

Doktorská dizertační práce



Habitat jako determinanta rozšíření a početnosti ptáků v čase a prostoru

Jiří Reif

školitel: Doc. RNDr. David Storch, Ph.D.

katedra zoologie

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Praha, 2008

Prohlašuji, že žádná část této práce nebyla předložena ke získání jiného nebo stejného akademického titulu.

„Mraky dotáhly a padla mlha, teplota slezla a vítr se utišil, jenom ten krk bolí a bolí pořád víc – polykám šmirglpapír a dýchání mě pálí jak odpolední slunce. Nejsou ty prášky na jiný choroby? Čtení už přestává být zábavou, takže jsem přešel na koukání zdálky na prales. Jak tam ty ptáci vlastně fungují?“

(z kamerunského terénního deníku)

Poděkování

Díky doktorskému studiu zoologie se mi splnil dětský sen - žít se zkoumáním ptáků. Kdysi mě jako kluka na téhle profesi lákaly hlavně dobrodružné výpravy do neprobádaných krajů za atraktivními ptačími druhy. Ovšem když jsem je pak zažil (a opravdu jsme na vlastní kůži zakusili několik scén jako z akčních filmů i „attenboroughovská“ pozorování unikátních ptáků), uvědomil jsem si, že ve skutečnosti asi nebyly tím, co by mě na téhle práci nejvíce přitahovalo. Šlo sice o pěkný, ale přeci jen vedlejší produkt. Vedlejší produkt? A čeho vlastně? Řekl bych - ornitologické vědy. Přes všechnu radost z pobytu přírodě jsem totiž ty nejnapínavější chvíle prožil v pracovně u počítače. Když člověka náhle napadne něco, o čem si myslí, že není triviální, když to vyjde statisticky průkazně a když se to podaří krátce a jasně vystihnout v publikaci. Pak to mrazivé napětí při otevírání emailu s dopisem z redakce... A bouchnutí do stolu po přečtení jeho první věty! Ať už radostí, nebo zlobou... Všechny tyhle báječné věci spojené s ornitologickou vědou jsem mohl poznat jen díky svému školiteli, Davidu Storchovi, který mi doktorské studium zoologie umožnil. Pomohl mi nejen aktivním nasazením v terénu a konzultacemi ve všech fázích studia, ale i poskytnutím materiálních podmínek, bez kterých bych jednoduše nemohl pracovat. Nejvíce si však na Davidovi cením jiné věci - na rozdíl od mnoha jiných šéfů, kteří své studenty sveřepě nutí do práce na jediném vymezeném tématu v rámci výzkumného záměru svého týmu, mi poskytl tvůrčí svobodu. Mohl jsem se zabývat i tím, co mi připadalo zajímavé, ale co nebylo přesně v popisu mé týmové úlohy. Za tohle i vše ostatní mu velmi děkuji.

Dále můj upřímný dík patří všem členům jednotlivých výzkumných skupin, tedy skupiny „makroekologické“, „kamerunské“ a „monitorovací“, se kterými jsem měl možnost na tvorbě své dizertace spolupracovat. Zvláště moji nejbližší kolegové a dobří kamarádi, David Hořák, Ondra Sedláček, Arnošt L. Šizling a Petr Voříšek, svými originálními přístupy k vědeckému řemeslu zásadně obohatili moje nahlížení na způsoby, jak se má příroda zkoumat. Výměna zkušeností neprobíhala jen v badatelně či v terénu, ale stejně důležité byly vespolek strávené chvíle po hospodách, na vandrech a v různých ubytovacích zařízeních. Za pochopení, trpělivost i věcnou podporu děkuji své rodině; kdyby mi táta nekoupil první letenku do Kamerunu a nepůjčil auto ke sběru dat v českomoravském pohraničí, moc příspěvků by dnes tato dizertační práce neměla. Nejvíce však děkuju Radce - za její lásku, za pevné přátelství a vůbec za to, že je.

Obsah

Úvod	6
Co je to habitat?	6
Habitat a početnost a rozšíření ptáků v prostoru	7
Habitat a vztah abundance a velikosti areálu	6
Habitat a složení ptačích společenstev	11
Metodické problémy při zjišťování habitatových nároků ptačích druhů	15
Habitat a změna abundance v čase	19
Závěr	23
Literatura	25
Příspěvek I.	34
Příspěvek II.	45
Příspěvek III.	52
Příspěvek IV.	81
Příspěvek V.	90
Příspěvek VI.	101
Příspěvek VII.	115
Shrnutí poznatků dizertační práce	129
Summary of the thesis	131

Úvod

Co je to habitat?

Často se setkáváme s tvrzeními, že „se různé habitaty liší skladbou svých ptačích společenstev“ nebo že „každý druh má nějak vymezené habitatové nároky“. Habitat lze chápat jednak jako nějaký námi definovaný typ krajinného pokryvu (např. bukový les, louka, vesnice...), o němž se domníváme, že jej rozlišují i ptáci, a jednak jako část ekologické niky nějakého ptačího druhu, která je vymezena prostředím, v jakém prostředí tento druh žije. Termín „habitat“ zde budu používat v obou významech, protože při popisu nároků jednotlivých druhů na jejich prostředí vždy vycházíme z nějakých předem vymezených (tedy v podstatě umělých) kategorií, ale zároveň lze kvantitativní analýzou ukázat, že se jednotlivé druhy svými vztahy k těmto typům prostředí mezi sebou liší, a to nejspíš právě proto, že každý z nich má jiné habitatové nároky. Jak je vidět, oba významy slova „habitat“ zde splývají, a proto by bylo jejich důsledné rozlišování dosti násilné. „Habitat“ jsem upřednostnil před v češtině lépe zavedeným termínem „biotop“ proto, že druhý jmenovaný bývá používán spíše pro hrubší kategorizaci krajinného krytu, přičemž v této práci se naopak budou často zkoumat jemné mezidruhové rozdíly v nárocích na prostředí. Pojem „typ prostředí“ bude synonymem spíše k prvnímu významu slova „habitat“, pojem „nároky na prostředí“ bude naopak používán hlavně v kontextu druhého významu „habitatu“ a jeho synonymem budou „habitatové nároky“. Ono tajemné „prostředí“, se kterým již od začátku operuji, zde bude oproti jeho tradičního použití v ekologii („souhrn všech faktorů, již na druh působí, včetně interakcí onoho druhu s jinými druhy“) významově poněkud okleštěno a budeme jím rozumět pouze vegetaci a různé lidmi vybudované krajinné prvky. Budu implicitně předpokládat, že se různé typy prostředí mohou pro různé druhy ptáků mezi sebou lišit potravní nabídkou, hnízdními příležitostmi a interakcemi mezi jedinci. Po přehledce základních pojmů můžeme přejít k otázce, co tedy habitat pro ptáky vlastně znamená? Drobný příspěvek k jejímu zodpovězení přinášejí následující kapitoly.

Habitat a početnost a rozšíření ptáků v prostoru

O tom, zda se daný druh bude na nějakém místě vyskytovat, rozhoduje více faktorů, přičemž vhodný habitat je pravděpodobně tím nejdůležitějším - v nevyhovujícím prostředí žádný druh nemůže dlouhodobě přežít (Wiens 1989). Nicméně zrovna ptáci mají habitatové nároky poměrně plastické na rozdíl třeba od motýlů a dalších organismů, které jsou striktně vázány na určitý mikrohabitat tvořený i jediným druhem živné rostliny (Vanreusel & van Dyck 2007). S jejím zánikem pak mizí i celá lokální populace daného druhu (Konvička et al. 2005). Naopak ptáci mívají příznivé prostředí šířeji vymezené a složené z více vegetačních typů a druhů rostlin, což jim umožňuje pružněji reagovat na habitatové změny (Blondel 2008). Pro ilustraci obrovského rozdílu mezi ptáky a motýly (ale i mezi ornitologickým a entomologickým přístupem) může hezky posloužit následující příklad.

V ptačím společenstvu lesosavanové mozaiky v Kamerunských horách existovalo velké procento druhů (včetně několika endemitů), které se nejpočetněji vyskytovaly v křovinných formacích mimo lesní fragmenty, případně žily jak ve zbytcích lesa, tak v savaně, nebo jim stačil k životu opravdu nepatrný podíl stromové vegetace (Reif et al. 2006, 2007). „Ornitologická“ interpretace tohoto zjištění je v souladu s nyní převládající představou v tropické ochraně přírody (De Klerk et al. 2004): ‘Všude v horách (kromě nejvyšší poloh; v tomto případě pouze vrcholu hory Mount Cameroon) byl rozšířen zapojený horský les, občas s řidším stromovým patrem a s nějakými světlými, který se v posledních desítkách let na mnoha místech smršknul do menších fragmentů (Burgess et al. 2007). Ptáci však mají natolik elastické habitatové nároky, že mnoho druhů tuto situaci dovede zvládnout minimálně po několik generací. Je sice otázka, jak to ve skutečnosti funguje, ale někteří stromoví ptáci mohou bez problémů pendlovat mezi nepříliš vzdálenými malými fragmenty, druhy lesního podrostu mohou žít i v křoví mimo kryt stromů, přičemž více rozvinuté křoviny jim vyhovují ještě lépe než původní les. Nevíme sice, jak vypadají jejich reprodukční parametry a jestli tu nepůsobí jenom časové zpoždění, po němž bude následovat úbytek většiny druhů, ovšem zatím tomu jejich celková hojnost nenasvědčuje.’ Takto to tedy vidí ornitologové, nicméně entomologický pohled může být výrazně odlišný. Tropek (2008) zjistil na stejné studijní ploše, že nejhojnější druhy endemických motýlů preferují trávníky a křoviny (zejména pokud jsou v mozaikovitém uspořádání), zatímco lesním fragmentům se v podstatě vyhýbají. Jeho („entomologická“) interpretace svého i našeho zjištění je poněkud jiná: ‘Horské lesy v západní Africe asi

nikdy nebyly úplně zapojené (Maley & Brenac 1998). Zkoumané druhy motýlů by nemohly přežít jinde, než kde se vyskytují teď, takže původní krajina měla pravděpodobně charakter podobné mozaiky jako je ta na studijní ploše. Do tohoto obrázku zapadají i výsledky ze sčítání ptáků, kdy řada druhů preferuje různé nelesní habitaty. Není smyslem této práce zkoumat, jak skutečně vypadalo původní prostředí v kamerunském horském lese, ovšem nastíněná diskuse ukazuje, jak jsou pojmy jako „výběr prostředí“ nebo „příznivý habitat“ silně závislé na skupině organismů, která se zrovna zkoumá, a jaké to má důsledky pro vnímání přírody a krajiny obecně. V dalším textu se budu držet již pouze ptáků.

Proximálně ovlivňují plasticitu v ptačích nárocích na prostředí dva protichůdné faktory: fidelita a disperze. Fidelita způsobuje, že se jedinci mohou vracet hnízdit, zimovat či zastavovat na tahu na místo, které v minulosti pokrýval příznivý habitat, ale nyní se tam prostředí změnilo (Clark & Shulter 1999). Klasickým případem jsou rozorané louky a vysušené mokřady, které ještě několik dalších let přitahují pozornost na nich dříve hnízdících bahňáků (Balát 1986). Následkem disperze, ačkoliv jde o opačný proces, kdy se jedinci šíří jinam, než kde hnízdili nebo se narodili (Greenwood & Harvey 1982), také může být usídlení nějaké skupiny jedinců ve dříve neobývaném prostředí. Je otázka, který z obou faktorů způsobil, že mnoho druhů ptáků dnes obývá umělé, člověkem vytvořené habitaty (Kark et al. 2007). Pravděpodobnější je asi u většiny druhů disperzní vysvětlení, kdy se např. někteří jedinci druhů světlých lesů a lesních okrajů rozšířili do lidských sídel, protože ta mají podobný charakter dřevinné vegetace. Na druhou stranu si lze v dávnější minulosti představit i vliv fidelity, kdy po vykloučení lesa mohli někteří jedinci vzít za vděk hnízdišti v nově vzniklé vsi.

Ačkoliv se druh může vyskytovat tam, kde je pro něj prostředí nepříznivé a dokonce se může díky tomu nějaké nové prostředí jako příznivé naučit rozpoznávat, častěji se teoretizuje i empirizuje na případech opačných. Tedy druh někde chybí, i když tam má (v lidských očích) ideální podmínky k životu (Hansson et al. 2002). V globálním měřítku je tato situace triviální - mnohé palearktické druhy chybí v Nearktidě prostě proto, že se tam dosud nerozšířily přes bariéru tvořenou Atlantským oceánem nebo nedokázali překonat Beringovu úžinu (Brown & Lomolino 1998). Několika z těch, kterým přes tyto překážky pomohl člověk, se pak v nových podmínkách podařilo rozšířit po velké části kolonizovaného kontinentu (Robbins et al. 1983). V kontinentálním měřítku hraje významnou roli historie (Blondel & Aronson 1999). Mnoho druhů ptáků přečkávalo doby ledové ve zřejmě podstatně menších areálech, než kde se vyskytují dnes. K šíření z těchto

refugií docházelo postupně a dnešní obraz rozšíření ptáků v Evropě může ještě částečně odrazet toto historické omezení (Blondel 1997). Některé druhy se možná ještě nestačily rozšířit tam, kde by mohly bez problémů hnízdit: strakapoud prostřední (*Dendrocopos medius*) a datel černý (*Dryocopus martius*) chybí na Britských ostrovech, králíček ohnivý (*Regulus ignicapillus*) ve Skandinávii (Hagemeijer & Blair 1997). Podobně se spekuluje o nedávných šířeních rehka domácího (*Phoenicurus ochruros*) a zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*) z Mediteránu směrem na sever jako o znovuosidlování dříve obývaného areálu (Blondel 1997).

V krajinném měřítku omezuje ptáky populační početnost a schopnost disperze (Paradis et al. 1998). Vzácné druhy na vhodných lokalitách mohou chybět proto, že se jednoduše nedostávají jedinci, kteří by je osídlili (Gaston & Blackburn 2000). Představa nerovnovážné dynamiky se stabilními populacemi v centrech areálu a efemérními populacemi na periferii oblasti osídlení, které jsou z centrálních populací dotovány jedinci v závislosti na tom, jak se těm zdrojovým populacím právě daří, může pravděpodobně fungovat i ptáků - lze si to představit tak, že plochy na periferii se vyznačují jen omezenou rozlohou příznivého prostředí a velkou vzdáleností od oblasti kontinuálního rozšíření daného druhu. Zůstávají pak přechodně neobsazeny proto, že místní populace může nějakým nepříznivým výkyvem vymřít, přičemž nejbližší další osídlené místo, které by mohlo populaci dosytit, je příliš daleko (Gaston 2003). Na našem území můžeme o tomto jevu spekulovat třeba u vlhy pestré (*Merops apiaster*), volavky červené (*Area purpurea*) nebo kulíka hnědého (*Charadrius morinellus*) (Šťastný et al. 2006). Dále zde může fungovat rovnovážná metapopulační dynamika, kdy se ustavuje dynamická rovnováha mezi kolonizací a extinkcí v rámci více lokalit, přičemž některé lokality takto mohou zůstat přechodně neobsazené, ačkoliv jsou významné pro přežívání celé metapopulace (MacKenzie et al. 2003). Rovnováha se ustavuje pro dva různé stavy rozšíření, kdy rozeznáváme tzv. jádrové a satelitní druhy (Hanski 1982). Rozložení okupancí (tj. velikosti osídleného území) českých ptáků přitom opravdu sleduje dva píky - jeden sdružující vzácné druhy a druhý druhy hojné (Storch & Šizling 2002). Pokud by se rozšíření druhů řídilo pouze příznivostí prostředí, rozložení okupancí by vypadalo jinak (Storch & Šizling 2002). Na druhou stranu všechny tyto analýzy mohou trpět příliš hrubým popisem příznivého habitatu jednotlivých ptačích druhů. Sčítání ptáků podél 400 km dlouhého transektu v jižní části České republiky ukázalo, že při detailním popisu prostředí lze rozšíření ptáků vysvětlit pomocí habitatového složení velmi dobře (Reif et al. 2008). Naopak geografické proměnné, které měly zachycovat právě vliv disperzních omezení a

populační dynamiky, se ukázaly jako neprůkazné (J. Reif & D. Storch, nepublikované výsledky).

Příznivost prostředí se do značné míry odráží v početnosti daného ptačího druhu (Wiens 1989), která bývá obecně prostorově značně variabilní (Gaston & Blackburn 2000). Lokální početnost ovšem nemusí vždy pozitivně korelovat s vhodností obývaného prostředí (van Horne 1983). Jestli že se spolu s abundancí zaměříme na jinou charakteristiku, která lépe popisuje prosperitu druhu v daném habitatu, lze zjistit žádný nebo i opačný vztah mezi početností a kvalitou prostředí. Flukтуаční asymetrie rýdovacích per u tyrana vidloocasého (*Tyrannus forficatus*) byla nízká v místech s jeho nižší denzitou, která se zároveň nacházela na okraji areálu. Jedinci s vyšší asymetrií byli v horší kondici a lze předpokládat, že měli nižší hnízdní úspěšnost i nižší celkovou fitness (González-Guzmán & Mehlman 2002). Pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) v hanáckých listnatých lesích hnízdily početněji v akátinách než doubravách, ačkoliv v podrostu akátových lesíků trpěly výrazně vyšší predací na ptačích hnízdech (Remeš 2000).

Nicméně přijmeme tyto příklady jako výjimky ze zavedeného pravidla a berme početnost coby ukazatel vhodnosti lokálního habitatu pro daný druh. Jak asi probíhá osidlování nějakého místa s příznivým prostředím nějakým ptačím druhem? Přesně nevíme. Jednotliví jedinci mají jistě evolucí či ranným vtištěním danou představu, co je pro ně vhodné, která je však ovlivňována dalšími vnějšími faktory: konspecifickou a heterospecifickou atrakcí a vnitrodruhovou a mezidruhovou kompeticí. Vlivem atrakce se ptáci usídlí v místě, na němž vidí nebo slyší další jedince (Green & Stamps 2001). Může jít o větší kusy habitatu, pro drobné teritoriální pěvce v řádu desítek hektarů. V tomto místě, které láká ptáky hlavně proto, že už jej dříve jiní osídlili, pak ovšem probíhá boj o jednotlivá teritoria a jedinci mezi sebou kompetují (Ward & Schlossberg 2004). Zatímco atrakce tedy způsobuje shlukovitou distribuci na krajinné škále, kompetice rozšíření individuí v lokálním měřítku zrovnoměrňuje a posunuje méně zdatné jedince do méně atraktivních mikrohabitátů. Atrahování a soupeření s příslušníky stejného druhu jsou většinou silnější než mezidruhové vztahy (Storch 1995), ovšem existují i příklady opačné. V boreálním lese se tažné pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) usazují tam, kde obhájí svá teritoria místní stálé sýkory (*Parus* sp. div.) (Forsman et al. 1998). V drobných fragmentech amazonského pralesa chybí nejmenší druhy ptáků jen proto, že jsou odtamtud vytěsněny středně velkými druhy (Brown & Sullivan 2005). V obou případech k analogickým vnitrodruhovým interakcím téměř nedochází, protože jsou přebity mezidruhovými.

Habitat a vztah abundance a velikosti areálu

Habitatové nároky jednotlivých druhů ptáků tvořících společenstvo nějakého území do značné míry formují jeden z hlavních empirických makroekologických vztahů - pozitivní souvislost lokální abundance a regionální distribuce (resp. velikosti areálu) (Wilson 2008). Pozitivní korelace abundance a distribuce je do jisté míry překvapivá, když u zájmových druhů uvažujeme o jejich specializovanosti na podmínky prostředí. Vtírala by se totiž myšlenka, že druhy lokálně hojně budou ty nejvíce specializované na místní podmínky, tedy ty, které dovedou lokální specifické zdroje využívat nejúčinněji, což jim zároveň brání dále se rozšířit mimo dosah těchto podmínek. Důsledkem by byla negativní korelace početnosti a distribuce, což však v přírodě většinou nevidíme, resp. pozorujeme pravý opak. Lokální generalisti jsou totiž zároveň hojní i široce rozšíření (Gaston et al. 1997). I tenhle jev má však logické vysvětlení - generalisti jsou zkrátka schopni lokálně využít více zdrojů, což jim jednak umožní snadněji se rozmnožit, a zároveň se díky tomu mohou lépe rozlézat po větším území (Brown 1984). Někteří autoři však zcela odmítají význam habitatových nároků pro vznik pozitivního vztahu abundance a distribuce (Holt et al. 2002); např. u britských ptáků šířka habitatové niky vysvětlovala zanedbatelné procento mezidruhové variability v abundanci (Gregory & Gaston 2000). Hojnost a rozšířenost spolu totiž mohou souviset pozitivní zpětnou vazbou, kdy náhodou zvýšená lokální abundance vyústí ve vyšší počet dispergujících jedinců, kteří snadněji založí další subpopulace zvětšující tak druhový areál. Zároveň větší množství lokálních populací dotuje jedinci případné lokální populační výkyvy, a tak udržuje subpopulace na vyšší hladině abundance. Tato představa se však zcela nevylučuje s vlivem habitatu, protože pravděpodobněji se více rozšířenější či hojnější stanou habitatoví generalisti (Storch & Reif 2002).

Na druhou stranu je otázkou, do jaké míry jsou pojmy generalista-specialista z pohledu nároků na prostředí v tomto případě vhodné. Samotná vysoká abundance totiž definuje habitatového generalistu - kompetičně méně zdatní jedinci jsou u početného druhu vytěsněni do méně příznivých (a občas i zcela neobvyklých) habitatů, čímž rozšiřují habitatovou niku daného druhu (Storch 1999). Ve skutečnosti to však mohou být jedinci, jejichž reprodukční snahy vyjdou naprázdno a druh tak může doopravdy prosperovat pouze v několika málo typech prostředí (Saether et al. 1999). V našich podmínkách by takovým druhem mohla být třeba pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*), která obsazuje rozmanité

stromové porosty od rozsáhlých lesů po ostrůvky zeleně v lidských sídlech či solitérní duby (Hudec 1983). Její hnízdní úspěšnost je však alespoň v některých habitatech (pásky zeleně podél vodotečí, listnaté lesíky) velmi nízká (K. Weidinger, ústní sdělení). Pěnkava, ač se to na první pohled nezdá, tedy může být skrytý habitatový specialista - úzce vázaný na dejme tomu jehličnaté a smíšené lesy, kterého však enormní populační hustota ve spojení s vnitrodruhovou kompeticí (pěnkavy jsou na rozdíl od většiny ostatních našich zástupců své čeledi silně teritoriální) postavila do role našeho nejhojnějšího ptáka, který se proto vyznačuje i širokou habitatovou nikou (Škorpilová 2004).

Vztah lokální abundance a velikosti areálu jsme zkoumali v ptačím společenstvu kamerunského horského lesa. Spočítali jsme všechny jedince jednotlivých druhů ptáků na jednom km² horského prostředí a z mapek rozšíření v určovacím atlase jsme změřili velikost jejich areálů v subsaharské Africe (**Příspěvek I.**). Zjistili jsme, že zde lokální abundance a velikost areálu spolu nekorelují. Vysvětlujeme si to atypičností environmentálních podmínek a stálostí klimatu v Kamerunských horách v kontextu krajinného pokryvu celé Afriky. Hojně druhy ve zdejším ptačím společenstvu jsou totiž ty, které se nejlépe adaptovaly na specifické podmínky horského lesa, což je zároveň omezuje v možnostech rozšířit se jinam (Fjeldså & Lovette 1997). Obecně platí, že vztah abundance a velikosti areálu je tím pozitivnější, čím „obyčejnější“ prostředí zkoumáme (Gaston & Lawton 1990). Ptačí společenstvo listnatého lesa ve střední Evropě je tvořeno druhy, které mohou mít velké areály, protože toto prostředí pokrývá značné procento eurasijského kontinentu. Druhy v daném společenstvu nejhojnější pak mají vlivem v prvním odstavci popsaných mechanismů areály největší. Právě popsaná kamerunská výjimka ze zavedeného pravidla vlastně podtrhuje význam vlivu habitatu pro vztah abundance a velikosti areálu, protože ukazuje, že pro neobvyklá prostředí vztah neplatí. Nicméně naše zjištění poněkud devaluje fakt, že sklon tohoto vztahu závisí i na velikosti ploch, k jakým se vztahují obě zkoumané proměnné. Jestliže měříme abundanci na lokalitě o rozsahu několika čtverečních kilometrů a zároveň jako míru rozšíření považujeme celý areál, vztah bude obecně slabší, než když se obě početnost a rozšíření zjišťují na podobnější prostorové škále (Freckleton et al. 2005).

Habitat a složení ptačích společenstev

Mezidruhová variabilita v habitatových nárocích podléhá i u ptáků jistým zákonitostem a druhy s podobným výběrem prostředí tak formují lokální ptačí společenstva (Wiens 1989).

Znalost hlavních environmentálních faktorů, které určují, jaké druhy můžeme na nějakém místě pravděpodobně potkat, je na jednu stranu triviální, protože jde snad o vůbec první charakteristiku, která každého ornitologa při kontaktu s nějakým druhem uhodí do očí, přičemž ve střeoevropské přírodě jsou tyto charakteristiky pro v podstatě všechny druhy ptáků dávno známé (Tucker & Evans 1997). Na druhou stranu v méně probádaných oblastech může mít i povrchní popis lokálních habitatových nároků jednotlivých druhů ptáků svůj význam, někdy i s důležitými důsledky pro ochranu přírody (Stuart 1986, Fjeldsá 1999, Naidoo 2004). V námi studovaném společenstvu ptáků v mozaikovitě krajinně Kamerunských hor se jednotlivé druhy rozmístily na gradientu „ze savany do lesa“, přičemž na zbytky lesních fragmentů byly nejsilněji vázané druhy endemické (**Příspěvek II.**). Druhy obývající i další africké hory se vyskytovaly také v úzkých pásech křovin mimo jednotlivé fragmenty a druhy s velkým areálem pokrývajícím africké nížiny i vysočiny byly většinou omezeny na bezlesá stanoviště. Zároveň však měly široce rozšířené druhy užší habitatovou niku než druhy horské a endemické (**Příspěvek I.**), protože nemohly osidlovat malé kousky bezlesí, naopak lesním druhům stačily i nepatrné lesní fragmenty či křoviny ve volné krajinně (D. Hořák et al., nepublikovaný výsledek). Ve společenstvu chyběly některé endemické druhy ptáků, které jsme zjistili o několik desítek km severněji v souvislém horském lese. Z ochrannářského hlediska je důležité zjištění, že fragmentace lesa tedy pravděpodobně nejtěživěji dopadá na některé endemity, jejichž existence závisí na udržení dostatečně velkých kusů horského lesa. To je však v hustě zalidněných Kamerunských horách velmi obtížný úkol, a proto je minimálně stejně důležitý náš další poznatek, a sice že mnohé horské druhy (včetně některých endemitů) snadno přežívají v silně narušené krajinně (**Příspěvek II.**). Takových lokalit se v této oblasti nachází velké množství (Stuart 1986) a stávající podmínky se na nich mohou poměrně snadno zachovat jednoduchými a pro domorodce nijak drastickými ochrannými opatřeními jako je omezení vypalování okolo fragmentů, střídavé ponechávání části obdělávaných ploch ladem nebo nezbavování políček veškeré stromové vegetace (Thomas et al. 2000).

Zjišťování nároků na prostředí jednotlivých druhů ptáků však může přinést nové poznatky dokonce i v dosti dobře prozkoumaných regionech včetně např. střední Evropy. Ačkoliv jsou pro každý druh habitatové preference podrobně popsány v každém určovacím klíči, málokdo si uvědomuje, že je náš pohled na ně škálově a místně závislý (Allen & O'Connor 2000, MacFaden & Capen 2002). To je způsobeno několika faktory. Za prvé se obsazované habitaty v rámci areálu jednotlivých druhů často dost výrazně mění, ať už vlivem mezidruhové konkurence (v oblastech společného výskytu se lesňáček

oranžovokorunkatý *Vermivora celata* vyhýbá habitatům obsazeným lesňáčkem žlutavoprsým *Vermivora virginiae*, přičemž v alopatrických oblastech nikoliv (Martin & Martin 2001)), omezeností rozšíření jednotlivých habitatů (u nás striktně nerákosinný slavík obecný *Luscinia megarhynchos* je ve Středomoří jedním z nejhojnějších druhů hnízdících v rákosinách tvořených druhem *Arundo donax* (Paracuellos 2006)) nebo jinými, hůře odhalitelnými faktory (holub hřivnáč *Columba palumbus* je ve východní Evropě výlučně lesním druhem, naopak na Západě patří k běžným ptákům otevřené krajiny a lidských sídel (Tomiałojó 1999)).

Za druhé se habitaty obývané jednotlivými druhy mění s velikostí zkoumaného území - např. turako bělokorunkatý (*Tauraco leucolophus*), který žije v africké savanové zóně, je lokálně vázán na lesní porosty podél vodotečí (Borrow & Demey 2001). Zatímco v regionálním měřítku je tedy omezován rozšířením savany, lokálně jde vlastně o lesní druh (Sinclair & Ryan 2003). Zde vyvstává zásadní obecná otázka, do jaké míry lze meziškálové rozdíly v uspořádání druhů v ptačích společenstvech přičíst na vrub biologicky relevantním faktorům a do jaké míry jde pouze o artefakt různé jemnosti stupňů rozlišení, které v jednotlivých měřítkách používáme - příliš hrubé zrno používané ve větším měřítku může zamaskovat jemné, ale důležité habitatové faktory. Většina studií se soustředila na první možnost: má se za to, že ve větším měřítku význam habitatu pro formování rozšíření ptáků obecně upadá a nahrazují ho klimatické (teplota a srážky) a geografické faktory (historická omezení a současné překážky v šíření) (Holt & Keitt 2000, Tomiałojó 2000, Rodewald & Yahner 2001). V České republice byl popsán silný západovýchodní gradient v druhovém složení ptačích společenstev, který nebylo možné vysvětlit habitatovým gradientem (Storch et al. 2003). Tento výsledek by dobře zapadal do představy našeho území jako křižovatky, kde se při postglaciálním šíření stýkají druhy uchýlené během dob ledových do balkánských refugií s druhy pocházejícími z refugií západomediterránních (Hewitt 2000). Ovšem mapování ptáků a habitatů podél transektu vedoucího ze západu na východ jižní částí ČR ukázalo, že popsáný gradient lze dobře vysvětlit změnou složení prostředí - směrem na západ se zvyšovala nadmořská výška a zároveň rostl podíl jehličnatých a smíšených lesů, naopak směrem na východ vzrůstal podíl otevřené krajiny a listnatých lesů (**Příspěvek III.**). Tyto habitatové faktory pak určovaly, kde nastanou jaké změny v druhovém složení ptačích společenstev. Typickým příkladem bylo rozšíření bramborníčků, kdy bramborníček černohlavý (*Saxicola torquata*) vystřídal na bezlesé a suché jižní Moravě bramborníčka hnědého (*Saxicola rubetra*) hojného ve vlhčích a výše položených jižních Čechách, který ovšem zároveň opět dominoval dále

na východě v Bílých Karpatech (J. Reif & D. Storch, nepublikovaná data). Důkazy neklesajícího významu habitatových proměnných pro rozšíření ptáků se zvětšujícím se prostorovým měřítkem podporují teorii o hierarchičnosti prostorového uspořádání habitatů coby hlavní síly způsobující fraktálovitost distribuce ptáků a navazující makroekologické jevy (Storch et al. 2008). Jelikož je rozšíření ptáků v různých prostorových měřítkách soběpodobné (Šizling & Storch 2004), jako nejjednodušší vysvětlení se nabízí právě podobný charakter rozšíření jejich habitatů.

Metodické problémy při zjišťování habitatových nároků ptačích druhů

Změny početnosti či rozšíření ptáků v závislosti na různých parametrech prostředí se v lokálním či krajinném měřítku většinou zkoumají pomocí vzorkování na malých, jasně definovaných ploškách o rozloze v řádu hektarů, které bývají v krajině rovnoměrně či náhodně rozmístěny (Bibby et al. 2000). Plošky se nazývají sčítací body a na každém bodě se zjišťuje početnostní zastoupení jednotlivých druhů ptáků a pokryvnosti jednotlivých typů prostředí (Lepš & Šmilauer 2003). Pokud máme dostatečně velký počet bodů, můžeme zjistit gradient ve složení ptačích společenstev - jisté druhy se totiž většinou vyskytují na bodech pospolu a jejich početnost společně roste, jiné druhy se naopak vyskytují na jiných sčítacích bodech a jejich početnost je s početností těch prvních korelovaná negativně. Nejlépe se gradienty v druhovém složení zjišťují mnohorozměrnou analýzou - ptačí druhy, kterých je obvykle velký počet a jejichž abundance jsou více či méně vzájemně korelované, tato analýza (např. analýza hlavních komponent) nahradí stejným počtem nových proměnných, které postihují největší rozdíly v druhovém složení ptáků mezi jednotlivými body a které jsou na sobě nezávislé. Tyto nové proměnné tedy ukáží, které druhy ve studovaném prostoru „drží“ nejvíce pospolu oproti jiným skupinám druhů. Každá proměnná postihuje jeden gradient v druhovém složení ptačích společenstev; zpravidla se zabýváme několika málo nejsilnějšími gradienty, které mají nějakou smysluplnou interpretaci. Každý druh má na gradientu svoji polohu - od druhů tvořících protilehlé póly gradientu, které se zřídka kdy setkají na stejném bodě, po druhy, jejichž početnost s početností ostatních druhů příliš nekoreluje, takže na gradientu druhového složení zaujímají centrální pozici.

Dále se můžeme ptát, jestli gradient v druhovém složení ptačích společenstev nelze přičíst na vrub prostředí, tj. jestli druhy na jednom konci gradientu nepojí podobné habitatové nároky a neodlišují je od druhů na opačném konci. Zde přicházejí ke slovu námi

definované typy prostředí, které jsme popsali na sčítacích bodech. Zahrnutím jednotlivých typů prostředí do tzv. přímé gradientové analýzy najdeme gradienty ve složení ptačích společenstev, které vznikají jako odezva jednotlivých druhů ptáků na změny rozlohy oněch námi vymapovaných biotopů. Takto se zjistí, které typy prostředí rozhodují o tom, jak se mezi jednotlivými sčítacími body mění druhové složení společenstev ptáků. Ačkoliv matematicky nejde o korelace, v podstatě se hledají ty typy prostředí, jejichž rozloha na sčítacích bodech nejlépe koreluje s početností největšího množství ptačích druhů. Ve výsledku se ukáže, že nejsilnější habitatový gradient ve složení ptačích společenstev je tvořen mezi těmi typy prostředí, které se na sčítacích bodech vylučují a které zároveň hostí druhově odlišná seskupení ptačích druhů (Lepš & Šmilauer 2003).

Zastavme se nyní u těchto dvou podmínek. Pokud se námi vymezené habitaty nebudou lišit druhovým složením svých ptačích společenstev, nebude samozřejmě možné popsat žádný habitatový gradient v druhovém složení ptáků. Tato možnost nastává v případě, že naše prvotní intuice, která definovala nějaké habitaty, u nichž jsme předpokládali, že mezi nimi rozlišují i ptačí druhy, byla chybná a ptáci se ve skutečnosti řídí jinými typy prostředí, než nás napadlo vymapovat. V heterogenní krajině, kterou tvoří jak „naše“ habitaty, tak jiné námi nerozpoznané (avšak pro ptáky relevantní) typy prostředí, to může mít ten důsledek, že ačkoliv námi zkoumané habitatové gradienty neexistují, díky prostorové variabilitě v druhovém složení seskupení ptáků mezi jednotlivými sčítacími body, kterou způsobují habitaty námi nepopsané, budeme moci nějaký gradient ve složení ptačích společenstev mnohorozměrnou analýzou přeci jen prokázat. Jelikož však jde o přímou gradientovou analýzu, budeme schopni tento gradient přisoudit pouze a jedině vlivu „našich“ habitatů. Půjde tak o zcela falešné zjištění a dokonce jej budou podporovat jakási solidně vypadající čísla.

Ještě zajímavější je však otázka, jak bude vypadat habitatový gradient v druhovém složení ptačích společenstev na sčítacích bodech, které budou tvořeny pouze dvěma typy prostředí, přičemž každý z typů bude hostit jinou skupinu druhů. I zde přináší gradientová analýza jistá úskalí. Odpověď totiž závisí na tom, jak budou tyto habitaty mezi jednotlivými body rozmístěny. Jestliže bude každý bod obsahovat oba habitaty zároveň, výše popsanou analýzou nebudeme schopni odhalit žádný habitatový gradient ve složení ptačích společenstev. Pokud naopak budou sčítací body tvořeny pouze jedním nebo pouze druhým habitatem, zjistíme gradient velmi výrazný. V přírodě se setkáváme jak s efektem nepřesnosti v našem prvotním vymezení jednotlivých habitatů pro ptáky, tak s vlivem prostorové distribuce habitatů. Naše sčítání ptáků na 768 bodech podél transektu

vedoucího jižní části České republiky ukázalo, že oba faktory silně ovlivňují výsledky analýzy hledající hlavní gradienty v druhovém složení ptačích společenstev (**Příspěvek III.**). Např. druhy horský luk se nacházely na podobné pozici na gradientu nároků na prostředí jako druhy jehličnatých lesů, protože sčítací body ve vyšších polohách hostí jak lesní, tak luční habitaty a jejich ptačí obyvatelé. Naopak polní ptáci se k lučním druhům staví do jistého kontrastu, protože pole často tvoří velké celky bezezbytku pokrývající celou plochu sčítacích bodů. Jestliže ovšem pole a louky sloučíme do jediného habitatu („otevřená krajina“) téměř žádná variabilita v druhovém složení ptačích společenstev se tím neztratí.

To, jak jsou jednotlivé habitaty v krajině (a tím pádem i na sčítacích bodech, které krajinu vzorkují) rozmístěny, tedy spoluurčuje, jaké habitatové gradienty ve složení ptačích společenstev najdeme. Rozmístění jednotlivých typů prostředí se však mění s velikostí našich vzorkovacích plošek - na sčítacím bodě o rozloze několika hektarů bude pravděpodobně pouze jeden či několik málo typů prostředí, přičemž některé marginální habitaty mohou mít tak malou rozlohu, že budou pro ptáky neobyvatelné. Když ovšem spojíme několik sousedních bodů dohromady do jednoho „maxibodu“, obraz krajinného pokryvu se rázem mění - jeden maxibod bude složen z bodů pokrytých různými typy prostředí. Ačkoliv každý typ prostředí může hostit unikátní soubor ptačích druhů, na jednom maxibodu budou tyto habitaty i jejich ptačí druhy pospolu. Co pak stane s gradientem v druhém složení ptačích společenstev? Přirozeně se změní - význam habitatů, které se ukázaly jako důležité pro tvorbu gradientu v měřítku jednotlivých bodů (např. lidská sídla a rozptýlená zeleň), může ustoupit do pozadí, pokud budou tyto habitaty na větší škále mozaikovitě uspořádány a na maxibodech se tak dostanou k sobě. Na druhou stranu habitaty, které byly na sčítacích bodech zastoupeny marginálně a do žádného výrazného gradientu ve složení ptačích společenstev nepřispívaly, mohou být tím faktorem, který jednotlivé maxibody odliší. Např. jednotlivé krajinné celky se mohou lišit přítomností vodních ploch - proto význam habitatu „voda“ vzrostl, když jsme zjišťovali gradienty v druhovém složení ptačích společenstev na škále osmic sčítacích bodů (**Příspěvek III.**).

Ačkoliv je přímá gradientová analýza užitečným nástrojem pro hledání habitatových gradientů v druhovém složení ptačích společenstev, výsledky této analýzy je nutné interpretovat v kontextu prostorového uspořádání složek konkrétní krajiny, kde se společenstva zkoumala. Je pak ovšem možné popsat habitatové nároky jednotlivých druhů ptáků „objektivně“, tedy bez matoucího vlivu různého společného výskytu různých

habitatů na vzorkovacích ploškách? Pokusili jsme se o to mírnou modifikací bodové metody sčítání ptáků. Při běžné bodové metodě se na jednom sčítacím bodě jednoduše zapisují všichni vidění a slyšení ptáci, které rozeznáme do jednotlivých druhů, takže po uplynutí určitého časového intervalu dostaneme pro daný bod soupis všech druhů a jejich početností. Naše úprava spočívala v tom, že jsme zaznamenávali nejen počty jedinců a druhovou příslušnost, ale i habitat, kde se každý jedinec vyskytl. Na každém bodě jsme totiž během sčítání ptáků rozeznávali několik předem definovaných typů prostředí, což nám umožnilo přesně určit, v jakém habitatu byl ten který jedinec zjištěn. Následnou analýzu gradientů v druhovém složení ptačích společenstev jsme tedy mohli provést tak, že jsme hledali maximální rozdíly v druhém složení nikoliv mezi sčítacími body, ale rovnou mezi jednotlivými habitaty. Tímto byl odstraněn vliv společného výskytu jednotlivých typů prostředí - i kdyby byly na každém sčítacím bodě přítomny všechny habitaty, habitatové gradienty v druhovém složení ptačích společenstev bychom bez problémů našli. Jedině v tom případě, že by námi definované habitaty hostily identická druhová seskupení, žádný habitatový gradient by nalezen nebyl. Tato metoda ukázala, že nejsilnější gradient mezi ptačími společenstvy České republiky nevede mezi lesem a otevřenou krajinou, nýbrž mezi vodami a vším ostatním (**Příspěvek III.**). Výsledek je pravděpodobně dán velmi specifickými požadavky na přizpůsobení se akvatickému prostředí, která omezují možnosti vodních ptáků šířit se do jiných habitatů a zároveň brání ostatním druhům žít u vod a v mokřadech (Veselovský 2001).

Oba přístupy, tj. přímá gradientová analýza v různých prostorových měřítkách i zjišťování výskytu ptačích druhů v jednotlivých habitatech, jsou užitečné. Ten první ukáže, které ptačí druhy a které habitaty se vyskytují pospolu na různých prostorových škálách. Druhy s rozdílnými nároky na prostředí sice mohou mít podobné pozice na zjištěném habitatovém gradientu, pokud jsou i jejich habitaty v přírodě pospolu, nicméně i tento poznatek je důležitý, protože tím vlastně koukáme na to, jak jsou po krajině jednotlivé ptačí druhy rozsety. Druhý přístup lze použít pro účely objektivnějšího stanovení nároků jednotlivých druhů na jejich prostředí. Samozřejmě se nelze domnívat, že takto poznáme habitatové gradienty ve složení ptačích společenstev dokonale - vždy vycházíme pouze z těch typů prostředí, které jsme si předem vymezili jako pravděpodobné kandidáty, které mohou postihnout část variability v druhovém složení ptačích společenstev. Nicméně apriorní vymezení určitých typů prostředí většinou vypovídá o realitě poměrně věrohodně - zjistili jsme, že i při aplikaci různých přístupů ke klasifikaci habitatů se nakonec zjistí

velmi podobné gradienty v druhovém složení ptačích společenstev (J. Reif et al., nepublikované výsledky).

Habitat a změna abundance v čase

Jestliže je habitat nejvýznamnějším činitelem omezujícím ptačí populace v prostoru (Brown 1995, Reif et al. 2008), nepřekvapí nás, že podobně zásadní bude i pro vysvětlení časových změn početnosti (Newton 1998). Zkoumat zákonitosti v temporálním vývoji ptačích populací je však oproti hledání prostorových vztahů poněkud zapeklitější úkol (Storch & Reif 2002). Početnost jednotlivých druhů bývá totiž regulována vnitřními procesy, především negativní závislostí rychlosti růstu populace na hustotě (Greenwood & Baillie 1991). Dlouhodobý výzkum ptačích populací na lesní lokalitě Hubbard Brook u východního pobřeží Spojených států ukázal, že je to právě změna prostředí, která může přetnout zpětnou vazbu hustotní závislosti (Holmes 2007). Ta spolehlivě tlumila nejen důsledky experimentální manipulace s intenzitou predace na ptačích hnízdech, ale i výkyvy v mezisezónním přežívání dospělých jedinců během tahu a na zimovištích (Sillert & Holmes 2005), takže se ani jeden z těchto faktorů neprojevil ve změně početnosti hnízdících populací místních druhů ptáků (Holmes 2007). Naopak změna prostředí, konkrétně postupné stárnutí lesních porostů doprovázené vykácením části nejstarších stromů, způsobila výrazné a dlouhodobé změny v zastoupení jednotlivých druhů ve společenstvu (Holmes et al. 1986). Nicméně v lokálním měřítku jsou takovéto události triviální - je zjevné, že po vykácení nějakého lesa nebudou mít na tomto místě lesní ptáci kde hnízdit a jejich početnost zde tedy poklesne. Když však zaměříme pozornost na větší území, můžeme zjistit, že se jedinci z lokalit postižených zhoršováním kvality prostředí mohou přesunout na jiná, dosud neobsazená místa, takže přes lokální změny početnosti se celková populace druhu nezmění (Bart et al. 2007). V tomto kontextu je zajímavé, že nejvýrazněji přibývá početnost u druhů vzácných (Voříšek et al. 2008), protože využívají jen malou část svých potenciálně využitelných zdrojů; naopak druhy hojné spíše ubývají (Gregory et al. 2005) nebo jsou stabilní - pravděpodobně proto, že jejich populace dosáhly své nosné kapacity prostředí.

Ovšem i přesto, že změny početnosti ve velkých prostorových měřítkách nebývají příliš výrazné, můžeme u některých druhů dlouhodobé populační trendy zaznamenat (Sauer et al. 2001, Gregory et al. 2005, Gaston & Fuller 2008). Podíváme-li se na mezidruhovou variabilitu trendů početnosti u nějakého rozsáhlejšího souboru druhů,

nároky jednotlivých druhů na prostředí budou velmi pravděpodobně vysvětlovat její největší část (Gregory et al. 2007, Seoane & Carrascal 2008). V České republice (**Příspěvek IV.**), ale i v dalších zemích Evropy a Severní Ameriky (Peterjohn & Sauer 1994, Tellini Florenzano 2004, Gregory et al. 2007) je nápadný nárůst početnosti lesních ptáků, který zřejmě nastal v důsledku odklonu vyspělé euroatlantické civilizace od neolitického způsobu obhospodařování krajiny (Sádlo et al. 2005). Ten se vyznačoval využíváním lesů jako zdroje palivového dříví i pastvy pro dobytek, což spolu s extenzivním obděláváním prakticky veškerých ploch ve volné krajině udržovalo lesy relativně mladé, řídké, bez možnosti rozšiřování na úkor bezlesí (Konvička et al. 2004, Martin & McIntyre 2007). Během dvacátého století lesy zestárly, zastínily se a vzrostla jejich rozloha (Anonymus 2005). Tyto faktory zřejmě prospěly lesním ptákům, a to zejména lesním specialistům (**Příspěvek IV.**). Ovšem nárůst početnosti lesních ptáků nelze brát jako univerzální fenomén - na britských ostrovech, kde je podíl lesů velmi malý, jsou právě staré vzrostlé porosty poměrně zranitelné a lesní ptáci tam obecně snižují svoji početnost (Fuller et al. 2005). V celé Evropě pak některé druhy s vyhraněnými habitatovými nároky příliš neprofitují ze současného způsobu hospodaření v lesích (Devictor et al. 2007) a na většině kontinentu ubývají (např. tetřev hlušec *Tetrao urogallus* nebo orel královský *Aquila heliaca*) (Burfield & van Bommel 2004).

Poměrně uniformní obrázek poskytuje vývoj početnosti evropských polních ptáků. Ti už desítky let mizí prakticky všude v Evropě a místně se liší pouze načasování a intenzita poklesu populací (Donald et al. 2001, 2006). Zajímavější než samotné změny početnosti je hledání jejich příčin. Klasicky se má za to, že polní ptáky ohrožuje vzrůstající intenzita zemědělské výroby (Siriwardena et al. 1998, Chamberlain et al. 2000). Dokládají to studie ze západní Evropy, přičemž však pojem „intenzifikace zemědělství“ zahrnuje poměrně pestrou paletu faktorů působících na hnízdící i zimující populace (Moreby & Southway 1999, Hart et al. 2006, Beckerman et al. 2007, Siriwardena et al. 2007): přímé ničení hnízd zemědělskou technikou, úbytek potravy v hnízdní době kvůli použití pesticidů, nedostatek vhodného hnízdního prostředí kvůli rozorávání okrajových částí polí, vysoká míra predace hnízd postavených v traktorových brázdách, ozimové hospodaření způsobující vyšší porosty v hnízdní době představující suboptimální habitat pro druhy pocházející z krátkostébelných stepí, omezená nabídka potravy v zimě způsobená podzimním rozoráním strnišť a lepším zabezpečením sýpek atd. O tom, jak konkrétně působí každý z těchto faktorů na jednotlivé druhy ptáků, existují pouze kusé informace - relativně dobře prostudovaný skřivan polní (*Alauda arvensis*) v anglických nížinných

oblastech strádá hlavně kvůli změně hospodaření z jarního na ozimé (Donald 2004), vrabci domácí (*Passer domesticus*) taktéž v Anglii ubývají kvůli nedostatku potravy v zimě (Hole et al. 2002), čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v České republice ohrožuje hlavně predace a polní práce (Šálek 1995). Ačkoliv různé ukazatele intenzifikace zemědělství dobře vysvětlují meziroční i prostorovou variabilitu ve změnách početnosti polních ptáků, některé práce z poslední doby ukazují, že polní ptáci ubývají i přes zastavení růstu (či dokonce i v případě poklesu) intenzity zemědělské výroby (Fox 2004, Wretenberg et al. 2006, 2007, **Příspěvek V.**). Možná vysvětlení jsou dosti spekulativní - buď se může jednat pouze o opožděný účinek dřívější intenzifikace, protože faktor ovlivňující hnízdní úspěšnost omezí velikost populace nejdříve až v následující hnízdní sezóně, nebo do hry vstupuje další dosud nepopsaný činitel. V České republice, ale třeba i ve Švédsku jím může být právě úpadek zemědělství projevující se poklesem rozlohy obdělávané půdy (Wretenberg et al. 2006, **Příspěvek V.**). Plochy zarostlé křovinami a stromy jsou pro hnízdění druhů striktně vázaných na polní lány a travnaté meze nevhodné a toto snížení nabídky vhodného habitatu tak může omezovat jejich populace. V České republice by tuto hypotézu podporoval výrazný úbytek polních specialistů i v době, kdy celková intenzita zemědělské výroby razantně poklesla (po roce 1990) a držela se téměř 15 let na dosti nízké úrovni (**Příspěvek V.**). Naopak druhy, kterým zarůstání krajiny vyhovuje (ťuhýk obecný *Lanius collurio*, pěnice hnědokřídla *Sylvia communis*), ve stejném období přibývaly (**Příspěvek VI.**). Nicméně na místní úrovni mohou být tyto vztahy složitější - v úrodných oblastech nížin nadále se hospodaří dosti intenzivně, takže příčiny úbytku polních ptáků tam mohou být jiné než na zanedbaných vysočinách. Obraz změn početnosti v regionálním měřítku tak může být ve skutečnosti mozaika složená z působení různých lokálních faktorů (Wretenberg et al. 2007). Obecně však platí, že v rámci Evropy je početnost i druhové bohatství polních ptáků daleko vyšší v její méně rozvinuté východní části než na vyspělém a intenzivněji hospodařícím Západě (H. Sierdsma et al., nepublikované výsledky).

Kromě lesních a polních ptáků je vliv habitatu na změnu početnosti pozorovatelný i u vodních a mokřadních ptáků (Reif et al. 2006), kteří se pokládají za jednu z nejohroženějších skupin živočichů kvůli omezenosti jimi obývaného prostředí a značnému tlaku na jeho změnu (de Juana 2004). Překvapivě však většina druhů vodních ptáků zhruba v posledním čtvrtstoletí přibývá (Reif et al. 2006, Lemoine et al. 2007, Bauer et al. 2008). Jak k tomu mohlo dojít? U některých druhů (volavka popelavá *Ardea cinerea*, orel mořský *Haliaeetus albicilla*, kormorán velký *Phalacrocorax carbo*, jeřáb popelavý *Grus grus*) za to zcela jistě může zastavení přímého pronásledování ze strany člověka

(Sedláček 1988). Jiné druhy profitují ze zintenzivnění hospodaření na umělých vodních plochách - např. kopřivka obecná (*Anas strepera*) nejhojněji obsazuje eutrofní rybníky s ostrůvky, které vznikly vybagrováním litorálních porostů rákosu, orobince a ostřice (Hudec 1994). Jistou roli může hrát i územní ochrana přírody v Evropě (Donald et al. 2007), kdy se v mnoha členských státech Evropské unie chrání jednotlivé lokality hostící významné koncentrace vybraných zájmových druhů ptáků (ať už v době hnízdění nebo na tahu či v zimě), přičemž velké procento takových lokalit je tvořeno vnitrozemskými vodami a mokřady (Heath et al. 2000). Na druhou stranu je třeba podotknout, že obecný nárůst početnosti vodních a mokřadních ptáků má na rozdíl od polních a lesních druhů řadu výjimek a zejména mokřadní ptáci vázaní zaplavované louky (čírky *Anas crecca* a *Anas querquedula*, lžičák pestrý *Anas clypeata*, vodouš rudonohý *Tringa totanus*, břehouš černoocasý *Limosa limosa*) nebo na prostředí vyžadující specifický extenzivní management (rákosník ostřicový *Acrocephalus paludicola*) ubývají na většině území svých areálů (Hagemeijer & Blair 1997, Burfield & van Bommel 2004, Šťastný et al. 2006).

Jakkoliv je změna prostředí zásadním prediktorem změn početnosti ptáků v čase, značnou část mezidruhově variability v trendech početnosti mohou vysvětlit i další faktory, zejména vlastnosti jednotlivých druhů: tahové chování, množivost nebo velikost mozku (Shulz et al. 2005, Sanderson et al. 2006, Sol et al. 2007). Nicméně velmi často je i v těchto případech skrytý vliv habitatu: statisticky významný efekt tahové strategie na změnu početnosti ptáků může být způsoben dopadem změn prostředí v zimovišti na ptačí populace (např. výkyvy v časovém rozložení a velikosti srážkových úhrnů v Sahelu (Saether et al. 2006)); nárůst početnosti druhů s velkým mozkiem může být důsledkem jejich schopnosti pružněji reagovat na nedávné (člověkem) způsobené změny prostředí (Shulz et al. 2005). Habitatovou povahu může mít i dnes hojně diskutovaný vliv globálních změn klimatu na ptačí populace (Jiguet et al. 2006, Lemoine et al. 2007, Huntley et al. 2008, Seoane & Carrascal 2008). Částečně jde jistě o efekty na změnách prostředí nezávislé (např. vliv přímého působení tepla a srážek na mortalitu jedinců (Julliard et al. 2004)). Klima však zároveň rozhoduje o původním vegetačním pokryvu v regionálním i lokálním měřítku (Gaston & Blackburn 2000). Změní-li se někde klimatické podmínky, velmi pravděpodobně se tam také změní zastoupení různých typů prostředí. Odseparovat vliv klimatu samotného od vlivu klimatem způsobené změny prostředí je tak velmi obtížné. Je samozřejmě nápadné, že druhy s výskytem v jižnější části Evropy, jejichž oblasti rozšíření charakterizují vyšší teploty, obecně přibývají, a zároveň ubývají druhy vyskytující se severněji, přičemž samotné nároky na prostředí vysvětlí méně variability ve

změnách početnosti než různě definovaná klimatická nika (**Příspěvek VII.**). Nicméně naše detailní analýza habitatových nároků u lesních ptáků v ČR ukázala, že druhy, které ubývají, jsou vázané na jehličnaté lesy, kdežto přibývající druhy hnízdí v lesích listnatých (**Příspěvek VI.**). Protože pás listnatých lesů leží v Evropě jižněji než pás jehličnatých lesů (Blondel & Aronson 1999), můžeme předpokládat, že ubývající „jehličnaté“ druhy budou mít severněji položené areály než přibývající „listnaté“. Interpretace z hlediska klimatické změny by zjištěný jev prezentovala jako doklad posunu klimatických pásem, ovšem jednodušší vysvětlení je prostá změna hospodaření v lesích, kdy v posledních desítkách let probíhá nahrazování jehličnatých porostů listnatými (**Příspěvek VI.**). Je samozřejmě možné, že samotná změna klimatu skutečně ptáky ovlivňuje více než člověkem přímo způsobená změna prostředí, pro její prokázání je však třeba provést důmyslnější odlišení vlivu obou proměnných a zamyslet se nad kauzálními vztahy mezi klimatickými faktory a početností ptáků, ve kterých by habitat nefiguroval.

Závěr

V různých ornitologických monografiích jsou poměrně detailně popsány nároky na prostředí jednotlivých zástupců světové avifauny. Víme, že habitat zásadně limituje rozšíření ptáků v prostoru a výrazně ovlivňuje i dlouhodobé změny jejich početnosti. V tomto kontextu je paradoxní, že vlastně nevíme, jak správně s habitatovými nároky různých druhů ptáků zacházet. Analýzy habitatových gradientů v druhovém složení ptačích společenstev České republiky ukázaly, že výsledky závisí na prostorovém měřítku i na metodě, jakou používáme ke vztahování výskytu ptáků k rozšíření jednotlivých habitatů. Krom toho má každý druh poněkud jiné habitatové nároky a naše omezené schopnosti neumožňují postihnout veškerou mezidruhovou variabilitu v těchto nárocích. Co z toho plyne pro studium rozšíření a početnosti ptáků v prostoru a čase? Vystává otázka, zda je vůbec možné zjistit, jaké další faktory kromě prostředí početnost a rozšíření ptáků ovlivňují, když kvantifikace habitatových nároků jednotlivých druhů provedená na základě analýzy jednoho datového souboru poskytla tři různé typy výsledků. Můžeme se vůbec zabývat tím, proč některé druhy chybí tam, kde by zdánlivě vhodný typ prostředí předpovídal jejich výskyt, když existuje reálná možnost, že jsme ve skutečnosti pouze neodhalili nějakou zásadní habitatovou vlastnost, která na daném místě oněm druhům chybí? Není nejprve nutné vynalézt dokonalou metodu popisu ptačích habitatových nároků a až poté se zabývat pokročilejšími otázkami? Má se za to, že alespoň v makroekologii to

příliš nutné není. Ve velkých prostorových měřítkách rozhodují o rozšíření ptáků hrubé krajinné typy (savana, les, hory...) a jemné rozdíly v habitatových nárocích jednotlivých druhů nejsou podstatné. Habitaty jakožto jednotlivé typy prostředí zde vlastně nepotřebujeme, protože značnou část variability ve složení ptačích společenstev na úrovni kontinentů postihnou základní environmentální proměnné související s produktivitou prostředí (teplota, vlhkost, aktuální evapotranspirace...). Tato práce ovšem ukazuje, že už na škále nižší než kontinentální, konkrétně v měřítku střední Evropy nebo západní Afriky, je situace poněkud odlišná. Popis habitatových nároků jednotlivých druhů ptáků hraje na této úrovni klíčovou úlohu pro zkoumání různých zákonitostí v rozšíření a početnosti ptáků. Např. teprve poté, co jsme zjistili, jaké místo zaujímají jednotlivé druhy na gradientu „listnatý les - jehličnatý les“ v rámci české krajiny, bylo možné odhalit dvě skupiny lesních ptáků s opačnými dlouhodobými trendy početnosti. Tento výsledek pak umožnil rozproudit debatu, zda je vývoj početnosti českých ptáků více determinován změnami v krajině, nebo spíše globální změnou klimatu. Vyústění této debaty, které zatím neznáme, bude mít zásadní význam pro směřování naší ochrany přírody během několika dalších desetiletí. Bez popisu různých typů prostředí se tedy při výzkumu početnosti a rozšíření ptáků na krajinné úrovni neobejdeme. Teprve důkladná kvantifikace habitatových nároků jednotlivých ptačích druhů nám umožní hledat odpověď na otázku, jaké další faktory kromě těch habitatových rozšíření a početnosti ptáků v čase a prostoru ovlivňují.

Literatura

- Allen A.P. & O'Connor R.J. (2000): Hierarchical correlates of bird assemblage structure on northeastern USA lakes. *Environmental Monitoring and Assessment* 62: 15-35.
- Balát F. (1986): Klíč k určování našich ptáků v přírodě. *Academia, Praha*.
- Bart J., Brown S., Harrington B. & Morrison R.I.G. (2007): Survey trends of North American shorebirds: population declines or shifting distributions? *Journal of Avian Biology* 38: 73-82.
- Bauer H.G., Lemoine N. & Peintinger M. (2007): Avian species richness and abundance at Lake Constance: diverging long-term trends in Passerines and Nonpasserines. *Journal of Ornithology* 149: 217-222.
- Beckerman A.P., Boots M. & Gaston K.J. (2007): Urban bird declines and the fear of cats. *Animal Conservation* 10: 320-325.
- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. & Mustoe S.H. (2000): Bird Census Techniques. Second Edition. *Academic Press, London*.
- Blondel J. (1997): Evolution and history of the European bird fauna. In: The EBCC Atlas of European Breeding Birds (eds. W.J.M. Hagemeijer & M.J. Blair), *T & A D Poyser, London*: cxxiii-cxxvi.
- Blondel J. (2008): On humans and wildlife in Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* 35: 509-518.
- Blondel J. & Aronson J. (1999): Biology and Wildlife of the Mediterranean Region. *Oxford University Press, Oxford*.
- Borrow N. & Demey R. (2001): Birds of Western Africa. *Christopher Helm, London*.
- Brown J.H. (1984): On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- Brown J.H. (1995): Macroecology. *University of Chicago Press, Chicago*.
- Brown J.H. & Lomolino M.V. (1998): Biogeography. Second edition. *Sinauer Associates, Sunderland*.
- Brown W.P. & Sullivan P.J. (2005): Avian community composition in isolated forest fragments: a conceptual revision. *Oikos* 111: 1-8.
- Burfield I.J. & van Bommel F. P.J. (eds.) (2004): Birds in Europe. Population Estimates, Trends and Conservation Status. *BirdLife International, Cambridge*.

- Burgess N.D., Loucks C., Stolton S. & Dudley N. (2007): The potential of forest reserves for augmenting the protected area network in Africa. *Oryx* 41: 151-159.
- Chamberlain D.E., Fuller R.J., Bunce R.G.H., Duckworth J.C. & Shrubbs M. (2000): Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology* 37: 771-788.
- Clark R. G. & Shulter D. (1999): Avian habitat selection: pattern from process in nest-site use by ducks?. *Ecology* 80: 272-287.
- de Juana E. (2004): Changes in conservation status of birds in Spain, years 1954 to 2004. *Ardeola* 51: 19-50.
- de Klerk H.M., Fjeldså J., Blyth S. & Burgess N.D. (2004): Gaps in the protected area network for threatened Afrotropical birds. *Biological Conservation* 117: 529-537.
- Devictor V., Julliard R., Couvet D., Lee A. & Jiguet F. (2007): Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology* 21: 741-751.
- Diffendorfer J.E. (1998): Testing models of source-sink dynamics and balanced dispersal. *Oikos* 81: 417-433.
- Donald P.F. (2004): The Skylark. *T & AD Poyser, London*.
- Donald P.F., Green R.E. & Heath M.F. (2001): Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proceedings of The Royal Society of London B* 268: 25-29.
- Donald P.F., Sanderson F.J., Burfield I.J., Bierman S.M., Gregory R.D. & Waliczky Z. (2007): International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. *Science* 317: 810-813.
- Donald P.F., Sanderson F.J., Burfield I.J. & van Bommel F.P.J. (2006): Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990-2000. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 116: 189-196.
- Fjeldså J. (1999): The impact of human forest disturbance on the endemic avifauna of the Udzungwa Mountains, Tanzania. *Bird Conservation International* 9: 47-62.
- Fjeldså J. & Lovett J.C. (1997): Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation* 6: 325-346.
- Forsman J.T., Mönkkönen M., Helle P. & Inkeröinen J. (1998): Heterospecific attraction and food resources in migrants' breeding patch selection in northern boreal forest. *Oecologia* 115: 278-286.

- Fox A.D. (2004): Has Danish agriculture maintained farmland bird populations? *Journal of Applied Ecology* 41: 427-439.
- Freckleton R.P., Gill J.A., Noble D. & Watkinson A.R. (2005): Large-scale population dynamics, abundance-occupancy relationships and the scaling from local to regional population size. *Journal of Animal Ecology* 74: 353-364.
- Fuller R.J., Noble D.G., Smith K.W. & Vanhnisbergh D. (2005): Recent declines in populations of woodland birds in Britain: a review of possible causes. *British Birds* 98: 116-143.
- Gaston K.J. (2003): Structure and Dynamics of Geographic Ranges. *Oxford University Press, Oxford*.
- Gaston K.J. & Blackburn T.M. (2000): Pattern and Process in Macroecology. *Blackwell Science, Oxford*.
- Gaston K.J., Blackburn T.M. & Lawton J.H. (1997): Interspecific abundance-range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology* 66: 579-601.
- Gaston K.J. & Fuller R.A. (2008): Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 14-19.
- Gaston K.J. & Lawton J.H. (1990): Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* 58: 329-335.
- González-Guzmán L.I. & Mehlman D.W. (2002): Developmental stability across the breeding distribution of the Scissor-tailed Flycatcher (*Tyrannus forficatus*). *Ecology Letters* 4: 444-452.
- Green C.M. & Stamps J.A. (2001): Habitat selection at low population densities. *Ecology* 82: 2091-2100.
- Greenwood J.J.D. & Baillie S.R. (1991): Effects of density-dependence and weather on population changes of English passerines using a nonexperimental paradigm. *Ibis* 133: 121-133.
- Greenwood P.J. & Harvey P.H. (1982): The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1-21.
- Gregory R.D. & Gaston K.J. (2000): Explanation of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos* 88: 515-526.
- Gregory R.D., van Strien A., Voříšek P., Gmelig-Meyling A.W., Noble D.G., Foppen R.P.B. & Gibbons D.W. (2005): Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of The Royal Society of London B* 360: 269-288.

- Gregory R.D., Voříšek P., van Strien A., Gmelig Meyling A.W., Jiguet F., Fornasari L., Reif J., Chylarecki P. & Burfield I.J. (2007): Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis* 149 S2: 78-97.
- Hagemeijer W.J.M. & Blair, M.J. (eds.) (1997): The EBCC Atlas of European Breeding Birds. *T & A D Poyser, London*.
- Hanski I. (1982): Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 38: 210-221.
- Hansson B., Bensch S., Hasselquist D. & Nielsen B. (2002): Restricted dispersal in a long-distance migrant bird with patchy distribution, the great reed warbler. *Oecologia* 130: 536–542.
- Hart J.D., Milsom T.P., Fisher G., Wilkins V., Moreby S.J., Murray A.W.A. & Robertson P.A. (2006): The relationship between Yellowhammer breeding performance, arthropod abundance and insecticide applications on arable farmland. *Journal of Applied Ecology* 43: 81-91.
- Heath M.F., Evans M.I., Hoccom D.G., Payne A.J. & Peet N.B. (eds.) (2000): Important Bird Areas in Europe. *BirdLife International, Cambridge*.
- Hewitt G. (2000): The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.
- Hole D.G., Whittingham M.J., Bradbury R.B., Anderson G.Q.A., Lee P.L.M., Wilson J.D. & Krebs J.R. (2002): Widespread local house-sparrow extinctions - agricultural intensification is blamed for the plummeting populations of these birds. *Nature* 148: 931–932.
- Holmes R.T. (2007): Understanding population change in migratory songbirds: long-term and experimental studies of Neotropical migrants in breeding and wintering areas. *Ibis* 149 S2: 2-13.
- Holmes R.T., Sherry T.W. & Sturges F.W. (1986): Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: long-term study at Hubbard Brook. *Ecological Monographs* 56: 201-220.
- Holt A., Gaston K.J. & He F. (2002): Occupancy-abundance relationship and spatial distribution: a review. *Basic and Applied Ecology* 3: 1-13.
- Holt R.D. & Keitt T.H. (2000): Alternative causes of range limits: a metapopulation perspective. *Ecology Letters* 3: 41-47.
- Huntley B., Collingham Y.C., Willis S.G. & Green R.E. (2008): Potential impacts of climate change on European birds. *PloS ONE* 3: e1439.
- Hudec K. (ed.) (1983): Fauna ČSSR. Ptáci 3. *Academia, Praha*.

- Hudec K. (ed.) (1994): Fauna ČR a SR. Ptáci 1. Druhé vydání. *Academia, Praha*.
- Jiguet F., Julliard R., Thomas C.D., Dehorter O., Newson S.E. & Couvet D. (2006): Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures. *Ecology Letters* 9: 1321-1330.
- Julliard R., Jiguet F. & Couvet D. (2004): Common birds facing global changes: what makes species at risk? *Global Change Biology* 10: 148-154.
- Kark S., Iwaniuk A., Schalmitzek A. & Banker E. (2007): Living in the city: can anyone become an 'urban exploiter'? *Journal of Biogeography* 34: 638-651.
- Konvička M., Čížek L. & Beneš J. (2004): Ohrožený hmyz nížinných lesů. *Sagittaria, Olomouc*.
- Konvička M., Čížek O., Filipová L., Fric Z., Beneš J., Krupka M., Zámečník J. & Dočkalová Z. (2005): For whom the bells toll: demography of the last population of the butterfly *Euphydryas maturna* in the Czech Republic. *Biologia* 60: 551-557.
- Lemoine N., Bauer H.G., Peintinger M. & Böhning-Gaese K. (2007): Effects of climate and land-use change on species abundance in a central European bird community. *Conservation Biology* 21: 495-503.
- Lepš J. & Šmilauer P. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. *Cambridge University Press, Cambridge*.
- MacFaden S.W. & Capen D.E. (2002): Avian habitat relationships at multiple scales in a New England forest. *Forest Science* 48: 243-253.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Hines J.E., Knutson M.G. & Franklin A.B. (2003): Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84: 2200-2207.
- Maley J. & Brenac P. (1998): Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years BP. *Review of Palaeobotany and Palynology* 99: 157-187.
- Martin T.G. & McIntyre S. (2007): Impacts of livestock grazing and tree clearing on birds of woodland and riparian habitats. *Conservation Biology* 21: 504-514.
- Martin P.R. & Martin T.E. (2001): Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology* 82: 189-206.
- Moreby S.J. & Southway S.E. (1999): Influence of autumn applied herbicides on summer and autumn food available to birds in winter wheat fields in southern England. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 72: 285-297.

- Naidoo R. (2004): Species richness and community composition of songbirds in a tropical forest-agricultural landscape. *Animal Conservation* 7: 93-105.
- Newton I. (1998): Population Limitation in Birds. *Academic Press, London*.
- Paracuellos M. (2006): Relationships of songbird occupation with habitat configuration and bird abundance in patchy reed beds. *Ardea* 94: 87-98.
- Paradis E., Baillie S.R., Sutherland W.J. & Gregory R.D. (1998): Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67: 518-536.
- Peterjohn P.G. & Sauer J.R. (1994): Population trends of woodlands bird from North American Breeding Bird Survey. *Wildlife Society Bulletin* 22: 155-164.
- Reif J., Hořák D., Sedláček O., Riegert J., Pešata M., Hrázský Z., Janeček Š. & Storch D. (2006): Unusual abundance-range size relationship in an Afromontane bird community: the effect of geographic isolation? *Journal of Biogeography* 33: 1959-1968
- Reif J., Sedláček O., Hořák D., Riegert J., Pešata M., Hrázský Z. & Janeček Š. (2007): Habitat preferences of birds in a montane forest mosaic in the Bamenda Highlands, Cameroon. *Ostrich* 78: 31-36.
- Reif J., Storch D. & Šímová I. (2008): Scale-dependent habitat gradients structure bird assemblages: a case study from the Czech Republic. *Acta Ornithologica*: in press.
- Reif J., Voříšek P., Šťastný K. & Bejček V. (2006): Trendy početnosti ptáků v České republice v letech 1982-2005. *Sylvia* 42: 22-37.
- Remeš V. (2000): How can maladaptive habitat choice generate source-sink population dynamics? *Oikos* 91: 579-582.
- Robbins C.S., Bruun B. & Zim H.S. (1983): Birds of North America. Expanded and Revised Edition. *Gold Press, New York*.
- Rodewald A.D. & Yahner R.H. (2001): Influence of landscape composition on avian community structure and associated mechanisms. *Ecology* 82: 3493-3504.
- Saether B.-E., Grotan V., Tryjanowski P., Barbraud C. & Fulin M. (2006): Climate and spatio-temporal variation in the population dynamics of a long distance migrant, the White Stork. *Journal of Animal Ecology* 75: 80-90.
- Saether B.-E., Ringsby T.H., Bakke Ø. & Solberg E.J. (1999): Spatial and temporal variation in demography of a house sparrow metapopulation. *Journal of Animal Ecology* 68: 628-637.
- Sádlo J., Pokorný P., Hájek P., Cílek V. & Dreslerová D. (2005): Krajina a revoluce. *Malá Skála, Praha*.

- Šálek M. (1995): Sledování hnízdních populací čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) v České republice. *Zprávy ČSO* 40: 18-25.
- Sanderson F.J., Donald P.F., Pain D.J., Burfield I.J. & van Bommel F.P.J. (2006): Long-term population declines in Afro-Palearctic migrant birds. *Biological Conservation* 131: 93-105.
- Sauer J.R., Hines J.E. & Fallon J. (2001): The North American Breeding Bird Survey, Results and Analysis 1966–2000. Version 2001.2. *USGS Patuxent Wildlife Research Center, Laurel*.
- Sedláček K. (ed.) (1988): Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČSSR. 1. Ptáci. *SZN, Praha*.
- Seoane J. & Carrascal L.M. (2008): Interspecific differences in population trends of Spanish birds are related to habitat and climatic preferences. *Global Ecology and Biogeography* 17: 111-121.
- Shultz S., Bradbury R.B., Evans K.L., Gregory R.D. & Blackburn T.M. (2005): Brain size and resource specialization predict long-term population trends in British birds. *Proceedings of The Royal Society of London B* 272: 2305-2311.
- Sillett T.S. & Holmes R.T. (2005): Long-term demographic trends, limiting factors, and the strength of density dependence in a breeding population of a migratory songbird. In: *Birds of Two Worlds* (eds. R. Greenberg & P.P. Marra), *Johns Hopkins University Press, Baltimore*: 426-436.
- Sinclair I. & Ryan P. (2003): *Birds of Africa South of the Sahara*. *Princeton University Press, Princeton*.
- Siriwardena G.M., Baillie S.R., Buckland S.T., Fewster R.M., Marchant J.H. & Wilson J.D. (1998): Trends in the abundance of farmland birds: a quantitative comparison of smoothed Common Birds Census indices. *Journal of Applied Ecology* 35: 24-43.
- Siriwardena G.M., Stevens D.K., Anderson G.Q.A., Vickery J.A., Calbrade N.A. & Dodd S. (2007): The effect of supplementary winter seed food on breeding populations of farmland birds: evidence from two large-scale experiments. *Journal of Applied Ecology* 44: 920-932.
- Šizling A.L. & Storch D. (2004): Power-law species-area relationships and self-similar species distributions within finite areas. *Ecology Letters* 7: 60-68.
- Škorpilová J. (2004): Mezidruhové srovnání velikostí teritorií, početnosti a habitatových preferencí ptáků v mozaikovitém prostředí. *Magisterská diplomová práce, katedra zoologie, PřF UK, Praha*.

- Sol D., Szekely T., Liker A. & Lefebvre L. (2007): Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of The Royal Society of London B* 274: 763-769.
- Šťastný K., Bejček V. & Hudec K. (2006): Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice. *Academia, Praha*.
- Storch D. (1995): Mezidruhová kompetice u ptáků. *Biologické Listy* 60: 259-273.
- 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., Konvička M., Beneš J., Martinková J. & Gaston K.J. (2003): Distribution patterns of butterflies and birds in the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *Journal of Biogeography* 30: 1195-1205.
- Storch D. & Reif J. (2002): Makroekologie ptáků: co všechno se lze dozvědět z velkoplošných mapování. *Sylvia* 38: 1-8.
- Storch D. & Šizling A.L. (2002): Patterns in commonness and rarity in central European birds: reliability of the core-satellite hypothesis within a large scale. *Ecography* 25: 405-416.
- 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: 771-784.
- Stuart S.N. (ed) (1986): Conservation of Cameroon montane forests. *International Council for Bird Preservation, Cambridge*.
- Tellini Florenzano G. (2004): Birds as indicators of recent environmental changes in the Pennines (Foreste Casentinesi National Park, central Italy). *Italian Journal of Zoology* 71: 317-324.
- Thomas D.H.L., Anders S. & Penn N.J. (2000): Conservation in the community: the Kiluj-Ijim Forest project, Cameroon. *Ostrich* 71: 157-161
- Tomiałojć L. (1999): A long-term study of changing predation impact on breeding woodpigeons. In: *Advances in Vertebrate Pest Management* (eds. D.P. Cowand & C.J. Feare), *Filander Verlag, Fürth*: 205-218.
- Tomiałojć L. (2000): An East-West gradient in the breeding distribution and species richness of the European woodland avifauna. *Acta Ornithologica* 35: 3-17.
- Tropek R. (2008): Forest eternal? Endemic butterflies of the Bamenda Highlands, Cameroon, avoid close-canopy forest. *Magisterská diplomová práce, katedra zoologie, PřF JČU, České Budějovice*.

- Tucker G.M. & Evans M.I. (1997): Habitats for Birds in Europe. *BirdLife International, Cambridge*.
- van Horne B. (1983): Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47: 893-901.
- Vanreusel W. & van Dyck H. (2007): When functional habitat does not match vegetation types: A resource-based approach to map butterfly habitat. *Biological Conservation* 135: 202-211.
- Veselovský Z. (2001): Obecná ornitologie. *Academia, Praha*.
- Voříšek P., Reif J., Šťastný K. & Bejček V. (2008): How effective can be the national law in protecting birds? A case study from the Czech Republic. *Folia Zoologica*: in press.
- Ward M.P. & Schlossberg S. (2004): Conspecific attraction and the conservation of territorial songbirds. *Conservation Biology* 18: 519-525.
- Wiens, J.A. (1989): Ecology of Bird Communities I. Foundations and Patterns. *Cambridge University Press, Cambridge*.
- Wilson P.D. (2008): The pervasive influence of sampling and methodological artefacts on a macroecological pattern: the abundance-occupancy relationship. *Global Ecology and Biogeography* 17: 457-464.
- Wretenberg J., Lindström Å., Svensson S. & Pärt T. (2007): Linking agricultural policies to population trends of Swedish farmland birds in different agricultural regions. *Journal of Applied Ecology* 44: 933-941.
- Wretenberg J., Lindström Å., Svensson S., Thierfelder T. & Pärt T. (2006): Population trends of farmland birds in Sweden and England: similar trends but different patterns of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology* 43: 1110-1120.

Shrnutí poznatků dizertační práce

Práce se z různých hledisek zabývá vlivem habitatového složení na ptačí společenstva. Zjistili jsme, že pozitivní vztah mezi lokální abundancí a velikostí areálu ptačích druhů není univerzální a že jeho síla závisí mimo jiné na míře neobvyklosti prostředí na zkoumané lokalitě vzhledem ke zbytku regionu. V našem konkrétním případě Kamerunských hor byly lokálně hojné ty druhy, které měly současně malé areály, protože byly zřejmě dobře adaptovány na specifické podmínky horského lesa, což jim bránilo rozšířit se do dalších oblastí. Zároveň izolace a neobvyklost afromontánního prostředí omezovala možnosti jeho kolonizace jinými, v Africe široce rozšířenými druhy ptáků, které, když už se na hory rozšířily, zůstávaly omezeny na bezlesá území. V rámci studovaného společenstva směřoval nejsilnější gradient v druhovém složení ptáků z lesa do bezlesí, což je pravděpodobně jeden z nejvýznamnějších habitatových gradientů vůbec. Silnou vazbu na les vykazovaly hlavně druhy horské a endemické, naopak bezlesá místa obsazovaly hlavně druhy s velkým areálem v subsaharské Africe. Mnoho horských a endemických druhů mělo zároveň relativně širokou habitatovou niku. Tyto výsledky na jednu stranu ukazují důležitost lesních fragmentů pro přežití původních zástupců afromontánní avifauny, na stranu druhou ilustrují značný potenciál místních druhů přežívat i v silně narušených krajinách. Snadný a pro místní obyvatele snesitelný ochranný management takových lokalit by zajistil střednědobé přežití mnoha druhů ptáků Kamerunských hor.

Prostorovými gradienty v druhovém složení ptačích společenstev jsme se zabývali i v České republice. Zjistili jsme, že habitatové proměnné vysvětlí největší část variability ve struktuře společenstva v jemném i v hrubším prostorovém rozlišení. To znamená, že vliv geografických faktorů, implikující disperzní omezení nebo historické aspekty v rozšíření jednotlivých druhů v České republice, je slabý, pokud se prostředí vymapuje skutečně detailně. Nicméně zjištěné habitatové gradienty vysvětlující strukturu společenstva do značné míry závisí na měřítku (rozlišení), protože to ovlivňuje, jaké typy prostředí se na vzorkovacích ploškách vyskytují pospolu. Silný gradient z lesa do otevřené krajiny v hrubším měřítku slábne a naopak se projevuje vliv lokálně marginálních habitatů jako jsou mokřady a vodní plochy. Právě vody jsou z hlediska druhového složení svého společenstva ptáků od všech ostatních habitatů nejodlišnější, což lze však zjistit pouze pomocí zaznamenávání výskytu každého jedince do předem vymapovaných typů prostředí,

kteře odstraní nežádoucí efekt společného výskytu některých habitatů na vzorkovacích ploškách.

Rozmístění druhů podél habitatových gradientů ve společenstvu českých ptáků souviselo s trendem početnosti jednotlivých druhů. V rámci lesních ptáků, kteří celkově v ČR zvyšují za posledních více než 20 let svoji početnost, lze zjistit rozdílné trendy početnosti u druhů vázaných na různé typy lesa. Čím častěji se druh vyskytoval v listnatém lese, tím více v ČR přibýval, naopak čím více byl asociován s jehličnatým lesem, tím více ubýval. Může to souviset s nahrazováním jehličnatých porostů listnatými, které v našich lesích během posledních desetiletí probíhá. Nárůst početnosti byl nejpatrnější u druhů specializovaných na lesní prostředí, což může souviset se zvětšováním rozlohy lesní půdy i se stárnutím lesních porostů. Na rozdíl od lesních ptáků byl mezi polními ptáky zjištěn celkový úbytek početnosti, projevující se nejvíce u druhů nejsilněji na pole vázaných. Trendy početnosti polních ptáků asi ovlivňovaly různé činitele v různých obdobích. Do roku 1990 to byla intenzifikace zemědělství, jejíž následný rapidní pokles sice úbytek polních ptáků zmírnil, ale nezastavil. Máme za to, že do hry v té době vstoupil další faktor - úbytek obdělávané půdy, který škodí hlavně polním specialistům. Naopak zarůstání ladem ležících ploch může mít pozitivní vliv na populace druhů žijících v křovinách, což potvrzuje vzestup jejich početnosti během posledních patnácti let.

Změna prostředí může ve skutečnosti vysvětlit i náš poslední poznatek, a sice negativní vztah trendu početnosti druhu v ČR a střední zeměpisné šířky jeho evropského areálu. Statisticky průkazný vztah mezi takovými proměnnými se většinou považuje za důkaz vlivu globálních klimatických změn na rozšíření a početnost organismů. Ačkoliv na tak malém území, jako je naše republika, lze jen těžko pozorovat posuny areálů, k nimž v temperátní zóně dochází vlivem oteplování klimatu, mohla by vzrůstající teplota ovlivňovat prostorovou distribuci abundancí jednotlivých druhů v jejich areálech vlivem rozdílného přežívání jedinců v různých latitudinálních pásech. Předpokládali jsme, že druhy žijící severněji v Evropě by měly při růstu průměrných teplot v posledních desítkách let na našem území ubývat, naopak druhy s jižním rozšířením by měly být u nás početnější. Náš předpoklad se potvrdil, ale zároveň tento výsledek interpretujeme s jistou opatrností. Jak je uvedeno výše, v rámci lesních ptáků se svými trendy početnosti liší ptáci s různými habitatovými preferencemi. Druhy se severnějším evropským rozšířením mohou být totiž ty, které jsou více vázané na jehličnaté lesy, naopak jižnější druhy mohou být více vázané na lesy listnaté. Potom by byl vliv klimatické změny neodlišitelný od vlivu změny prostředí, ke které v českých lesích během posledních desetiletí dochází.

Summary of the thesis

The thesis focuses on various aspects of bird-habitat relationships. We found that the positive correlation between local abundance and regional distribution of birds is not a universal pattern. Its strength and direction depends on the similarity of habitat cover at the locality where the species abundances are measured and habitat cover of the wider region where the species distribution is assessed. In the case of the Cameroon Mountains, many locally abundant species had relatively small ranges in subsaharan Africa. They were probably well-adapted to specific conditions of montane environment, and such tight habitat association precluded their occurrence in regions covered by savannah or humid lowland forest. At the same time, isolation and unusual environmental conditions of the montane forest in the Cameroon Mountains reduced possibilities of their colonization by species widespread within Africa. Such species were confined to deforested areas in the Cameroon Mountains. The strongest gradient in bird community structure was between birds of montane forest and birds of non-forest habitats, and this gradient is probably one of the most important bird-habitat gradients worldwide. Endemic species and species confined to afrotropical mountains had the highest association with montane forest and, at the same time, these species had also wider local niche breadth than species widely distributed in Africa. These results show the importance of forest remnants for local occurrence of afromontane bird species. On the other hand, these species can occupy strongly disturbed landscapes with high proportion of altered habitat. Sustainable management of such landscapes would enable persistence of many montane and endemic bird species in the Cameroon Mountains.

In the next step, we focused on gradients in species composition of bird communities in the Czech Republic. Habitat composition explained the highest proportion of variability in bird community structure at different scales of spatial resolution. This result implies that the effect of geographic factors connected with dispersal limitations or historical components of species distributions is rather weak in the Czech Republic if one applies a detailed habitat mapping. However, the observed habitat gradients are dependent on spatial scale which determines patterns of co-occurrence of particular habitats on sampling plots. The strongest gradient between forest and non-forest habitats becomes weaker at coarser scales of spatial resolution because most of larger plots contain mixture of forest and non-forest habitats. On the other hand, the effects of water and wetland