotní sezonalitou. Tak i zde by mohla být pravděpodobným vysvětlením produktivita prostředí. Ačkoliv výsledný vztah není triviální, bylo by možné uvažovat, že v případě prostředí s velmi stabilním ale velmi nízkým úhrnem srážek mohou být teritoria velká, neboť takovéto prostředí je velmi neúživné. V dalším případě, kdy je v prostředí velmi stabilní, nicméně velmi vysoký úhrn srážek, může docházet k překotnému vyplavování živin z půdy a negativnímu ovlivňování produktivity, výsledkem čehož by byla opět rozsáhlá teritoria. Tento vztah by však bylo dobré podrobit dalšímu zkoumání, nejlépe na základě většího a heterogennějšího vzorku.

Habitat

Velká většina záznamů velikostí domovských okrsků zahrnutých do mých analýz byla získána v prostředí, které jsem kategorizovala jako *les*. Tím, že jsem nespecifikovala, o jaký typ lesa se jedná, jako například tropický deštný les, mediteránní či boreální les, jsem minimalizovala korelaci se zeměpisnou šířkou a s ní souvisejícími proměnnými prostředí. Z tohoto důvodu však do kategorie *les* náleží většina dat, především pak u souboru teritorií, kde podstatná část zahrnutých druhů pocházela z tropického deštného lesa a z temperátních lesů České republiky. Proto jsem faktor *HABITAT* z analýzy teritorií vyřadila.

V případě domovských okrsků bez odfiltrování vlivu ostatních proměnných se ukázaly být okrsky největší ve městech, zatímco nejmenší v rozptýlené zeleni. Ostatní typy habitatů se co do velikostí teritorií mezi sebou nijak zvlášť nelišily, ačkoliv v travnatých prostředích a především v lesích byl znát poměrně veliký rozptyl těchto velikostí. Po odfiltrování dalších proměnných se rozdíly mezi habitaty ještě více zmenšily, nicméně výrazně nejmenší domovské okrsky byly nalezeny v kategorii rozptýlená zeleň, tedy v mozaikovitě krajině sestávající z více typů habitatu. Ačkoliv typ habitatu byl proměnnou, jejíž čistý efekt vysvětloval nejvíce variability, jedinou signifikantní hladinou byla právě rozptýlená zeleň. Toto zjištění je poměrně překvapivé, neboť odporuje všeobecnému předpokladu, že v souvislém prostředí jsou okrsky malé, zatímco ve fragmentované krajině s různými typy prostředí jsou k získání potřebného množství preferovaných zdrojů nutné okrsky větší (např. Siffczyk et al. 2003, Glenn et al. 2004, Hansbauer et al. 2008, Leonard et al. 2008, Suedkamp Wells et al. 2008, Grzywaczewski 2009, Minderman et al. 2010).

Při interpretování výsledků je však potřeba vzít v úvahu, že tato kategorie byla definována poměrně široce a typ prostředí i míra jeho mozaikovitosti se případ od případu lišila.

Metoda

Do své práce jsem zahrнула pouze data týkající se teritorií a domovských okrsků vymezených pomocí dvou nejběžněji používaných statistických metod. První byla metoda nejmenších polygonů zahrnujících 100 % bodů výskytu jedince (*minimum convex polygons*, 100% MCP), která je tradiční a velmi hojně používanou metodou vymezení velikostí teritorií a domovských okrsků ptáků (Powell 2000). Druhou metodou je stále oblíbenější *fixed kernel method*, zohledňující 95% výskytu jedince (95% FKM).

Je již známo, že velikosti území vyměřené pomocí MCP bývají mnohem méně přesné v porovnání s metodou FKM, neboť v případě nejmenších polygonů mají velikosti plochy tendenci narůstat s množstvím pozorování (Börger et al. 2006a). Domovské okrsky v mých datech byly naopak mírně větší, pokud byly měřeny metodou FKM, i když rozptyl hodnot naměřených pomocí obou metod byl poměrně srovnatelný. V každém případě v žádné z mnou provedených analýz typ použité metody neměl na velikosti domovských okrsků signifikantní vliv.

Podobně jako v celé této práci zde pravděpodobně hrál velkou roli výběr konkrétních studií používajících jednu či druhou z metod na konkrétní druhy ptáků. Pro spolehlivé potvrzení rozdílu v použití těchto dvou metod by bylo třeba, aby každý druh byl zkoumán oběma metodami. Takováto data jsem ale bohužel měla k dispozici ve zcela nedostatečném množství.

Ačkoliv jsem netestovala vliv metod sledování pohybů ptáků, jako je radiotelemetrie či mapování teritorií, na základě kterých jsou velikosti teritorií či domovských okrsků vyměřovány metodou MCP nebo FKM, naprostá většina teritorií v mých datech byla vymezována pomocí klasické mapovací metody (spot-mapping) a v mnohem menší části se jednalo o sledování značených jedinců. V případě některých spíše skrytě žijících druhů, jejichž detekce v hustém podrostu je obtížná, byla data z mapování teritorií doplňována aplikací radiotelemetrické metody (Stouffer 2007, Johnson et al. 2011, Frantz 2013). V případě domovských okrsků je však patrné, že většina autorů minimálně již od přelomu 80. a 90. let minulého století používá především radiotelemetrickou metodu, která je považována za spolehlivý způsob vymezování pohybů sledovaných jedinců v krajině.

6 Závěr

Ve své práci jsem se snažila popsat charakter distribuce vnitrodruhových i mezidruhových velikostí teritorií a domovských okrsků ptáků a především pak jejich mezidruhovou variabilitu ve vztahu k velikosti těla a různým charakteristikám prostředí.

Ukázala jsem, že zdaleka nejvíce teritorií a domovských okrsků na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni spadá do nejmenší velikostní kategorie, a mají tedy podobně jako mnohé další makroekologické veličiny přibližně log-normální charakter. Ten je patrný především, zkoumáme-li tento vztah v rámci jedné populace či společenstva. Toto rozložení se zdá být pro jednotlivé druhy univerzální, a to bez ohledu na průměrnou velikost teritorií či typ prostředí. Dále jsem potvrdila hypotézu, že velikost teritorií a domovských okrsků patří mezi druhově specifické charakteristiky. Kolísání velikostí teritorií na různých lokalitách však svědčí spíše o určitém druhově specifickém rozmezí velikostí, nežli o pevně daných plochách teritorií pro jednotlivé druhy.

V rámci této práce jsem potvrdila pozitivní vztah mezi velikostí teritorií a domovských okrsků na jedné straně a velikostí těla ptáků na straně druhé, a to se sklony 1.5 pro domovské okrsky a 0.87 v případě teritorií. Ukázala jsem, že velikosti domovských okrsků i teritorií vzrůstají směrem k rovníku do oblastí teplotně stabilních, s vyššími průměrnými srážkami a teplotou, přičemž domovské okrsky jsou obecně v daných zeměpisných šířkách větší než teritoria. Dále jsem zjistila, že domovské okrsky se zvětšují směrem do vyšších nadmořských výšek a teritoria jsou menší ve srážkově sezonnějším prostředí. Je pravděpodobné, že všechny tyto trendy mají jeden společný jmenovatel, kterým je produktivita prostředí. Pokud bychom uvažovali, že ta je v tropech v porovnání s temperátními oblastmi během hnízdní sezóny nižší, zjištěné vztahy odpovídají všobecnému předpokladu, že se snižující se úživností prostředí dochází ke zvětšování teritorií a domovských okrsků, aby zahrnuły dostatečné množství zdrojů.

Ačkoliv je teritorialitě ptáků a jejich pohybu v prostoru již tradičně věnován poměrně velký zájem, vědecká pozornost je stále zaměřována na studium jednotlivých druhů a studie makroekologických patrností na mezidruhové škále ve velké míře chybí. Touto prací jsem se pokusila přispět k lepšímu poznání prostorové ekologie ptáků na velkých škálách.

7 Seznam literatury

*sekundární citace

Anich N. M., Benson T. J. & Bednarz J. C. (2009) Estimating territory and home-range sizes: Do singing locations alone provide an accurate estimate of space use? *The Auk*, **126**(3): 626-634.

Anich N. M., Benson T. J. & Bednarz J. C. (2010) Factors influencing home-range size of Swainson's Warblers in Eastern Arkansas. *The Condor*, **112**(1): 149-158.

Armstrong J. T. (1965) Breeding home range in the Nighthawk and other birds: Its evolutionary and ecological significance. *Ecology*, **46**(5): 619-629.

Barg J. J., Jones J., & Robertson R. J. (2005) Describing breeding territories of migratory passerines: suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. *Journal of Animal Ecology*, **74**(1): 139-149.

Barraquand F. & Murrell D. J. (2011) Evolutionary stable consumer home range size in relation to resource demography and consumer spatial organization. *Theoretical Ecology*, doi: 10.1007/s12080-011-0148-7.

Belthoff J. R., Sparks E. J. & Ritchison G. (1993) Home ranges of adult and juvenile Eastern Screech-Owls: Size, Seasonal. *J. Raptor Res*, **27**(1): 8-15.

Benedict L. (2009) Long-term occupancy of home ranges and short-term changes in use of habitat by California towhees (*Pipilo crissalis*). *The Southwestern Naturalist*, **54**(3): 324-330.

***Bergmann K.** (1847) Ueber die verhältnisse der warmeökonomie der thiere zu ihrer grosse. *Gott. stud.*, **3**:595-708

Bibby C. J., Burgess N. D. & Hill D. A. (2012) *Bird census techniques*. Academic press.

Bibby C. J., Marsden S. & Jones M. (1998) *Bird surveys*. Expedition Advisory Centre.

Bloom P. H., McCrary M. D. & Gibson M. J. (1993) Red-shouldered Hawk home-range and habitat use in southern California. *The Journal of wildlife management*, 258-265.

Bloxton Jr T. D. (2002) Prey abundance, space use, demography, and foraging habitat of northern goshawks in western Washington (Doctoral dissertation, University of Washington).

Biedermann R. (2003) Body size and area-incidence relationships: Is there a general pattern? *Global Ecology and Biogeography*, **12**(5): 381-387.

- Börger L., Franconi N., De Michele G., Gantz A., Meschi F., Manica A., Lovari S. & Coulson T.** (2006a) Effects of sampling regime on the mean and variance of home range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**(6): 1393-1405.
- Börger L., Franconi N., Ferretti F., Meschi F., De Michele G. & Gantz A.** (2006b) An integrated approach to identify spatio-temporal and individual-level determinants of animal home range size. *American Naturalist*, **168**: 471–485.
- Börger L., Dalziel B. D. & Fryxell J. M.** (2008) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology letters*, **11**(6): 637-650.
- Brandt M. J. & Cresswell W.** (2008) Breeding behaviour, home range and habitat selection in Rock Firefinches *Lagonosticta sanguinodorsalis* in the wet and dry season in central Nigeria. *Ibis*, **150**(3): 495-507.
- Brewer R.** (1955) Size of home range in eight bird species in a southern Illinois swamp-thicket. *The Wilson Bulletin*, 140-141.
- Broughton R. K., Hinsley S. A., Bellamy P. E., Hill R. A. & Rothery P.** (2006) Marsh Tit *Poecile palustris* territories in a British broad-leaved wood. *Ibis*, **148**(4): 744-752.
- Brown J. L.** (1969) Territorial Behavior and Population Regulation in Birds: A Review and Re-Evaluation. *The Wilson Bulletin*, **81**(3): 293-329.
- Brown J. L. & Orians G. H.** (1970) Spacing patterns in mobile animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **1**: 239-262.
- Brown J. H., Gilgooly J. F., Allen A. P., Savage V. M. & West G. B.** (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**(7): 1771-1789.
- Brown J. H. & Maurer B. A.** (1989) Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, **243**(4895): 1145-1150.
- Burt W. H.** (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, **24**(3): 346-352.
- Caccamise D. F. & Hedin R. S.** (1985) An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds. *The Wilson Bulletin*, 306-318.
- Cardinal S. N.** (2005) *Conservation of Southwestern Willow Flycatchers: Home range and habitat use by an endangered passerine* (Doctoral dissertation, Northern Arizona University).
- Carey A. B., Reid J. A. & Horton S. P.** (1990) Spotted owl home range and habitat use in southern Oregon coast ranges. *The Journal of Wildlife Management*, 11-17.

Cramp S. (2006) *The Birds of the Western Palearctic interactive*. Oxford University Press and BirdGuides.

Dale S. & Slembe B. (2005) Effects of selective logging (50 years ago) on habitat use and ranging behaviour of a forest understorey bird (red-tailed bristlebill, *Bleda syndactyla*) in Uganda. *African Journal of Ecology*, **43**(2): 114-122.

Duca C., Guerra T. J. & Marini M. Â. (2006) Territory size of three Antbirds (Aves, Passeriformes) in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **23**(3): 692-698.

Dunning Jr. J. B. (2008) CRC Handbook of avian body masses, 2nd edition – CD version.

Fancy S. G., Sugihara R. T., Jeffrey J. J. & Jacobi J. D. (1993) Site tenacity of the endangered Palila. *The Wilson Bulletin*, 587-596.

Fernández M., Oria J., Sánchez R., Gonzalez L. M. & Margalida A. (2009) Space use of adult Spanish imperial eagles *Aquila adalberti*. *Acta Ornithologica*, **44**(1): 17-26.

Finck P. (1990) Seasonal variation of territory size with the little owl (*Athene noctua*). *Oecologia*, **83**(1): 68-75.

Frantz M. W. (2013) Is spot mapping missing important aspects of golden-winged warbler (*Vermivora chrysoptera*) breeding habitat? (Doctoral dissertation, Indiana University of Pennsylvania).

Framis H., Holroyd G. L. & Mañosa S. (2011) Home range and habitat use of little owl (*Athene noctua*) in an agricultural landscape in coastal Catalonia, Spain. *Animal Biodiversity and Conservation*, **34**(2): 369-378.

Fraser G. S. & Stutchbury B. J. (2004) Area-sensitive forest birds move extensively among forest patches. *Biological Conservation*, **118**(3), 377-387.

Garza V., Suárez F., Herranz J., Traba J., De la Morena E. L. G., Morales M. B., ... & Castañeda M. (2005) Home range, territoriality and habitat selection by the Dupont's lark *Chersophilus duponti* during the breeding and post-breeding periods. *Ardeola*, **52**(1): 133-146.

Glenn E. M., Hansen M. C. & Anthony R. G. (2004) Spotted owl home-range and habitat use in young forests of western Oregon. *Journal of Wildlife Management*, **68**(1): 33-50.

Gompper M. E. & Gittleman J. L. (1991) Home Range Scaling: Intraspecific and Comparative Trends. *Oecologia*, **87**(3): 343-348.

- Gorrell J. V., Ritchison G. & Morton E. S.** (2005) Territory size and stability in a sedentary neotropical passerine: is resource partitioning a necessary condition?. *Journal of Field Ornithology*, **76**(4): 395-401.
- Greenwood J. J. D., Gregory R. D., Harris S., Morris P. A. & Yalden D. W.** (1996) Relations between abundance, body size, and species number in British birds and mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, **351**(1337): 265-278.
- Grzywaczewski G.** (2009) Home range size and habitat use of the Little Owl *Athene noctua* in East Poland. *Ardea*, **97**(4): 541-545.
- Hails C. J.** (1982) A comparison of tropical and temperate aerial insect abundance. *Biotropica*, 310-313.
- Hansbauer M. M., Storch I., Pimentel R. G. & Metzger J. P.** (2008) Comparative range use by three Atlantic Forest understory bird species in relation to forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology*, **24**(03): 291-299.
- Hanski I. K.** (1992) Territorial behaviour and mixed reproductive strategy in the Chaffinch. *Ornis Scandinavica*, 475-482.
- Haskell J. P., Ritchie M. E. & Olf H.** (2002) Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges. *Nature*, **418**: 527-530.
- Hendl J.** (2009) Přehled statistických metod: *Analýza a metaanalýza dat*. Praha: Portál.
- Hertz P. E., Remsen J. V. & Zones S. I.** (1976) Ecological complementarity of three sympatric parids in a California oak woodland. *Condor*, 307-316.
- Hillebrand H.** (2004) On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist*, **163**(2):192-211.
- Hinam H. L. & Clair C. C.** (2008) High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. *Biological Conservation*, **141**(2): 524-535.
- Hixon M. A.** (1980) Food Production and Competitor Density as the Determinants of Feeding Territory Size. *The American Naturalist*, **115**(4): 510-530.
- Holt C. A., Fuller R. J. & Dolman P. M.** (2010) Experimental evidence that deer browsing reduces habitat suitability for breeding Common Nightingales *Luscinia megarhynchos*. *Ibis*, **152**(2): 335-346.
- Huston M. A. & Wolverton S.** (2009) The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecological monographs*, **79**(3): 343-377.
- Jetz W., Carbone C., Fulford J. & Brown J. H.** (2004) The scaling of animal space use.

- Johnson E. I., Stouffer P. C. & Vargas C. F.** (2011) Diversity, biomass, and trophic structure of a central Amazonian rainforest bird community. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **19**(1): 1-16.
- Kanegae M. F.** (2013) Home range size of the collared crescentchest, *Melanopareia torquata* (Melanopareidae) during the reproductive period in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia-Brazilian Journal of Ornithology*, **21**(52): 5.
- Karr J. R.** (1971) Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs*, 207-233.
- Kattan G. H. & Beltran J. W.** (2002) Rarity in antpittas: territory size and population density of five *Grallaria* spp. in a regenerating habitat mosaic in the Andes of Colombia. *Bird Conservation International*, **12**(03): 231-240.
- Kelt D. A. & Van Vuren D. H.** (2001) The ecology and macroecology of mammalian home range area. *The American Naturalist*, **157**(6): 637-645.
- Kenward R.** (1987) Telemetry in studies of predation. *J. Raptor Res*, **21**(4): 139-141.
- Kenward R. E.** (2001) A Manual for Wildlife Radiotracking. *Academic Press*, London.
- Kenward R. E.** (2004) Radio-tagging. In: Sutherland W. J., Newton I. & Green R. E. (eds.) Bird ecology and conservation: A handbook of techniques. *Oxford University Press*, Oxford, 141-160.
- Kenward R. E., Rushton S. P., Perrins C. M., Macdonald D. W. & South A. B.** (2002) From marking to modelling: Dispersal study techniques for land vertebrates. In: Bullock J. M., Kenward R. E. & Hails R. S. (eds.) Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society. *Blackwell Publishing*, Oxford, 50-71.
- Lehnen S. E., & Rodewald A. D.** (2009) Investigating area-sensitivity in shrubland birds: responses to patch size in a forested landscape. *Forest Ecology and Management*, **257**(11): 2308-2316.
- Leonard T. D., Taylor P. D. & Warkentin I. G.** (2008) Landscape structure and spatial scale affect space use by songbirds in naturally patchy and harvested boreal forests. *The Condor*, **110**(3): 467-481.
- Lindstedt S. L., Miller B. J. & Buskirk S. W.** (1986) Home range, time, and body size in mammals. *Ecology*, 413-418.
- Lorenz T. J. & Sullivan K. A.** (2009) Seasonal differences in space use by Clark's Nutcrackers in the Cascade Range. *The Condor*, **111**(2): 326-340.
- Lövy M. & Riegert J.** (2013) Home Range and Land Use of Urban Long-Eared Owls. *The Condor*, **115**(3): 551-557.

- Mace G. M. & Harvey P. H.** (1983) Energetic constraints on home-range size. *The American Naturalist*, **121**(1): 120-132.
- Mannan R. W. & Boal C. W.** (2000) Home range characteristics of male Cooper's Hawks in an urban environment. *The Wilson Bulletin*, **112**(1): 21-27.
- Marzluff J. M., Knick S. T., Vekasy M. S., Schueck L. S. & Zarriello T. J.** (1997) Spatial use and habitat selection of golden eagles in southwestern Idaho. *The Auk*, 673-687.
- Mazerolle D. F. & Hobson K. A.** (2004) Territory size and overlap in male Ovenbirds: Contrasting a fragmented and contiguous boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, **82**(11): 1774-1781.
- McFarland K. P., Rimmer C. C., Frey S. J., Faccio S. D. & Collins B. B.** (2008) Demography, ecology and conservation of Bicknell's Thrush in Vermont, with a special focus on the Northeastern Highlands. *Vermont Center for Ecostudies, Technical Report*, **8**(03).
- McKibbin R. & Bishop C. A.** (2012) Size of territories and home ranges of male Western Yellow-breasted Chats (*Icteria virens auricollis*) in British Columbia. *The Canadian Field-Naturalist*, **126**(2): 152-156.
- McLoughlin P. D., Ferguson S.H. & Messier F.** (2000) Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. *Evolutionary Ecology*, **14**: 39-60.
- McNab B. K.** (1963) Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist*, **97**(894): 133-140.
- Minderman J., Reid J. M., Hughes M., Denny M. J. H., Hogg S., Evans P. G. H. & Whittingham M. J.** (2010) Novel environment exploration and home range size in starlings *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*, **21**(6): 1321-1329.
- ***Morton E. S.** (1980) Adaptations to seasonal changes by migrant land birds in the Panama Canal Zone. *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behavior, distribution, and conservation* (A. Keast and E.S. Morton, Eds.). *Smithsonian Institution Press, Washington, DC*, 437-453.
- Naguib M., Altenkamp R. & Griessmann B.** (2001) Nightingales in space: song and extra-territorial forays of radio tagged song birds. *Journal für Ornithologie*, **142**(3): 306-312.
- Nekola J. C. & Brown J. H.** (2007) The wealth of species: ecological communities, complex systems and the legacy of Frank Preston. *Ecology Letters*, **10**(3): 188-196.
- Nice M. M.** (1941) The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist*, **26**(3): 441-487.
- Nilsen E. B. & Linnell J. D.** (2006) Intra-specific variation and taxa-sampling affects the home range - body mass relationship. *Acta theriologica*, **51**(3): 225-232.

- Nilsen E. B., Pedersen S., & Linnell J. D.** (2008) Can minimum convex polygon home ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? *Ecological Research*, **23**(3): 635-639.
- Noble G. K.** (1939) The role of dominance in the social life of birds. *The Auk*, **56**(3): 263-273.
- Odum E. P. & Kuenzler E. J.** (1955) Measurement of territory and home range size in birds. *The Auk*, **72**(2): 128-137.
- Olsen J., Downs J. A., Tucker T. & Trost S.** (2011) Home-range size and territorial calling of southern boobooks (*Ninox novaeseelandiae*) in adjacent territories. *The Journal of Raptor Research*, **45**(2): 136-142.
- Olson V. A., Davies R. G., Orme C. D. L., Thomas G. H., Meiri S., Blackburn T. M., ... & Bennett P. M.** (2009) Global biogeography and ecology of body size in birds. *Ecology Letters*, **12**(3): 249-259.
- Osmun A. E. & Mennill D. J.** (2011) Acoustic monitoring reveals congruent patterns of territorial singing behaviour in male and female tropical wrens. *Ethology*, **117**(5): 385-394.
- Ottaviani D., Cairns S. C., Oliverio M. & Boitani L.** (2006) Body mass as a predictive variable of home-range size among Italian mammals and birds. *Journal of Zoology*, **269**(3): 317-330.
- Pasinelli G.** (2000) Oaks (*Quercus sp.*) and only oaks? Relations between habitat structure and home range size of the middle spotted woodpecker (*Dendrocopos medius*). *Biological Conservation*, **93**(2): 227-235.
- Patton L. L., Maehr D. S., Duchamp J. E., Fei S., Gasset J. W. & Larkin J. L.** (2010) Do the Golden-winged Warbler and Blue-winged Warbler Exhibit Species-specific Differences in their Breeding Habitat Use? La Paruline à ailes dorées et la Paruline à ailes bleues montrent-elles des différences propres à l'espèce dans l'utilisation de leur habitat de reproduction?. *Avian Conservation and Ecology*, **5**(2): 2.
- Peery M. Z.** (2000) Factors affecting interspecies variation in home-range size of raptors. *The Auk*, **117**(2): 511-517.
- Pekár S. & Brabec M.** (2009) *Moderní analýza biologických dat, Zobecněné lineární modely v prostředí* R. Scientia, Praha.
- Pérez-García J. M., Margalida A., Afonso I., Ferreiro E., Gardiazábal A., Botella F. & Sánchez-Zapata J. A.** (2013) Interannual home range variation, territoriality and overlap in breeding Bonelli's Eagles (*Aquila fasciata*) tracked by GPS satellite telemetry. *J Ornithol*, **154**: 63-71.

- Pons P., Bas J. M., Prodon R., Roura-Pascual N. & Clavero M.** (2008) Territory characteristics and coexistence with heterospecifics in the Dartford warbler *Sylvia undata* across a habitat gradient. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**(8): 1217-1228.
- Poole A.** (2005) The birds of North America online: <http://bna.birds.cornell.edu/BNA/>. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca.
- Potter P. E.** (1972) Territorial behavior in Savannah Sparrows in southeastern Michigan. *The Wilson Bulletin*, 48-59.
- Powell L. L., Hodgman T. P. & Glanz W. E.** (2010) Home ranges of Rusty Blackbirds breeding in wetlands: How much would buffers from timber harvest protect habitat?. *The Condor*, **112**(4): 834-840.
- Powell R. A.** (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In: Boitani L. & Fuller T. K. (eds.) *Research Techniques in Animal Ecology*. Columbia University Press, New York, 65-110.
- Reichard D. G., & Ketterson E. D.** (2012) Estimation of female home-range size during the nestling period of dark-eyed juncos. *The Wilson Journal of Ornithology*, **124**(3): 614-620.
- Reif J.** (2003) Faktory ovlivňující diverzitu, početnost a velikost teritorií ptáků v lesních společenstvech CHKO Křivoklátska a CHKO Třeboňska (makroekologický přístup v malém měřítku). *Diplomová práce, Ústav pro životní prostředí, PŘF UK, Praha*.
- Renken R. B. & Wiggers E. P.** (1989) Forest characteristics related to pileated woodpecker territory size in Missouri. *Condor*, 642-652.
- Robinson W. D., Brawn J. D. & Robinson S. K.** (2000) Forest bird community structure in central Panama: influence of spatial scale and biogeography. *Ecological Monographs*, **70**(2), 209-235.
- Rolando A., Cavallini P., Cursano B. & Olsen A.** (1995) Non-territorial behaviour and habitat selection in the Jay *Garrulus glandarius* in a Mediterranean coastal area during the reproductive period. *Journal of Avian Biology*, 154-161.
- Rolstad J., Løken B. & Rolstad E.** (2000) Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. *Oecologia*, **124**(1): 116-129.
- Roth J. E., Kelly J. P., Sydeman W. J. & Colwell M. A.** (2004) Sex differences in space use of breeding Common Ravens in western Marin County, California. *The Condor*, **106**(3): 529-539.
- *Rowan M. K.** (1966) Territory as a density-regulating mechanism in some South African birds. *Ostrich*, **37**(S1): 397-408.
- Rutz C.** (2006) Home range size, habitat use, activity patterns and hunting behaviour of urban-breeding Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *ARDEA-WAGENINGEN*, **94**(2): 185.

***Sanchez P. A. (1976)** Properties and management of soils in the tropics. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.

Scarpignato A. L. & George T. L. (2013) Space use by Common Ravens in Marbled Murrelet nesting habitat in northern California. *Journal of Field Ornithology*, **84**(2): 147-159.

Schoener T. W. (1968) Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, **49**(1): 123-141.

Seaman D. E. & Powell R. A. (1996) An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology*, **77**(7): 2075-2085.

Seaman D. E., Millsbaugh J. J., Kernohan B. J., Brundige G. C., Raedeke K. J. & Gitzen R. A. (1999) Effects of sample size on kernel home range estimates. *The journal of wildlife management*, 739-747.

Seastedt T. R. & MacLean S. F. (1979) Territory size and composition in relation to resource abundance in Lapland Longspurs breeding in arctic Alaska. *The Auk*, 131-142.

Siffczyk C., Brotons L., Kangas K. & Orell M. (2003) Home range size of willow tits: A response to winter habitat loss. *Oecologia*, **136**(4): 635-642.

Silva M., Brown J. H. & Downing J. A. (1997) Differences in population density and energy use between birds and mammals: A macroecological perspective. *Journal of Animal Ecology*, **66**(3): 327-340.

Slater P. J. B. & Mann N. I. (2004) Why do the females of many bird species sing in the tropics? *Journal of Avian Biology*, **35**(4): 289-294.

Smith R. L. (1963) Some ecological notes on the Grasshopper Sparrow. *The Wilson Bulletin*, 159-165.

Springborn E. G. & Meyers J. M. (2005) Home range and survival of breeding painted buntings on Sapelo Island, Georgia. *Wildlife Society Bulletin*, **33**(4): 1432-1439.

Sternalski A., Bavoux C., Burneleau G. & Bretagnolle V. (2008) Philopatry and natal dispersal in a sedentary population of western marsh harrier. *Journal of Zoology*, **274**(2): 188-197.

Stevens G. C. (1992) The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *American naturalist*, 893-911.

Storch D. (1999) Prostorové aspekty ekologie ptáků v mozaikovitém prostředí: Výběr prostředí, početnost a prostorová distribuce. *Doktorská disertační práce, katedra zoologie, PřF UK, Praha*.

- Storch D., Šizling A. L., Reif J., Polechová J., Šizlingová E. & Gaston K. J.** (2008) The quest for a null model for macroecological patterns: Geometry of species distributions at multiple spatial scales. *Ecology Letters*, **11**(8):771–784.
- Stouffer P. C.** (2007) Density, territory size, and long-term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil. *The Auk*, **124**(1): 291-306.
- Stroem H. & Sonerud G.** (2001) Home range and habitat selection in the Pygmy Owl *Glaucidium passerinum*. *Ornis Fennica*, **78**(4): 145-158.
- Suedkamp Wells K. M., Millspaugh J. J., Ryan M. R. & Hubbard M. W.** (2008) Factors affecting home range size and movements of post-fledging grassland birds. *The Wilson Journal of Ornithology*, **120**(1): 120-130.
- Suthers R. A.** (1960) Measurement of some lake-shore territories of the Song Sparrow. *The Wilson Bulletin*, 232-237.
- Svensson S.** (1974) Interpersonal variation in species map evaluation in bird census work with the mapping method. *Acta Ornithologica*, **14**: 322-338.
- Šizling A. L., Storch D., Šizlingová E., Reif J. & Gaston K. J.** (2009) Species-abundance distribution results from a spatial analogy of central limit theorem. *PNAS* **106**: 6691–6695.
- Škorpilová J.** (2004) Mezidruhové srovnání velikosti teritorií, početností a habitatových preferencí ptáků v mozaikovitém prostředí. *Diplomová práce, PřF UK, Praha*.
- Terborgh J.** (1977) Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 1007-1019.
- Terborgh, J., Robinson, S. K., Parker III, T. A., Munn, C. A., & Pierpont, N.** (1990) Structure and organization of an Amazonian forest bird community. *Ecological Monographs*, **60**(2): 213-238.
- Tokeshi M.** (1990) Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *The Journal of animal ecology*, 1129-1146.
- Tweed E. J., Foster J. T., Woodworth B. L., Oesterle P., Kuehler C., Lieberman A. A., ... & Telfer T.** (2003) Survival, dispersal, and home-range establishment of reintroduced captive-bred puaiohi, *Myadestes palmeri*. *Biological Conservation*, **111**(1): 1-9.
- van Riper III C.** (1987) Breeding ecology of the Hawaii common Amakihi. *Condor*, 85-102.
- VanderWerf E. A.** (1998). Breeding biology and territoriality of the Hawaii Creeper. *Condor*, 541-54.

- Vega Rivera J. H., Ayala D. & Haas C. A.** (2003) Home-range size, habitat use, and reproduction of the Ivory-billed Woodcreeper (*Xiphorhynchus flavigaster*) in dry forest of western Mexico. *Journal of Field Ornithology*, **74**(2): 141-151.
- Vigallon S. M. & Marzluff J. M.** (2005) Is nest predation by Steller's Jays (*Cyanocitta stelleri*) incidental or the result of a specialized search strategy? *The Auk*, **122**(1): 36-49.
- Walkinshaw L. H.** (1953) Life-history of the Prothonotary Warbler. *The Wilson Bulletin*, 152-168.
- West G. B., Brown J. H. & Enquist B. J.** (1997) A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, **276**(5309): 122-126.
- Whitaker D. M. & Warkentin I. G.** (2010) Spatial ecology of migratory passerines on temperate and boreal forest breeding grounds. *The Auk*, **127**(3): 471-484.
- Whitaker D. M., Stauffer D. F., Norman G. W., Devers P. K., Edwards J., Giuliano W. M., Harper C., Igo W., Sole J., Spiker H. & Tefft B.** (2007) Factors associated with variation in home-range size of Appalachian Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*). *The Auk*, **124**(4): 1407-1424.
- Wiens J. D., Anthony R. G. & Forsman E. D.** (2014) Competitive interactions and resource partitioning between northern spotted owls and barred owls in western Oregon. *Wildlife Monographs*, **185**(1): 1-50.
- Wiktander U., Olsson O. & Nilsson S. G.** (2001) Seasonal variation in home-range size, and habitat area requirement of the lesser spotted woodpecker (*Dendrocopos minor*) in southern Sweden. *Biological Conservation*, **100**(3): 387-395.
- Willis E.** (1960) Voice, courtship, and territorial behavior of ant-tanagers in British Honduras. *Condor*, 73-87.
- Willson S. K.** (2004) Obligate army-ant-following birds: a study of ecology, spatial movement patterns, and behavior in Amazonian Peru. *Ornithological Monographs*, 1-67.
- Worton B. J.** (1987) A review of models of home range for animal movement. *Ecological modelling*, **38**(3): 277-298.
- Worton B. J.** (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, **70**(1): 164-168.

8 Přílohy

Příloha 1: Tabulky shrnující charakteristiky rozdělení zlogaritmovaných velikostí teritorií českých pěvců z datasouboru I na jednotlivých lokalitách. Druhy jsou seřazené sesetupně dle početnosti na lokalitě.

n= počet jedinců, geom.mean= geometrický průměr velikostí teritorií (ha), mean= průměr zlogaritmovaných hodnot, sd= směrodatná odchylka zlogaritmovaných hodnot, cv= koeficient variance zlogaritmovaných hodnot, skewness= šikmost rozložení zlogaritmovaných hodnot.

	Karlštejsko					
Druh	n	geom.mean	mean	sd	cv	skewness
Fringilla coelebs	184	0.4148	-0.3822	0.3745	97.9981	-0.5219
Sylvia atricapilla	126	0.2683	-0.5713	0.4006	70.1304	-0.7479
Erithacus rubecula	67	1.1135	0.0467	0.3093	661.3906	-0.5638
Parus major	51	2.0142	0.3041	0.3222	106.0541	-0.2016
Phylloscopus collybita	47	0.5617	-0.2505	0.3966	158.3070	-0.2895
Sylvia borin	46	0.1836	-0.7362	0.4547	61.7683	-0.6311
Ficedula albicollis	45	0.5605	-0.2514	0.4690	186.5924	-0.7250
Emberiza citrinella	28	0.2899	-0.5378	0.4297	79.9039	-0.3016
Parus caeruleus	26	3.2554	0.5126	0.1983	38.6887	-0.1076
Anthus trivialis	25	0.8166	-0.0880	0.4175	474.2303	-0.5041

	Klánovický les					
Druh	n	geom.mean	mean	sd	cv	skewness
Fringilla coelebs	129	0.5943	-0.2260	0.2766	122.3927	-0.7158
Parus major	129	0.7084	-0.1497	0.2099	140.1324	-0.4452
Sylvia atricapilla	90	0.2299	-0.6384	0.3647	56.8318	-0.7464
Phylloscopus collybita	74	0.5253	-0.2796	0.2909	104.0604	-0.5970
Erithacus rubecula	68	0.6587	-0.1813	0.3111	171.5753	-0.4473
Parus caeruleus	55	0.4098	-0.3874	0.2925	21.0852	-0.8081
Regulus regulus	52	0.2928	-0.5334	0.3620	67.8681	-0.7037
Sylvia borin	32	0.1500	-0.8240	0.3945	47.8780	-0.6489
Parus ater	31	0.7861	-0.1045	0.2949	26.6965	-0.4961
Emberiza citrinella	30	0.2466	-0.6080	0.4622	76.0191	-0.0457

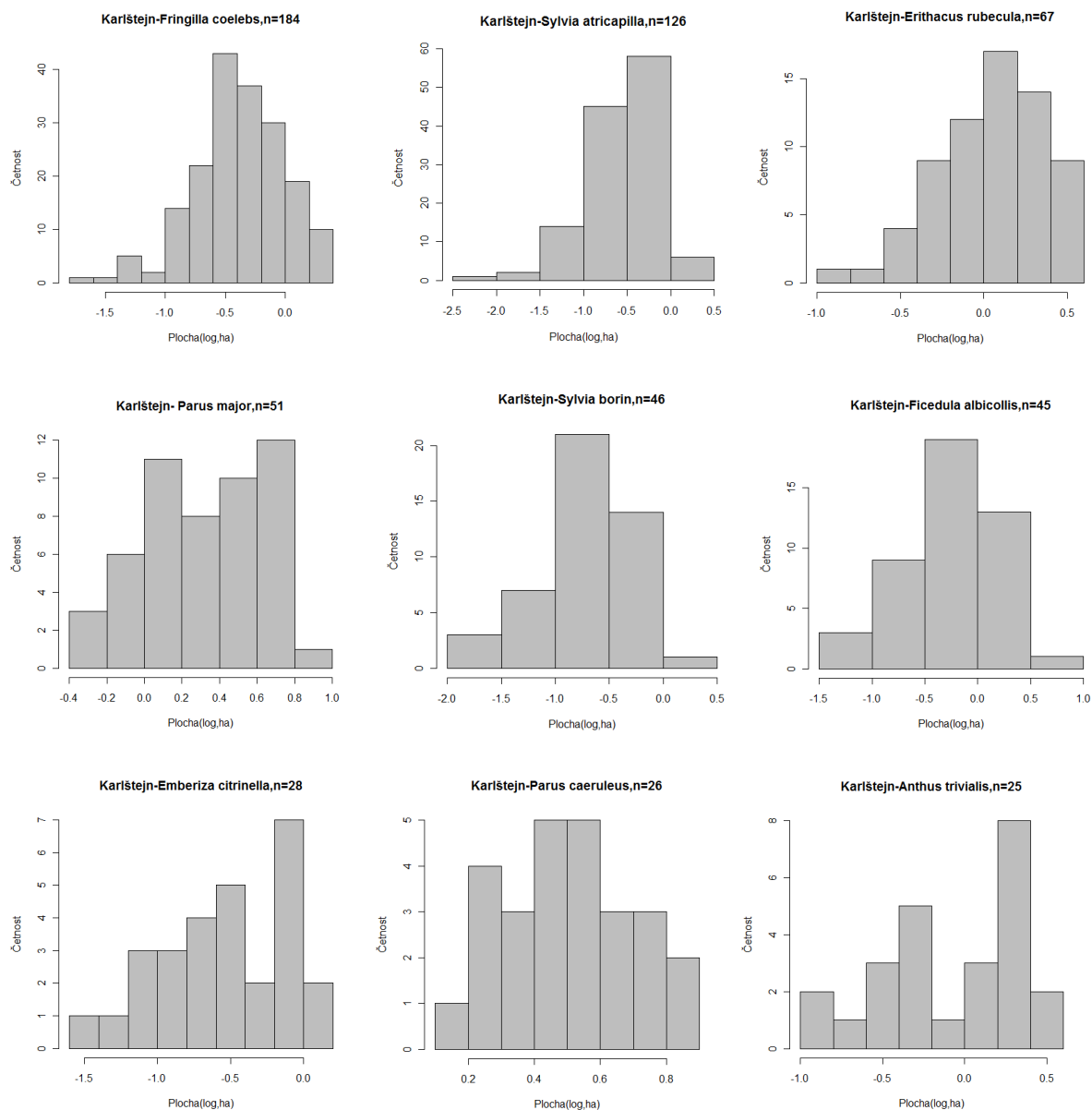
	Křivoklátsko					
Druh	n	geom.mean	mean	sd	cv	skewness
Fringilla coelebs	479	0.1733	-0.7613	0.4534	59.5541	-0.8382
Phylloscopus collybita	270	0.2009	-0.6970	0.3832	54.9798	-0.5151
Sylvia atricapilla	227	0.2725	-0.5647	0.4329	76.6607	-0.7077
Erithacus rubecula	154	0.4145	-0.3825	0.4184	109.3820	-0.7446
Parus ater	143	0.4173	-0.3795	0.4227	111.3846	-0.2062
Troglodytes troglodytes	119	0.4171	-0.3798	0.4478	117.9024	-0.2181
Regulus regulus	109	0.1879	-0.7261	0.5002	68.8910	-0.5799
Regulus ignicapillus	94	0.2265	-0.6449	0.4727	73.3087	-0.5769
Emberiza citrinella	64	0.2204	-0.6568	0.5277	80.3530	-0.1980
Turdus phillomelos	64	0.9373	-0.0281	0.4613	1641.6330	-0.3354
Phylloscopus trochilus	57	0.1508	-0.8215	0.4590	55.8685	-0.3369
Sylvia borin	56	0.1910	-0.7189	0.5360	74.5627	-0.5466
Prunella modularis	50	0.6491	-0.1877	0.4545	242.1877	-1.1247
Sitta europaea	49	1.0892	0.0371	0.4386	1181.8940	-0.8696
Phylloscopus sibilatrix	47	0.2580	-0.5884	0.4134	70.2524	-0.5268
Parus major	41	0.5932	-0.2268	0.4695	206.9851	-0.3128
Turdus merula	38	0.8779	-0.0565	0.4796	848.2473	-0.3446
Anthus trivialis	31	0.2561	-0.5916	0.4528	76.5369	-0.2265
Ficedula albicollis	30	0.2451	-0.6106	0.5134	84.0716	-0.7735
Parus caeruleus	25	0.5365	-0.2705	0.4940	182.6520	-0.5196
Certhia familiaris	23	0.8117	-0.0906	0.4561	497.1900	-0.5163
Parus cristatus	23	0.7573	-0.1207	0.3079	255.0103	-0.2062

	Třeboňsko					
Druh	n	geom.mean	mean	sd	cv	skewness
Fringilla coelebs	427	0.1728	-0.7624	0.3959	51.9233	-0.3788
Sylvia atricapilla	213	0.2103	-0.6771	0.4549	67.1835	-0.3151
Phylloscopus collybita	204	0.2045	-0.6892	0.4394	63.7568	-0.9342
Erithacus rubecula	172	0.3269	-0.4856	0.4377	90.1285	-0.5207
Parus ater	127	0.4186	-0.3782	0.3958	104.6575	-0.2071
Regulus regulus	104	0.2717	-0.5659	0.3994	705.8139	-0.5993
Troglodytes troglodytes	87	0.4191	-0.3777	0.3834	101.5177	-0.0161
Phylloscopus trochilus	82	0.1788	-0.7477	0.3772	50.4423	-0.1815
Parus major	68	0.5710	-0.2434	0.4377	179.8626	-0.6473
Parus cristatus	53	0.6094	-0.2151	0.4075	189.4553	-0.8891
Prunella modularis	51	0.7055	-0.1515	0.4086	269.7122	-0.9695
Turdus phillomelos	50	0.7472	-0.1266	0.4080	322.2923	-0.0868
Sitta europaea	43	0.7246	-0.1399	0.4270	305.2277	-0.5438
Turdus merula	39	0.8976	-0.0469	0.3639	775.6248	-0.4262
Regulus ignicapillus	35	0.2663	-0.5747	0.3847	66.9367	-0.4106
Certhia familiaris	32	0.6450	-0.1904	0.4472	234.8309	-0.6553

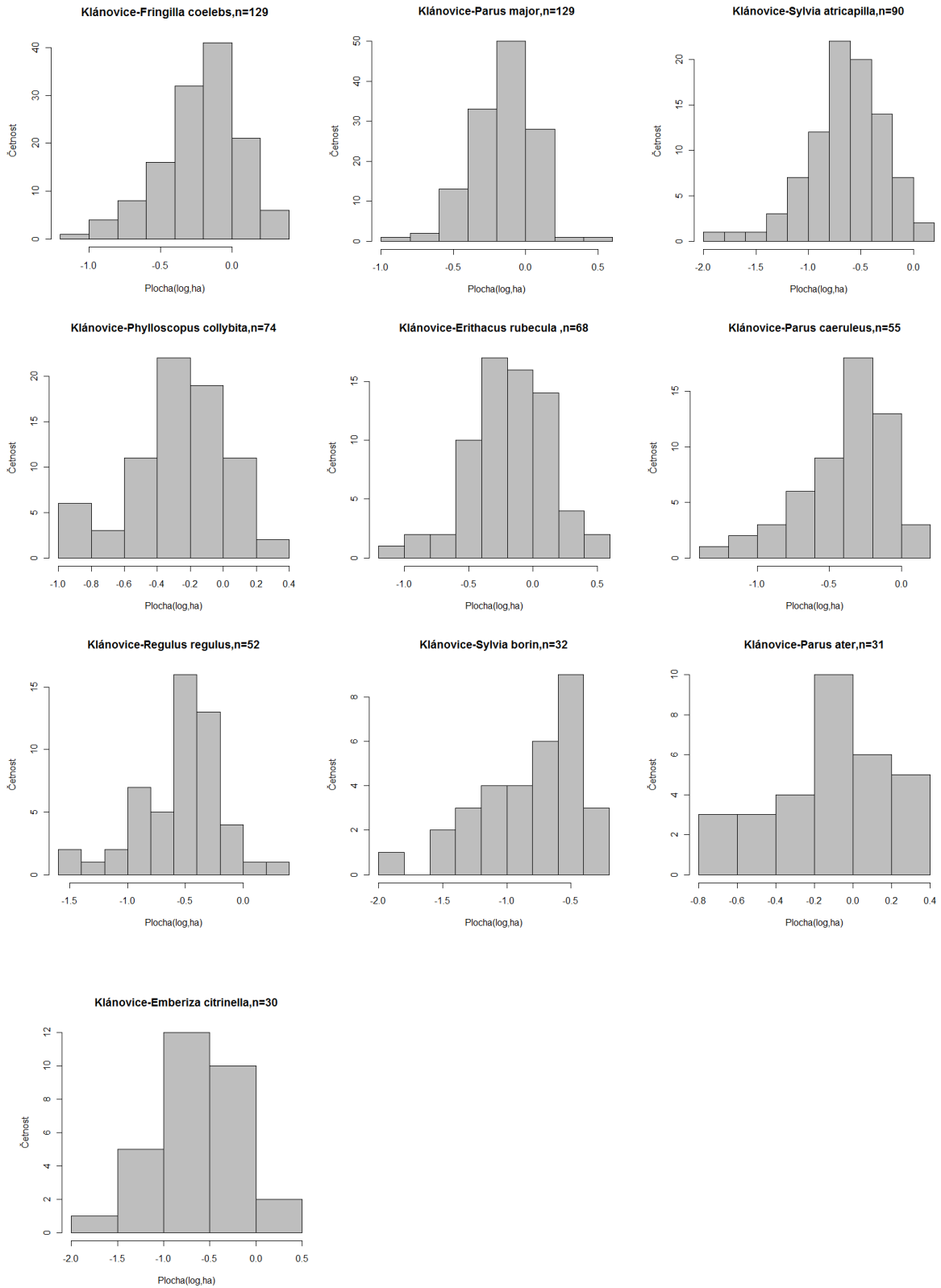
<i>Anthus trivialis</i>	27	0.3813	-0.4187	0.4884	116.6270	-0.1140
<i>Emberiza citrinella</i>	23	0.2735	-0.5630	0.4109	72.9776	-0.1536
<i>Parus caeruleus</i>	20	0.4662	-0.3314	0.4572	137.9543	-0.9284
<i>Sylvia borin</i>	20	0.2003	-0.6983	0.4804	68.8013	-0.0705

Příloha 2

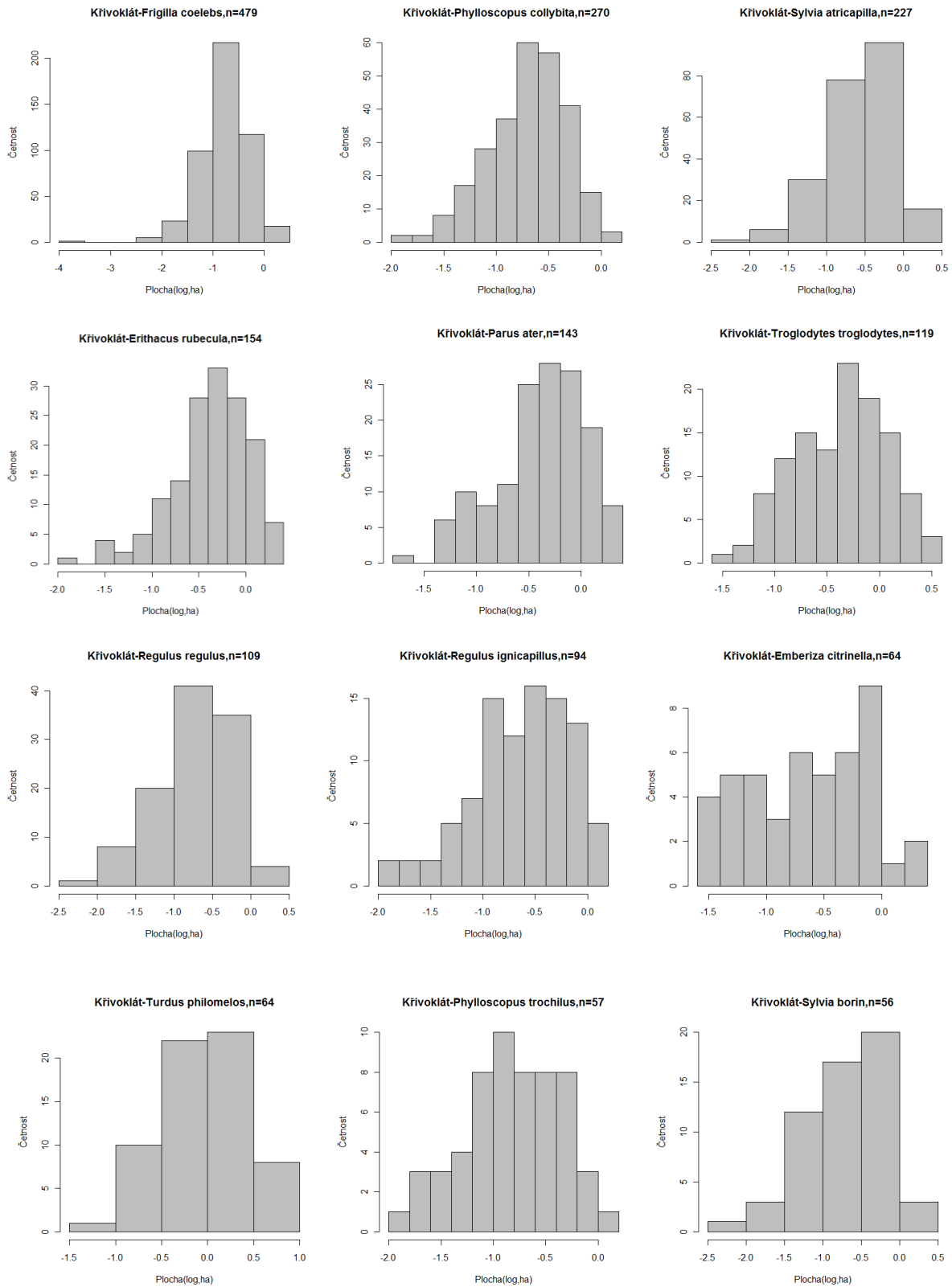
Příloha 2.1: Histogramy zobrazující rozložení zlogaritmovaných hodnot velikostí teritorií jednotlivých druhů na lokalitě Karlštejnsko, n= 10.

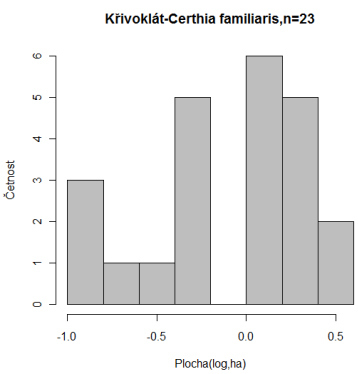
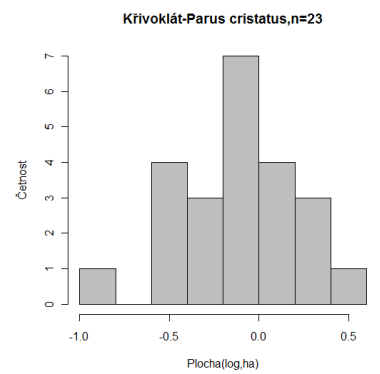
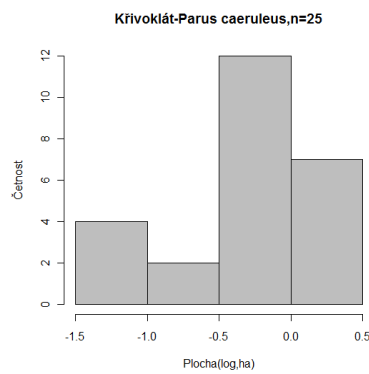
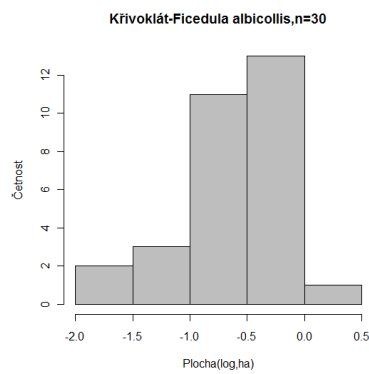
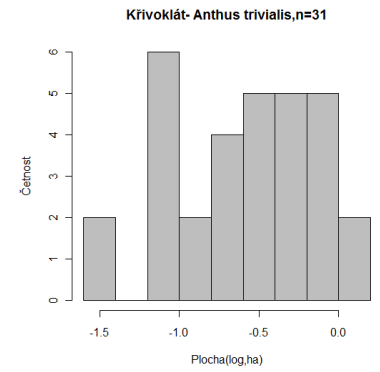
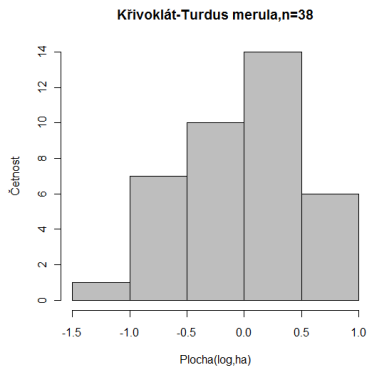
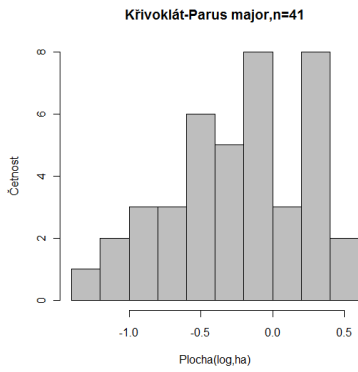
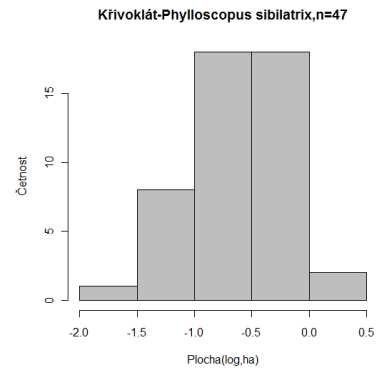
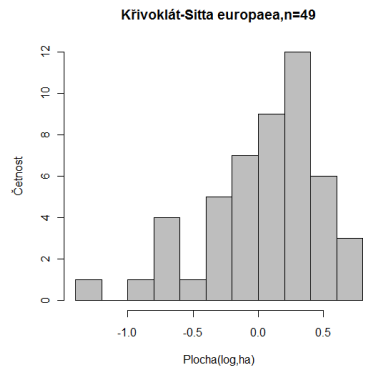
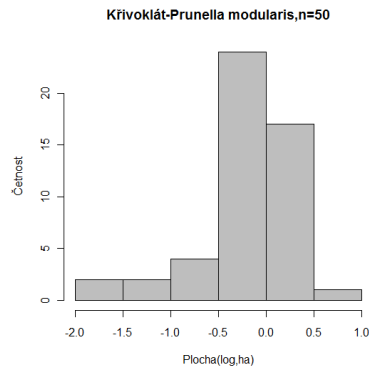


Příloha 2.2: Histogramy zobrazující rozložení zlogaritmovaných hodnot velikostí teritorií jednotlivých druhů na lokalitě Klánovický les, n= 10.



Příloha 2.3: Histogramy zobrazující rozložení zlogaritmovaných hodnot velikostí teritorií jednotlivých druhů na lokalitě Křivoklátsko, n= 22





Příloha 2.4: Histogramy zobrazující rozložení zlogaritmovaných hodnot velikostí teritorií jednotlivých druhů na lokalitě Třeboňsko, n= 20.

