

# Makroekologie ptáků: co všechno se lze dozvědět z velkoplošných mapování

## *Macroecology of birds: what we have learnt from large-scale censuses*

**David Storch<sup>1,2</sup> & Jiří Reif<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Biodiversity and Macroecology Group, Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Western Bank, UK-S10 2TN Sheffield, United Kingdom

<sup>2</sup> Centrum pro teoretická studia UK, Jilská 1, CZ-110 00 Praha 1; e-mail: storch@cts.cuni.cz

<sup>3</sup> Přírodovědecká fakulta UK, Ústav pro životní prostředí, Benátská 2, CZ-128 44 Praha 2; e-mail: jirireif@yahoo.com

Storch D. & Reif J. 2002: Makroekologie ptáků: co všechno se lze dozvědět z velkoplošných mapování. *Sylvia* 38: 1–18.

Makroekologie se zabývá ekologickými jevy a procesy ve velkých časových a prostorových měřítkách, a tak byl její rozvoj do značné míry závislý na dostupnosti příslušných velkoškálových dat. Ta se týkají většinou distribuce ptáků, proto se celá makroekologie týká hlavně jich. V tomto článku podáváme přehled hlavních makroekologických poznatků, jež se týkají mezidruhových a vnitrodruhových rozdílů v početnosti ptáků, vztahem mezi populační hustotou a rozšířením druhů, časoprostorovým kolísáním populací a nejdůležitějšími rozdíly mezi avifaunou různých geografických oblastí, včetně rozdílů v druhovém bohatství. Snažíme se přitom dokumentovat makroekologické jevy pokud možno na datovém materiálu z ČR. Ukazujeme makroekologii jako obor, který je nejen zajímavý sám o sobě, ale je také důležitý pro porozumění mnoha jevům, s nimiž máme běžnou zkušenost, poněvadž ty často velmi silně závisí na tom, co se děje ve velkých časových a prostorových měřítkách.

*Macroecology deals with ecological patterns and processes on large spatial and temporal scales. Since its development has been promoted by the suitability of appropriate data on these scales, i.e. mostly the data on bird distribution and abundances, macroecology is largely confined to large-scale ecology of birds. We review major achievements of bird macroecology that concern patterns in interspecific and intraspecific differences in population abundances, relationship between population densities and extent of species occurrence, spatiotemporal variability of abundances and major patterns in faunal structure and bird species richness on the Earth surface. Many of the patterns are documented using bird distributional data from the Czech Republic. Macroecology is shown to be important not only for its own sake, but also for understanding small-scale ecological phenomena since these are largely derived just from the large-scale patterns and processes.*

**Keywords:** macroecology, birds, distribution, abundance, species richness, rarity

## ÚVOD

Makroekologie je vědecká disciplína, která se snaží odpovědět na otázky týkající se rozšíření, početnosti a rozmanitosti organismů na povrchu Země. Ačkoli ty otázky jsou většinou staré – mnohé z nich formuloval už Charles Darwin, ba dokonce Alexander von Humboldt – samotná disciplína je nová; její název se vžil až v devadesátých letech, poté, co byla vydána kniha *Macroecology* J. H. Browna (1995). Mohla totiž vzniknout až tehdy, když se díky úsilí tisíců většinou amatérských zoologů podařilo v rámci různých velkoplošných mapovacích akcí nashromáždit dostatečné množství dat, která vůbec umožňují příslušné otázky řešit. Velká většina těchto dat se týká ptáků, poněvadž detailní a přitom velkoplošné údaje o výskytu jiných skupin organismů se získávají nesrovnatelně obtížněji. Celá makroekologie je tak do značné míry makroekologií ptáků, což je na jedné straně její velká slabina, pro ornitologii představuje ovšem její vznik a rozvoj zřejmě největší přínos posledního desetiletí. Dnes se makroekologie bouřlivě rozvíjí mimo jiné proto, že vychází čím dál víc najevo, že i jevy a procesy pozorovatelné v menších časových a prostorových měřítkách jsou zcela zásadně ovlivněné tím, co se děje ve velkých měřítkách.

### Historie, zdroje a zaměření

Přestože je makroekologie ryze vědecká biologická disciplína, její původ je jistým způsobem spojen s ochranou přírody. V poslední čtvrtině 20. století vyvstala potřeba znát početnost a rozšíření co největšího množství organismů, aby bylo možné odhalit vzácné a ubývající druhy a podniknout kroky pro jejich ochranu. Na území jednotlivých států byly zorganizovány rozsáhlé výzkumné akce, díky nimž vznikly atlasy rozšíření ptáků na několika hierarchických úrovních – od

jednotlivých chráněných území (např. Flousek & Gramsz 1999), přes státy (Šťastný et al. 1987, Šťastný et al. 1997) až po celé kontinenty (Hagemeyer & Blair 1997). Tyto výsledky pak mohly být použity nejen pro účely monitoringu a ochrany jednotlivých druhů, ale i pro řešení nejzávažnějších otázek ekologie velkých měřítek.

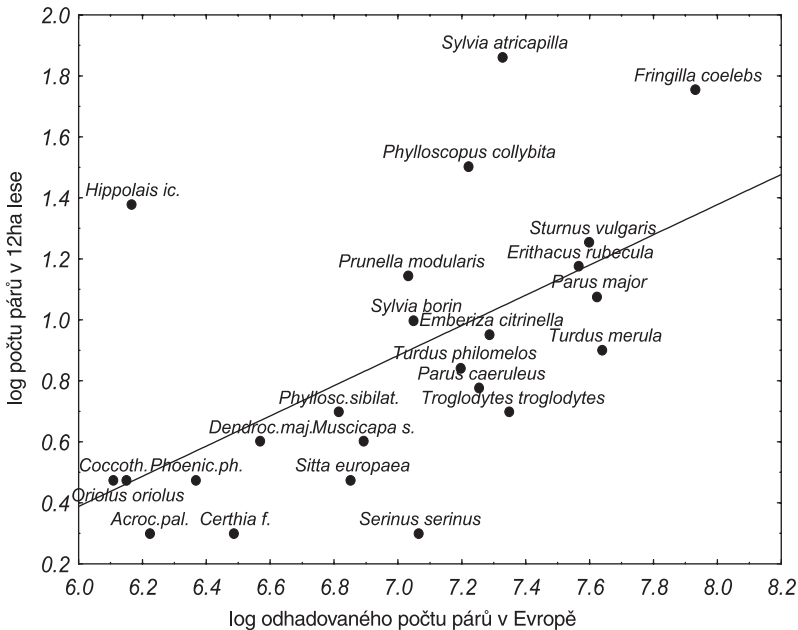
Většina dosavadních makroekologických poznatků ovšem dosud čerpala z pouhých tří zdrojů. Prvním z nich jsou výsledky velkoplošného sčítání ptáků Severní Ameriky (BBS, Breeding Bird Survey), probíhajícího od šedesátých let a založeného na bodových transektech podél silnic (viz <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/bbs/bbs.html>). Druhý rozsáhlý datový soubor představuje atlas hnízdního rozšíření ptáků Velké Británie (Gibbons et al. 1993), založený na kvadrátovém mapování v rámci akce Common Bird Census (CBC). Oproti našemu atlasu má kromě mnohem většího rozsahu tu výhodu, že obsahuje i nepřímé údaje o početnosti jednotlivých druhů v kvadrátech. Konečně třetí datový soubor představuje značně heterogenní kompilace areálů rozšíření ptáků celé Severní a Jižní Ameriky.

Otázky, které si makroekologie klade, se týkají rozšíření, početnosti a druhového bohatství organismů v rámci velkých prostorových měřítek, a tak se částečně překrývá s jinými biologickými odvětvími, jako je biogeografie, evoluční biologie či ekologie společenstev. Problematika makroekologie nicméně zůstává poměrně specifická. Zaměřuje se totiž především na obecné příčiny mezidruhových ekologických rozdílů (proč jsou některé druhy vzácné a jiné hojné, co je zodpovědné za tyto rozdíly), dále frekvenčním rozložením vlastností organismů (proč je tolik druhů vzácných a málo hojných, proč má většina druhů spíš malou tělesnou velikost atd.) a konečně příčinami rozdílů v druhovém složení a rozmanitosti různých oblastí.

V poslední době se zdá, že makroekologie představuje ve skutečnosti mnohem univerzálnější pohled, než se zdálo. Mnoho jevů, které pozorujeme v běžných měřítkách, totiž pouze odráží procesy, které se odehrávají v měřítkách mnohem větších. Příkladem by bylo kolísání početnosti řady druhů v rámci řekněme okresu, které většinou nelze vysvětlovat jinak, než s přihlédnutím ke změnám početnosti a rozšíření daného druhu v rámci mnohem většího území, třeba celé Evropy. Podobně rozdíly v druhovém složení a početnosti jednotlivých druhů v rámci určitého ptačího společenstva lze jen málokdy přičíst na vrub lokálním faktorům, jako je konkurence a predace, ale mnohem spíše odrážejí celkovou situaci v regionu (Storch 1998, obr. 1). Pěnkava obecná (*Fringilla*

*coelebs*) není v určitém lese nejpočetnější z toho důvodu, že dokáže lépe konkurovat ostatním druhům, ani proto, že zde má nejvyšší hnízdní úspěšnost, ale zkrátka proto, že je v rámci celé Evropy nejpočetnějším ptákem. To má samozřejmě také své příčiny, ale na ty nepřijde-me, budeme-li studovat právě jen lokálně působící faktory (Gaston & Blackburn 2000).

Pěkný příklad vztahu makroekologických jevů a složení lokálních společenstev ukazují Blackburn & Gaston (2001), kteří testovali, do jaké míry lze charakteristiky hnízdního společenstva ptáků v listnatém lese Eastern Wood v jižní Anglii předpovědět pouze pomocí náhodného výběru z avifauny Británie. Přesnost, s jakou se náhodně generovaná druhová seskupení shodovala s reálným



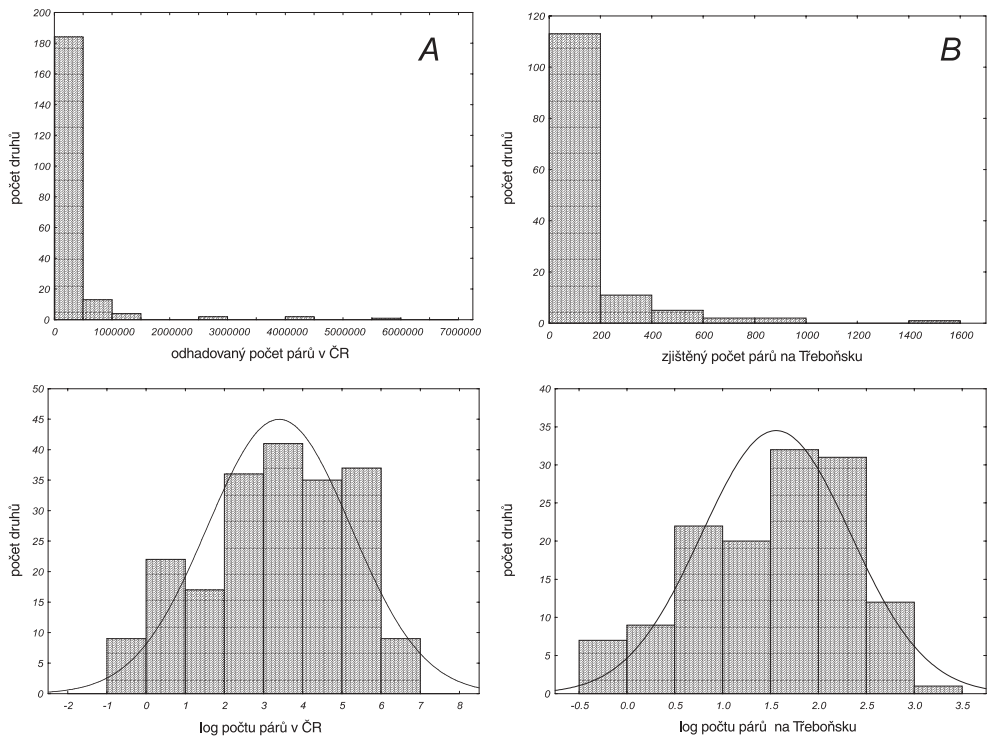
**Obr. 1.** Porovnání populační početnosti druhů v rámci jednoho lesního ptačího společenstva (Storch 1998) s odhadovanou velikostí populací v rámci celé Evropy (Hagemeijer & Blair 1997). Hodnoty na logaritmovaných osách vyjadřují řády, v nichž se počty pohybují.

**Fig. 1.** Comparison of population abundances within one 12-ha woodland bird community (Storch 1998) with the total estimated European population size of respective bird species (Hagemeijer & Blair 1997). Values of the axes represent orders of magnitude of population numbers.

společenstvem, byla sice rozdílná pro různě široce vymezený soupis britských ptáků a pro různé zkoumané charakteristiky, velmi dobrá shoda ovšem nastala už při omezení seznamu na avifaunu listnatých lesů celé Británie s vyřazením druhů, jež ze zřejmých důvodů nemohou v Eastern Wood zahnídit (např. tetřevka obecná (*Tetrao tetrix*), jež vymizel z jihu Anglie během první poloviny 20. století). Jinými slovy, náhodný výběr z avifauny dané oblasti dá dostatečně

dobrou předpověď složení konkrétního společenstva nehledě na autekologii jednotlivých druhů i lokální podmínky. Musíme sice přihlídnout k prostředí (nakonec se vybíralo pouze z množiny druhů žijících v listnatém lese), nároky druhů na prostředí jsou ovšem zase dané evolucí druhů ve velkých měřítkách (Storch & Frynta 2000).

Teď rozebereme několik nejpatrnějších makroekologických fenoménů, přičemž se pokusíme vyložit některé jevy,



**Obr. 2.** Frekvenční rozložení odhadovaných populačních početností pro ptáky (A) České republiky (data viz Hudec et al. 1995) a (B) Třeboňska (viz Cepák 2001). V případě Třeboňska jde o počty zjištěné bodovou metodou, která rovnoměrně pokryla cca 10 % území Třeboňska, reálné počty párů budou proto zhruba desetkrát vyšší. Naprostou většinu představují druhy relativně málo početné, proto je výhodnější rozložení početností vyjadřovat v logaritmickém měřítku, kde rozsah každé početní třídy je konstantním násobkem rozsahu předchozí třídy. Jednotky na ose x jsou v tomto případě řády: 0 = jednotlivé páry, 1 = desítky párů, 2 = stovky párů atd.

**Fig. 2.** Frequency distribution of (A) estimated population abundances of all bird species in the Czech Republic (data from Hudec et al. 1995), and (B) abundances of birds in the Třeboň region (Cepák 2001) obtained by point count technique (note that the census covered ca. 10% of the whole area, and thus real populations should be approximately ten times larger there). Below see the same frequency distributions, but in logarithmic scale of frequency classes.

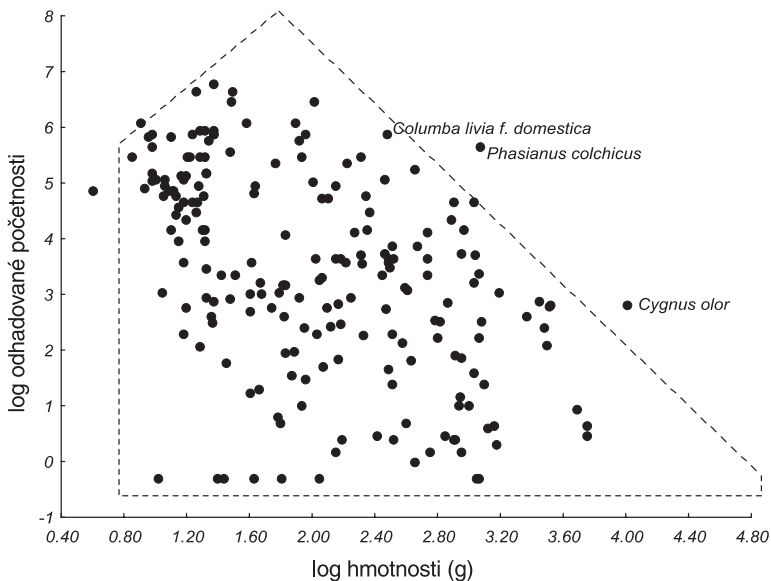
s nimiž se v ekologii ptáků běžně setkáváme, z makroekologické perspektivy. Všechny makroekologické jevy se budeme snažit ukázat na datech z České republiky, i když byly dříve popsány na základě výše zmíněných amerických a britských dat.

### Proč se druhy liší svou populační početností

Všechny druhy pochopitelně nemůžou být stejně početné, nápadné ale je, že rozdíly v početnosti i blíže příbuzných druhů jsou obrovské a že většina druhů

má malou populační početnost a jen malá část je hodně početná. To platí v rámci jednotlivých společenstev i v rámci třeba celých zemí (obr. 2), přičemž obecně druhy, které jsou početné v rámci celého regionu, patří také k těm početnějším v rámci jednotlivých lokálních společenstev (viz obr. 1). Ptejme se, které faktory vlastně velikosti populací v rámci regionů ovlivňují.

Jedním z nich je tělesná velikost. Dobře se měří, a tak byla s populační početností nejčastěji porovnávána (Brown & Maurer 1987, Nee et al. 1991). Je zřejmé,



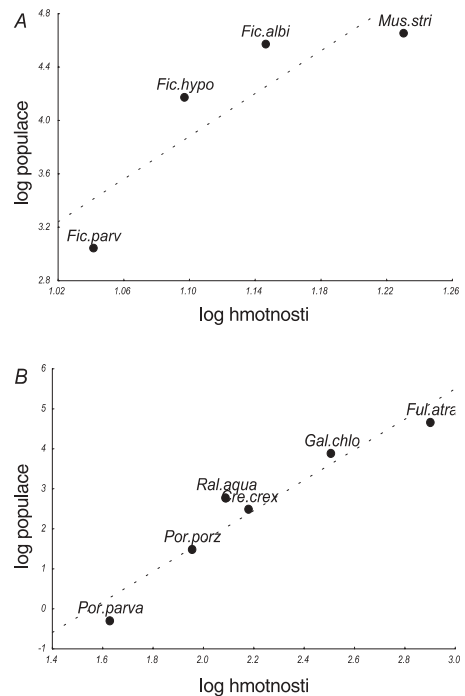
**Obr. 3.** Vztah mezi tělesnou hmotností a odhadovanou populační početností pro ptáky ČR v logaritmicke-logaritmicke měřítku. Početnost ptáků s vyšší tělesnou hmotností je omezoována jejich energetickými nároky, zatímco početnost nejmenších ptáků je omezoována nutností specializovat se na vydatnější zdroje. Tato omezení, zjištěná na základě studia ptáků celých kontinentů, vyjadřuje přerušovaný polygon, jenž ovšem situaci v ČR zjevně příliš nevystihuje, jakkoli je zřejmý negativní vztah mezi hmotností a početností. Extrémně velké a početné druhy jsou často druhy polodomestikované, ferální či alespoň částečně synantropní.

**Fig. 3.** The relationship between body weight and estimated population abundance for birds of the Czech Republic. Abundances of heavier species are limited by the amount of suitable energy, whereas abundances of the smallest species are probably limited by the necessity to specialise on more profitable resources. However, the polygon that restricts possible combinations of body weights and abundances has been drawn up on the basis of whole-continent censuses, but is not much appropriate for the data of only one country. Species that are at the same time heavy and abundant are mostly those feral, semi-domesticated or at least synanthropic.

že velcí ptáci typu dropa velkého (*Otis tarda*) či káně lesní (*Buteo buteo*) nemohou být stejně početní jako pěnkava obecná nebo vrabec domácí (*Passer domesticus*), hlavně proto, že větší jedinci vyžadují víc potravy i prostoru. Tělesná velikost s velikostí populací sice souvisí, ale tento vztah není jednoduchý (obr. 3). Zdá se, že hmotnost sice omezuje maximální možnou velikost populací (příliš velké druhy nemohou dosáhnout velkých populačních početností), ale přímo ji neurčuje. Ty úplně nejmenší druhy navíc nejsou nejpočetnější, což se přisuzuje skutečnosti, že mají vzhledem ke své hmotnosti velkou spotřebu energie a musí se specializovat na dostatečně vydatné zdroje, které jsou vzácné (Brown & Maurer 1987). I když tedy mohou být nejmenší druhy místy i velmi početné, jejich celková hojnost bude snížena právě omezeným rozšířením.

Celý vztah je komplikován také tím, že neplatí vždy, srovnáváme-li ptáky v rámci nějaké užší taxonomické skupiny, jako je rod nebo čeleď. Tehdy dokonce často najdeme právě opačný vztah, kdy větší druhy jsou početnější, a to tím spíš, čím je daná skupina evolučně více izolovaná od nejbližších příbuzných (Cotgreave 1994). V rámci našich ptáků si to můžeme demonstrovat na příkladě lejsků nebo chřástalovitých: u obou skupin mají větší druhy početnější populace (obr. 4). Vysvětluje se to mezidruhovou konkurencí, díky níž ve skupině blízké příbuzných druhů získají větší druhy dominanci nad menšími. Možná není náhoda, že v rámci ptáků ČR se tento vlastně převrácený vztah ukázal právě u skupin, které jsou známé svou vnitrodruhovou i mezidruhovou agresivitou.

Hmotnost tedy s početností souvisí, ale ne úplně jednoduše. Navíc skutečnou příčinou rozdílné populační početnosti druhů může být nějaká vlastnost, která s hmotností pouze koreluje. Blackburn



**Obr. 4.** Vztah mezi tělesnou hmotností a odhadovanou početností v rámci ČR pro (A) lejskovité (Muscicapidae) a (B) chřástalovité (Rallidae) v logaritmicko-logaritmickém měřítku.

**Fig. 4.** Relationship between body weight and estimated total abundance within the Czech Republic for (A) flycatchers (Muscicapidae), and (B) crakes (Rallidae) in log-log scale. Within these groups the larger species are also more abundant.

et al. (1996) porovnávali celkovou početnost britských ptáků s jejich nejrůznějšími charakteristikami, od zmíněné hmotnosti přes počet vajec a inkubační dobu až po intenzitu metabolismu. Zjistili, že většina těchto charakteristik koreluje s početností druhu dokonce lépe než hmotnost. Nejlépe přitom koreluje inkubační doba (početnější druhy inkubují kratší dobu), přičemž žádná další charakteristika už statisticky významně nezvyšuje vysvětlenou variabilitu v početnosti. Není jasné, proč by zrovna inkubační doba měla nejtěsněji souviset s po-

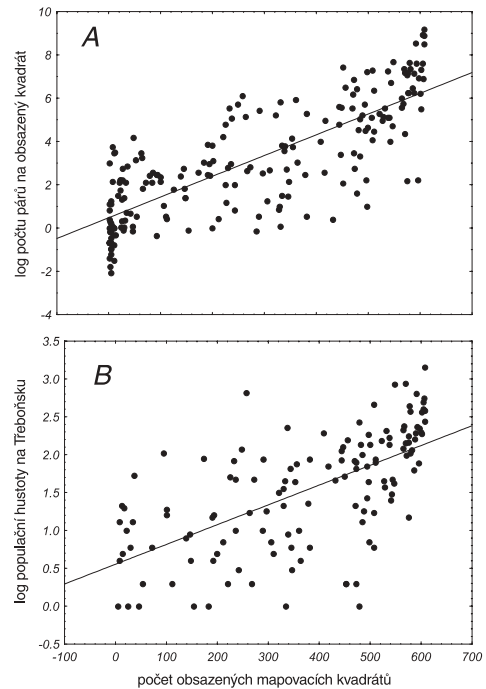
četností, autoři to ale vysvětlují další, přímo neměřitelnou charakteristikou, totiž dostupností zdrojů. Druhy, které vedou využívat široké spektrum zdrojů, jsou podle nich schopné investovat hodně energie do mláďat, jejichž ontogenetický vývoj je pak rychlejší, a zároveň se hodně namnožit, poněvadž nejsou tolik omezeni množstvím dostupných zdrojů.

Dostupnost zdrojů, tedy vlastně šířka ekologické niky, je nepochybně důležitým faktorem ovlivňujícím početnost. Koneckonců možná první vysvětlení, které se nabízí pro objasnění příčin různé početnosti druhů, je jejich rozdílná specializovanost – je zřejmé, že druhy vázané na nějaký vzácný zdroj nemohou být stejně početné, jako druhy nespécializované. Specializovanost ovšem ovlivňuje nejen samotnou početnost, ale i prostorovou distribuci.

### Proč jsou druhy lokálně početné také široce rozšířené

Druhy, které dosahují vysokých lokálních populačních hustot, jsou většinou také široce rozšířené (Hanski 1982, Brown 1984). Najdeme samozřejmě spoustu protipříkladů, tedy druhů, které mají vysokou lokální populační hustotu a přitom se vyskytují na velmi omezeném území, nebo druhů, které jsou všude, ale řídce, nicméně statisticky tato závislost platí (obr. 5). Znamená vlastně mnohem větší nerovnoměrnost v „úspěšnosti“ jednotlivých druhů, poněvadž druh hojný v určité oblasti pravděpodobně bude ještě navíc široce rozšířený i v jiných oblastech. Vysvětluje se to právě rozdílnou šířkou ekologické niky jednotlivých druhů – druhy nepříliš specializované dokážou žít na mnoha místech zemského povrchu a přitom jejich lokální početnost není omežována množstvím zdrojů tolik, jako u druhů specializovaných (Brown 1984). Gregory & Gaston (2000) ovšem ukazují, že nejde ani tak o samotnou

specializovanost, jako o to, na jak vzácný zdroj jsou druhy vázané: druhy početné a zároveň široce rozšířené na území Velké Británie mohou být i relativně specializované, musí být ovšem vázané na zdroje, které jsou dostatečně běžné. Králíček obecný (*Regulus regulus*) je u nás hojný nikoli proto, že je nespécializovaný (naopak, je velmi úzce vázaný výhradně na jehličnaté porosty), ale proto, že je specializovaný na něco, co u nás najde všude.

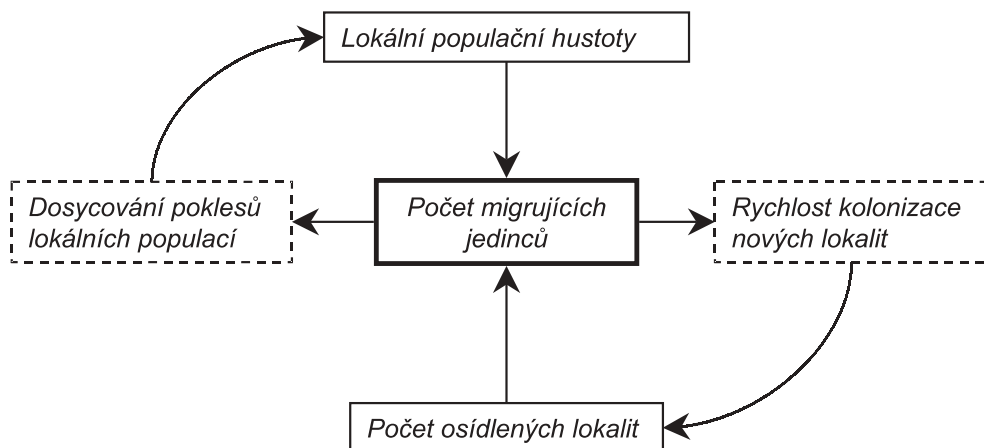


**Obr. 5.** Srovnání počtu obsazených mapovacích kvadrátů v rámci ČR a (A) průměrné populační hustoty na jednom kvadrátu, respektive (B) populační početnosti ptáků na Třeboňsku (viz text k obr. 2). Druhy obsazující větší počet kvadrátů dosahují i vyšších lokálních populačních početností.

**Fig. 5.** Comparison of the number of occupied mapping squares within the Czech Republic with (A) mean estimated density on the squares, and (B) population abundance of birds within the Třeboň region (see text in Fig. 2). Widely distributed species have also higher local population abundances.

Ne všechny mezidruhové rozdíly v početnosti a rozšíření ovšem vysvětlíme prostředím. Porovnejme třeba početnost cvrčilký slavíkové (*Locustella luscinioides*) a rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) u nás. Rákosníků je několikanásobně více než cvrčilek, a to jak co do populačních hustot, tak počtu obsazených mapovacích kvadrátů (rákosník obecný obsadil v letech 1985–1989 69 % kvadrátů, cvrčilka slavíková jen 15 % – Štátný et al. 1997). Oba druhy přitom vyhledávají téměř výlučně rákosiny, a to bez ohledu na velikost porostů i rybníka, extrémní potravní náročnost cvrčilek je nepravděpodobná a množství jejich nálezů z pozdního podzimu a brzkého jara (Hudec 1983) nesvědčí o omezení podnebím. Odlišnou závislostí na

prostředí tedy rozdíly mezi těmito druhy nevysvětlíme. O distribuci a početnosti druhů ovšem nerozhoduje jen prostředí; záleží také na dynamice populací a hlavně migraci jedinců mezi jednotlivými populacemi. Podle Hanskiho (1982) se počet osídlených lokalit a populační početnost navzájem posilují prostřednictvím migrantů (obr. 6). Pokud druh osidluje mnoho lokalit a/nebo je na těchto lokalitách hojný, hodně jedinců migruje, a díky tomu dochází k osidlování nových lokalit anebo aspoň k rychlé rekolonizaci těch starých, případně k nahrazení náhodného úbytku početnosti na všech lokalitách. Ovšem když lokální početnosti nebo rozšíření klesnou pod určitý práh, počet migrantů už nestačí dosycovat a rekolonizovat ostatní lokality,



**Obr. 6.** Schéma teoretického vztahu mezi populační hustotou na jednotlivých lokalitách a počtem osídlených lokalit. Pokud má druh v dané oblasti dostatečně vysoké populační hustoty a/nebo osidluje mnoho lokalit, stačí počet migrujících jedinců kolonizovat či rekolonizovat neobsazené lokality a dosycovat náhodné úbytky lokálních populací. Když se ale z nějakého důvodu celková velikost populace – a tedy i počet migrantů – sníží, intenzita kolonizace a dosycení již nestačí k trvalému osídlení všech lokalit, což může vést ještě k dalšímu snížení kolonizační rychlosti a následně k vyhynutí na většině nebo dokonce všech lokalitách.

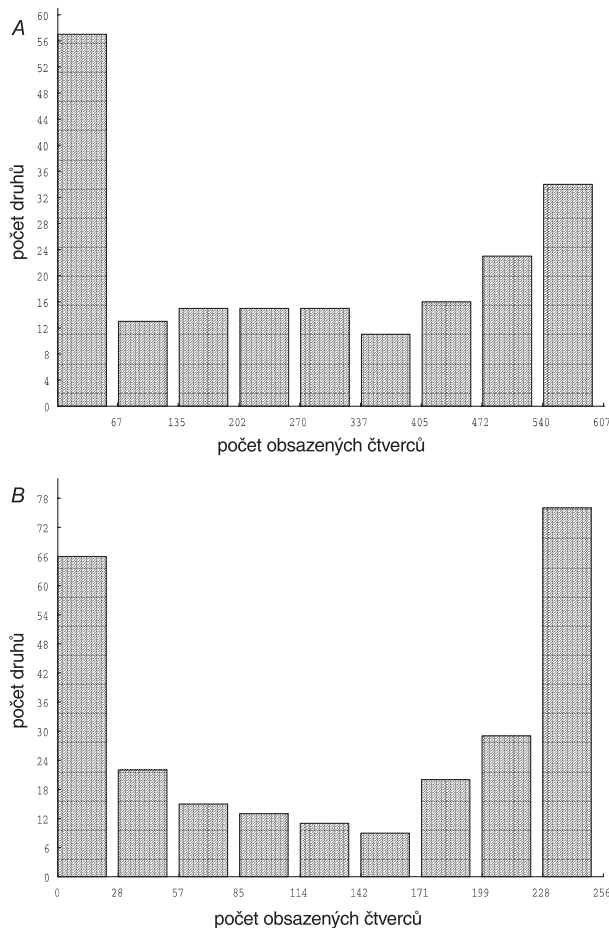
**Fig. 6.** Schematic representation of the relationship between local abundance and number of occupied sites. High abundances and/or numbers of occupied sites lead to high migration rate, which results in avoiding local extinctions and continuous recolonisation of eventually unoccupied sites. But when the total number of migrants declines below some threshold, the colonisation rate remains insufficient for maintaining populations on all sites, eventually leading to the global extinction.



takže případná lokální vymizení populací už nejsou nahrazena a počet osídlených lokalit stejně jako populační početnost na nich klesá.

Ústup druhů z původní oblasti rozšíření může mít podle této představy dramatickou dynamiku: Zničení několika lokalit nebo i relativně nevýrazné snížení množství nějakého zdroje povede k tomu, že po čase již nebudou jedinci z nenarušených ploch krýt ztráty na ostatních

lokalitách, takže druh vyhyne na velkém území. Pak se bude jen těžko rozšiřovat do dřívějšího areálu, protože příliš řídká distribuce zbylých osídlených ploch bude komunikací mezi jednotlivými populacemi velmi ztěžovat. Místa navrácená do původního stavu mohou potom zůstat nadále neobydlena, protože druh již nemá dostatek jedinců k jejich rekolonizaci. Je velmi pravděpodobné, že ústup některých druhů ptáků u nás, jako je čírka



**Obr. 7.** Frekvenční rozložení počtu osídlených kvadrátů v rámci ČR (A) a střední Evropy (B). Většina druhů se vyskytuje buď na velmi malém počtu kvadrátů, nebo naopak téměř všude. Podle Storcha & Šizlinga (2002).

**Fig. 7.** Frequency distribution of the number of occupied squares for the Czech Republic (A) and Central Europe (B), respectively. Species are mostly either widely distributed or very rare in terms of occupied sites. According to Storck & Šizling (2002).

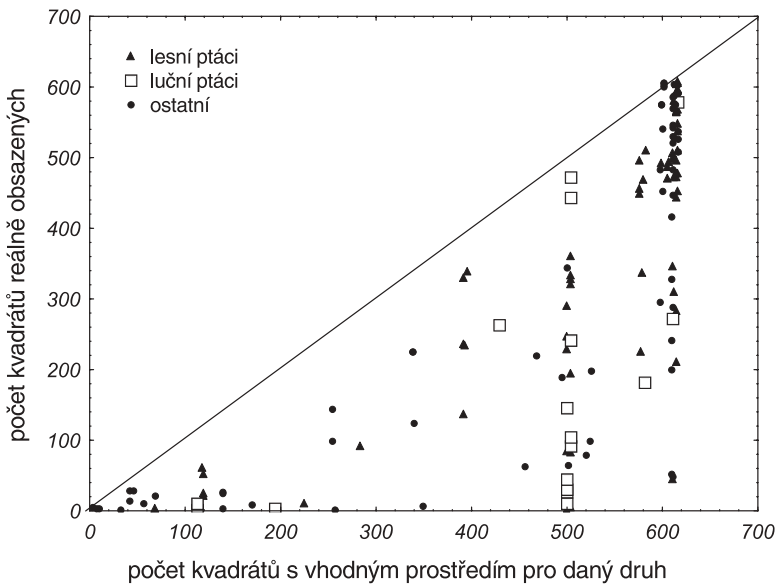
obecná (*Anas crecca*), bukáček malý (*Ixobrychus minutus*), rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*) či chocholouš obecný (*Galerida cristata*) měl právě tuto povahu. Na první pohled se sice nezdá, že by právě u ptáků hrála takovou roli migrační omezení, která by jim zabránila obsadit všechny příznivé plochy, ovšem je třeba si uvědomit, že ptáci mohou být do značné míry věrní místům narození a hnízdění, takže třeba lokality, které potkají na tahu, často nerozpoznávají jako vhodné (Hansson et al. 2002). Ostatně průměrná vzdálenost mezi místem vylíhnutí a pozdějšího hnízdění je u většiny druhů pouhých několik kilometrů (Paradis et al. 1998).

Pokud by takovýto typ dynamiky platil pro ptáky obecně, dalo by se očekávat, že druhy budou buď široce rozšířené (takzvané jádrové druhy), anebo – v případě že už jsou pod prahem, kdy migrace nestačí k udržování lokálních populací – naopak velmi vzácné co do počtu osídlených lokalit (takzvané satelitní druhy). V případě ptáků České republiky i celé střední Evropy tomu tak skutečně je (obr. 7). Podobné rozložení počtu osídlených kvadrátů by sice mohlo být teoreticky způsobeno též rozložením vhodných typů prostředí, kdy by vhodné typy prostředí pro jednotlivé druhy byly buď přítomné na mnoha kvadrátech, anebo naopak na velmi malém procentu, ale tak to není. Počet kvadrátů s příznivým prostředím sice koreluje s počtem kvadrátů obsazených daným druhem, ale druhy, jejichž prostředí se vyskytuje na méně než třetině kvadrátů, jsou ve skutečnosti ještě mnohem vzácnější (obr. 8), než by odpovídalo počtu kvadrátů s příznivým prostředím (Storch & Šizling 2002). To svědčí pro vliv výše popsané dynamiky aspoň v případě vzácnějších druhů. Rozšíření hojných druhů je ovšem určité do značné míry určeno přítomností vhodného prostředí (Duncan et al. 1999)

### **Proč je každý druh na většině lokalit vzácný**

Pokud je druh celkově vzácný, je většinou málo početný na všech lokalitách svého výskytu. Ovšem i celkově hojně druhy jsou ve skutečnosti na většině lokalit vzácné a jen na několika málo dosahují vysokých hustot (Gaston & Blackburn 2000). U severoamerických ptáků bylo například v průměru na 20 % z obsazených lokalit soustředěno přes 50 % celkové populace jednotlivých druhů (Brown et al. 1995). Tomuto jevu pořádně nerozumíme. Jediná teorie, která ho vysvětluje, vychází z předpokladu, že populační početnost druhu na různých místech je ovlivněna kombinací několika faktorů prostředí, které se v prostoru mění nezávisle na sobě a víceméně náhodně. Pak bude jen nízká pravděpodobnost, že všechny parametry budou v určitém místě dosahovat optimálních hodnot, takže na naprosté většině míst budou podmínky suboptimální (Brown et al. 1995). To ovšem předpokládá až nerealisticky těsnou vazbu mezi podmínkami prostředí v daném místě a populační hustotou. Nic lepšího ale nemáme, nepočítáme-li matematické modely založené na náhodném kolísání vzájemně se vytlačujících a ekologicky zaměnitelných druhů (Bell 2001, Hubbell 2001), jejichž aplikace na ptáky je zjevně ještě nerealističtější.

Obecně se má za to, že nejvyšších početností dosahují druhy ve středu svého areálu rozšíření, zatímco směrem k okraji se početnosti snižují (Hengeveld & Haeck 1981, 1982, Brown et al. 1995, Maurer 1999). Přestože je celkem jasné, že na okrajích areálu každý druh ubývá už proto, že zde žije jen na omezeném množství lokalit (např. Tellería & Santos 1993), doklady o maximálních početnostech uprostřed areálu jsou poměrně nepřesvědčivé. Blackburn et al. (1999) dokonce ukazují, že populační hustoty



**Obr. 8.** Srovnání počtu kvadrátů s prostředím vhodným pro hnízdění daného druhu a počtu kvadrátů, které jsou daným druhem skutečně obsazeny. Druhy, jejichž prostředí se nachází jen na malém počtu kvadrátů, jsou ještě vzácnější, než odpovídá tomuto počtu, naopak druhy, jejichž prostředí je hojné, jsou na většině kvadrátů s vhodným prostředím. Jedině luční druhy jsou často vzácné, ačkoli louky se nacházejí na mnoha kvadrátech; zřejmě zde hraje roli také kvalita tohoto prostředí. Diagonála značí horní mez, kdy počet obsazených kvadrátů odpovídá počtu kvadrátů s vhodným prostředím. Nejsou zde zahrnuti vodní ptáci. Podle Storcha & Šizlinga (2002).

**Fig. 8.** The relationship between number of squares with suitable habitat and number of squares occupied by respective species. Forest and meadow species are marked. Species whose habitat is rare are generally even rarer than predicted solely by their habitat presence, whereas species whose habitat is widely distributed are mostly common in terms of occupied squares, with the exception of meadow species that are rare regardless of the amount of suitable habitat (probably because of their requirements for habitat quality). The diagonal line represents a theoretical upper boundary, where no. of squares with suitable habitat = no. of occupied squares. Triangles – forest species, squares – meadow species, circles – other species. According to Storch & Šizling (2002).

britských ptáků nijak nesouvisejí s tím, jak daleko od okraje areálu se příslušné populace nacházejí. Geografické areály druhů mají zřejmě o hodně komplikovanější strukturu, než představuje jednoduchý model početnosti ubývající na všechny strany od středu. Jediné, co je celkem nepochybnitelné, je prostorová autokorelace: ptáci dosahují podobných početností na lokalitách, které jsou si prostorově blízké.

### Jak a proč populace kolísají v čase

Kolísání populačních početností je předmětem populační biologie, takže je trochu na okraji zájmu makroekologie. Obrovské množství dat nasbíraných v rámci mapovacích akcí nicméně umožňuje porovnat populační změny velkého množství druhů v rozsáhlých prostorových měřítkách. Spíše než porozumění těmto změnám však tyto výsledky přesvědčivě ukázaly hloubku našich neznalostí; až na

pár výjimek prakticky nikdy nelze s jistotou určit, proč nějaký druh přibývá nebo ubývá. To je ostatně poznat už z toho, jak nepřesvědčivě a vágně bývají změny početnosti v ornitologické literatuře pojednávány i objasňovány (např. Sedláček 1988). Z makroekologických studií plyne jediný zásadní poznatek, totiž že nelze doložit, že by v posledních několika desítkách let převažovalo zmenšování populací ptáků nad zvětšováním. Během téměř čtyřicetiletého sčítání všech ptáků Severní Ameriky 51,5 % druhů přibývalo a 48,5 % druhů ubylo (Sauer et al. 2001), což nepředstavuje signifikantní rozdíl. Dokonce rozsah změn je obdobný – například počet druhů, které za rok ubudou na polovinu původního počtu, odpovídá počtu druhů, které za stejnou dobu přibudou na dvojnásobek (Keitt & Stanley 1998). Ovšem příbytky a úbytky se netýkají stejnou měrou všech skupin: lesní ptáci dosud spíš přibývali, zatímco ptáci prérí a otevřené krajiny spíš ubývali.

Z podobných výsledků rozhodně neplyne, že se se současnou avifaunou nic neděje. Naopak, děje se stále něco, jen je těžké odlišit přirozenou dynamiku od vlivu člověka a civilizace. Změny, které způsobuje člověk, přitom mohou vést k poklesu početnosti některých druhů a naopak k přibývání jiných. Pro zhodnocení celkového vývoje početnosti ptáků je každopádně nutné zkoumat dlouhodobá data z rozsáhlých oblastí. A naopak pro přijetí akčních lokálních ochranných opatření je vhodnější argumentovat místními záznamy o jednotlivých druzích, nikoliv nepodloženými tvrzeními o obecných trendech ve vývoji početních stavů ptáků.

### **Jak se liší avifauna různých zeměpisných šířek**

Makroekologie se hodně zabývá rozdíly mezi jednotlivými oblastmi na povrchu Země, a to nejen co se týče druhového

bohatství (o tom viz dále), ale i jiných charakteristik. Největší rozdíly jsou mezi různými klimatickými pásy. Už dlouho je známo takzvané Bergmannovo pravidlo, podle něhož se ve vyšších zeměpisných šířkách setkáme s průměrně většími zvířaty. Tradiční vysvětlení je fyziologické: větší zvířata mají relativně menší povrch, a tím pádem menší tepelné ztráty (Bergmann 1847); dnes se však má za to, že větší roli hraje spíš schopnost vydržet dlouhá období hladovění (Linstedt & Boyce 1985). U ptáků je tento jev nápadný i v menším než globálním měřítku: na severu Velké Británie jsou ptáci v průměru dvakrát větší než na jihu (Cousins 1989). Do hry zde ovšem vstupují i jiné faktory, jako je vztah tělesné velikosti a typu obývaného prostředí – obecně platí, že tělesná velikost se zmenšuje s členitostí habitatu; lesní ptáci jsou menší než ptáci otevřené krajiny (Polo & Carrascal 1999).

Rozloha areálů rozšíření se také mění se zeměpisnou šířkou: od rovníku směrem na sever se areály jednotlivých druhů zvětšují (Rapoport 1982). Není ovšem jasné, zda něco podobného platí i pro jižní polokouli a jak je to vůbec s areály tropických druhů. U vrubozobých a datlovitých jsou areály tropických druhů poměrně velké (Blackburn et al. 1998, Gaston & Blackburn 1996) a je možné, že totéž platí i pro ostatní skupiny ptáků. Nejlepší vysvětlení větší velikosti areálů severněji žijících druhů je založeno na klimatické variabilitě (Stevens 1989): zatímco ve vyšších zeměpisných šířkách musí být druhy přizpůsobené drastickým výkyvům podmínek daným střídáním ročních období, takže díky tomu mohou mít velké areály, směrem k rovníku už mohou být nahrazeny druhy specializovanějšími a méně tolerantními. V samotných tropech pak mohou být už úplně specializované, ale vzhledem ke klimatické homogenitě tropů zde nic neomezu-

je velikost areálů ani velmi specializovaných druhů. Tuto představu podporuje i skutečnost, že migranti, kteří nepotřebují být přizpůsobeni tak obrovskému kolísání podmínek, mají v Británii menší areály rozšíření než stálí ptáci (Gregory & Blackburn 1998).

Zdá se, že směrem k rovníku se také snižují populační hustoty (Currie & Fritz 1993). Na jednom čtverečním kilometru tropického lesa zaznamenali Terborgh et al. (1990) sice přibližně stejné celkové množství ptáků, jaké najdeme v lese mírného pásma, jenže počet druhů byl desetinasobný a průměrné populační hustoty jednotlivých druhů desetinové (čemuž odpovídaly i jejich o řád větší velikosti teritorií). Stejně jako u rozlohy areálů ale není jasné, do jaké míry je to univerzální. Hlavní potíž je v tom, že o avifauně tropů toho víme nesrovnatelně méně, než o avifauně mírného pásu.

### **Proč se různá místa tolik liší svým druhovým bohatstvím**

Počet druhů v jakékoli oblasti je výsledkem imigrace, vymírání a vzniku nových druhů. Zatímco v menších oblastech hraje hlavní roli procesy imigrace a lokálního vymírání, v rozsáhlých oblastech typu celých světadílů či aspoň izolovaných velkých ostrovů hraje roli vznikání a vymírání celých druhů (Rosenzweig 1995). Protože všechna místa na světě nejsou stejně dobře dosažitelná ani stejně vhodná pro vznik nových druhů nebo jejich zánik, nutně musí být rozložení druhového bohatství na Zemi nerovnoměrné. Nejnapadnější jev týkající se rozložení druhového bohatství na povrchu Země je takzvaný latitudinální gradient diverzity, tedy skutečnost, že druhové bohatství klesá směrem od rovníků k pólům – v českém listnatém lese najdeme méně druhů než v Kolumbii, ale více než v jehličnatých lesích Skandinávie. Většinu jevů souvisejících s prostorovou distribucí

druhového bohatství vysvětlujeme třemi faktory, které diverzitu pozitivně ovlivňují: rozlohou, energií a stabilitou (Gaston & Blackburn 2000).

Rozloha ovlivňuje druhové bohatství dvěma způsoby. Za prvé větší plochy obsahují více typů prostředí, takže na nich může žít víc různě specializovaných druhů. Heterogenita prostředí je určité faktorem výrazně ovlivňujícím koexistenci druhů, na druhou stranu ale není jasné, jestli může přímo ovlivňovat rychlost vzniku a zániku druhů, tedy těch procesů, které druhové bohatství velkých území přímo vytvářejí (Rosenzweig 1995). V tomto ohledu je zřejmě důležitější skutečnost, že na větší ploše mohou mít druhy větší areály rozšíření, díky čemuž mají menší pravděpodobnost vymření (Pimm et al. 1988). Jedna z teorií vysvětlujících latitudinální gradient diverzity dokonce předpokládá, že rozloha tropů (tropy jsou největší klimatický pás) je jedinou příčinou jejich obrovského druhového bohatství, poněvadž umožňuje existenci druhů s velkými areály, které méně vymírají a snadněji dávají vzniknout novým druhům (Rosenzweig 1995, Chown & Gaston 2000). Pokud jsou ale v tropech průměrné areály rozšíření a populační početnosti naopak menší než v jiných podnebných pásách, tato teorie nefunguje (Storch 2000). Obecně ovšem rozloha jednotlivých podnebných pásů dobře koreluje s jejich druhovým bohatstvím (Blackburn & Gaston 1997).

Energie, kterou mají organismy k dispozici, by měla druhové bohatství ovlivňovat podobným způsobem jako plocha: umožňuje existenci druhům s většími populačními početnostmi, které mají nižší pravděpodobnost vymření (Wright et al. 1993). Na tropy dopadá nejvíc slunečního záření (a je tam zároveň dostatek vody), proto zde organismy mohou mít větší populace a tedy i větší počty druhů – ovšem pokud ve skutečnosti mají v tro-

pech menší populace, tak asi ani toto vysvětlení nebude dostatečné. Každopádně přísun energie, nebo faktory, které s ním souvisí (jako je primární produktivita prostředí), jednoznačně pozitivně ovlivňují druhové bohatství. To se týká třeba i ptáků Velké Británie, kde je druhové bohatství úzce korelováno s průměrnou letní teplotou (Lennon et al. 2000).

Stabilita prostředí zajišťuje, že vymírání nebudou tak častá a k dokončení vzniku nových druhů bude dostatek času. Latitudinální gradient druhové diverzity může být způsoben prostou skutečností, že tropy trpěly mnohem méně drastickými změnami klimatu během střídání dob ledových a meziledových (Dynesius & Jansson 2000). Podobně větší druhové bohatství Severní Ameriky oproti Evropě lze vysvětlit posouváním klimatických oblastí během těchto cyklů, které v Severní Americe bylo neproblematičké, vzhledem k severojižní orientaci Kordiller, zatímco v Evropě při něm díky východozápadní orientaci Alp a Středozemního moře docházelo k většímu vymírání (Mönkkönen 1994). Stabilitou prostředí se dají vysvětlit i longitudinální rozdíly v druhovém bohatství – v Austrálii a v Africe žije více druhů ptáků na východě, zatímco v obou Amerikách na západě (Cotgreave & Harvey 1994), a zdá se, že ve všech těchto případech jsou bohatší ta prostředí, která byla v dlouhodobém geologickém měřítku stálejší. To platí i pro hory jako významná centra světového druhového bohatství: v horách se udržuje velké množství endemitů, poněvadž díky své členitosti a ekologické rozrůzněnosti sloužily jako refugia během klimatických změn, a navíc umožňovaly i snadné vznikání nových druhů (Fjeldsá & Lovett 1997). Deštné lesy na východních svazích And jsou díky tomu druhově nejbohatší území na světě (Fjeldsá et al. 1999); chudší je např. i avifauna nížinných amazonských pánví.

Jak plocha, tak přísun energie a stabilita prostředí jednoznačně druhové bohatství ovlivňují. Pořád ale není jasné, jak je který z faktorů v jednotlivých případech důležitý.

### **Jak ovlivňují globální rozdíly v druhovém bohatství lokální diverzitu**

Rozložení druhového bohatství na povrchu Země na první pohled přímo nesouvisí s jevy, které můžeme pozorovat v naší přírodě, snad kromě prosté skutečnosti, že u nás najdeme méně ptáků než v nižších zeměpisných šířkách. Ovšem ve skutečnosti může být mnoho jevů, s nimiž má vlastní zkušenost každý terénní ornitolog, vysvětleno právě makroekologickými souvislostmi. Druhové bohatství každého společenstva totiž v první řadě závisí na druhovém bohatství příslušného typu prostředí v celé oblasti. V jehličnatých lesích najdeme průměrně méně druhů ptáků než v listnatých, což sice může být do jisté míry dáno odlišnou produktivitou prostředí, ale velmi pravděpodobně to souvisí s tím, že ptačí fauna našich jehličnatých lesů je odvozena od fauny boreálních lesů, které se vyskytují v severnějších oblastech než listnaté lesy. Rozdíly v druhovém bohatství různých typů lesů tak mohou přímo souviset s latitudinálním gradientem diverzity.

Jiný příklad by představovala společenstva mokřadů. Ta jsou nejen druhově bohatá, ale hlavně velmi specifická. Do jisté míry je tato specifická opět dána abiotickými podmínkami, ovšem ne úplně. Existuje totiž řada druhů, která je striktně vázaná na mokřady, aniž má nějaké zvláštní adaptace (třeba někteří rákosníci či cvrčilka slavíková) – tyto druhy dokonce mají blízce příbuzné, které mokřady neosídľují, nicméně jinak se od nich biologicky vůbec neodlišují. Specifičnost a druhové bohatství mokřadů nejspíš vysvětlíme dlouhou historií a stabilitou tohoto typu prostředí v celoev-

ropském měřítku (Storch & Kotecký 1999): mokřady přetrvávaly nezměněné během celé dlouhé historie evoluce evropské ptáčí fauny, většinou přitom v nesrovnatelně větším rozsahu než dnes. Díky tomu se zde mohla postupně vyvinout řada druhů obývajících výhradně toto prostředí.

## ZÁVĚR

Hlavní přínos makroekologického uvažování spočívá v tom, že při úvahách o procesech, které se v přírodě kolem nás odehrávají, už nadále nemusíme brát celkový obraz přírody jako hotovou věc, pomocí níž vysvětlujeme konkrétní jevy, které nás zajímají. Místo toho se můžeme smysluplně ptát, proč je celkový obraz přírody takový, jaký je. Makroekologický pohled na složení a druhové bohatství ptáčích společenstev, a vůbec na všechny jevy, s nimiž se setkáme v přírodě, pochopitelně není jediný možný. V přírodě hrají roli procesy ve všech měřítkách a nepochybně i jevy makroekologické jsou výrazně ovlivněny tím, co se děje v měřítkách nám blízkých. Makroekologický pohled nicméně umožňuje klást nové vzrušující otázky a odpovídat na ně poněkud jiným způsobem.

## SUMMARY

*Macroecology is a young scientific discipline asking and answering the old questions concerning large-scale patterns in species abundance, distribution, and diversity. Its development in the last decade has been related to the increasing availability of appropriate large-scale data that enable testing of particular hypotheses about the processes behind the patterns. However, most of macroecology is confined to studying birds, because data of other taxa are much less easy to obtain. In this review we are concerned just by the achievements based on bird*

*distributional data, showing how much of the ecological patterns that all field-workers know from their common experience can be related to the macroecological processes. Indeed, macroecological issues are more important for understanding even small-scale ecological phenomena than previously thought.*

*Most thoroughly studied macroecological patterns are those of interspecific differences in abundance and distribution. Species abundances may be related to many life-history features like body sizes, but perhaps the most important factor is resource availability: less specialised species, or those specialised on common resources, are both more abundant and more widely distributed. On the other hand, species distribution and abundance are also influenced by spatial population dynamics affecting particularly the rarer species, whose migration rate is due to the lower population sizes too low to recolonise unoccupied localities if necessary. In such species the number of occupied localities is much lower than would be predicted on the basis of suitable habitat. In consequence, common species are distributed in most suitable habitat patches, but the rarer ones are even much rarer than necessary.*

*Rare species have low population densities everywhere, but more common species are also rare on most sites and reach high densities on only small proportion of occupied sites. This pattern has no equivocal explanation. There is very limited evidence that the highest densities are in the centre of species range and that densities decrease toward range periphery, although at least the number of occupied localities indeed decreases toward the range boundary.*

*Population abundances are constantly changing, but there is no evidence based on large-scale spatiotemporal*

*data of prevailing negative trends. Population increases and decreases are generally approximately equal to each other suggesting that human impact on bird populations is not simple and unidirectional. We have no idea of the causes of most population changes.*

*Species composition and structure of avifauna change with the latitude: body sizes as well as range sizes and population densities increase toward higher latitudes. The pattern has been attributed to larger climatic oscillations in higher latitudes, which lead to adaptations promoting higher environmental tolerance. On the other hand, species richness decreases toward higher latitudes. Species richness is mostly related to available area and energy (both these factors promoting larger populations and thus lowering extinction probability), and to stability of the environment that slows down extinction rates and promotes coexistence. Mountains are especially species-rich, because they serve as refuges and create opportunities for speciation.*

*Large-scale patterns of species richness are reflected in the species richness of particular bird communities, because community composition depends mainly on species pool of respective environment. Thus even within small scale of resolution the structure of communities is driven by the processes that formed species richness and features of fauna of whole regions and biomes. Macroecology enables to ask and answer questions related just to these processes.*

---

## LITERATURA

- Bell G. 2001: Neutral macroecology. *Science* 293: 2413–2418.
- Bergmann C. 1847: Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Gottinger Studien* 3: 595–708.
- Blackburn T. M. & Gaston K. J. 1997: The relationship between geographic area and the latitudinal gradient in species richness in New World birds. *Evol. Ecol.* 11: 195–204.
- Blackburn T. M. & Gaston K. J. 2001: Local avian assemblages as random draws from regional pools. *Ecography* 24: 50–58.
- Blackburn T. M., Gaston K. J. & Lawton J. H. 1998: Patterns in the geographic ranges of the world's woodpeckers. *Ibis* 140: 626–638.
- Blackburn T. M., Gaston K. J., Quinn R. M. & Gregory R. D. 1999: Do local abundances of British birds change with proximity to range edge? *J. Biogeogr.* 26: 493–505.
- Blackburn T. M., Lawton J. H. & Gregory R. D. 1996: Relationships between abundances and life histories of British birds. *J. Anim. Ecol.* 65: 52–62.
- Brown J. H. 1984: On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* 124: 255–279.
- Brown J. H. 1995: Macroecology. *University of Chicago Press, Chicago*.
- Brown J. H. & Maurer B. A. 1987: Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the American avifauna. *Am. Nat.* 130: 1–17.
- Brown J. H., Mehlman D. W. & Stevens G. C. 1995: Spatial variation in abundance. *Ecology* 76: 2028–2043.
- Cepák J. 2001: Mapování hnízdního rozšíření ptáků na Třeboňsku 2001–2004. *Zprávy ČSO* 53: 29.
- Chown S. L. & Gaston K. J. 2000: Areas, cradles and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends Ecol. Evol.* 15: 311–315.
- Cotgreave P. 1994: The relationship between body size and abundance in a bird community: the effects of phylogeny and competition. *P. Roy. Soc. Lond. B* 256: 147–149.
- Cotgreave P. & Harvey P. H. 1994: Associations among biogeography, phylogeny and bird species diversity. *Biodiversity Letters* 2: 46–55.
- Cousins S. H. 1989: Species richness and the energy theory. *Nature* 340: 350–351.



- Currie D. J. & Fritz J. T. 1993: Global patterns of animal abundance and species energy use. *Oikos* 67: 56–68.
- Duncan R. P., Blackburn T. M. & Veltman C. J. 1999: Relationships between range size and life history traits in introduced New Zealand and British breeding birds. *J. Anim. Ecol.* 68: 963–975.
- Dynesius M. & Jansson R. 2000: Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *P. Natl. Acad. Sci.* 97: 9115–9120.
- Fields J., Lambin E. & Mertens B. 1999: Correlation between endemism and local bioclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography* 22: 63–78.
- Fields 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 Conservation* 6: 325–346.
- Flousek J. & Gramsz B. 1999: Atlas hnízdního rozšíření ptáků Krkonoš. *Správa Krkonošského národního parku, Vrchlabí*.
- Gaston K. J. & Blackburn T. M. 1996: Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range size and body size in the Anseriformes. *J. Anim. Ecol.* 65: 701–714.
- Gaston K. J. & Blackburn T. M. 2000: Pattern and Process in Macroecology. *Blackwell Science, Oxford*.
- Gibbons D. W., Reid J. B. & Chapman R. A. 1993: The New Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland: 1988–91. *T & A D Poyser, London*.
- Gregory R. D. & Blackburn T. M. 1998: Macroecological patterns in British breeding birds: covariation of species' geographical range sizes at different spatial scales. *Ecography* 21: 527–534.
- Gregory R. D. & Gaston K. J. 2000: Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos* 88: 515–526.
- Hagemeijer W. J. M. & Blair M. J. (eds) 1997: The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. *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.
- Hengeveld R. & Haeck J. 1981: The distribution of abundance. II. Models and implications. *P. Konin. Ned. Akad. Wet. C* 84: 257–284.
- Hengeveld R. & Haeck J. 1982: The distribution of abundance. I. Measurements. *J. Biogeogr.* 9: 303–316.
- Hubbell S. P. 2001: A Unified Theory of Biodiversity and Biogeography. *Princeton University Press, Princeton*.
- Hudec K. (ed.) 1983: Fauna ČSSR. Ptáci 3. *Academia, Praha*.
- Hudec K., Chytil J., Štastný K. & Bejček V. 1995: Ptáci České republiky. *Sylvia* 31: 97–149.
- Keitt T. H. & Stanley H. E. 1998: Dynamics of North American breeding bird populations. *Nature* 393: 257–260.
- Lennon J. J., Greenwood J. J. D. & Turner J. R. G. 2000: Bird diversity and environmental gradients in Britain: a test of species energy hypothesis. *J. Anim. Ecol.* 69: 581–598.
- Lindstedt S. L. & Boyce M. S. 1985: Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *Am. Nat.* 125: 873–878.
- Mönkkönen M. 1994: Diversity patterns in Palearctic and Nearctic forest bird assemblages. *J. Biogeogr.* 21: 183–195.
- Maurer B. A. 1999: Untangling Ecological Complexity. *University of Chicago Press, Chicago*.
- Nee S., Read A. F., Greenwood J. J. D. & Harvey P. H. 1991: The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature* 351: 312–313.
- Paradis E., Baillie S. R., Sutherland W. J. & Gregory R. D. 1998: Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *J. Anim. Ecol.* 67: 518–536.
- Pimm S. L., Jones H. L. & Diamond J. 1988: On the risk of extinction. *Am. Nat.* 132: 757–785.
- Polo V. & Carrascal L. M. 1999: Shaping the body mass distribution of Passeriformes: habitat use and body mass are evolutionarily and ecologically related. *J. Anim. Ecol.* 68: 324–337.

- Rapoport E. H. 1982: Areography: Geographical Strategies of Species. *Pergamon, Oxford*.
- Rosenzweig M. L. 1995: Species Diversity in Space and Time. *Cambridge University Press, Cambridge*.
- 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, MD*.
- Sedláček K. (ed.) 1988: Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČSSR. 1. Ptáci. *SZN, Praha*.
- Stevens G. C. 1989: The latitudinal gradient in geographical range size: how so many species co-exist in tropics. *Am. Nat.* 140: 893–911.
- Storch D. 1998: Densities and territory sizes of birds in two different lowland communities in eastern Bohemia. *Folia Zool.* 47: 181–188.
- Storch D. 2000: Rapoport effect and speciation/extinction rates in the tropics. *Trends Ecol. Evol.* 15: 514.
- Storch D. & Frynta D. 2000: Evolution of habitat selection: stochastic acquisition of cognitive clues? *Evol. Ecol.* 13: 591–600.
- Storch D. & Kotecký V. 1999: Structure of bird communities in the Czech Republic: the effect of area, census technique and habitat type. *Folia Zool.* 48: 265–277.
- 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.
- Šťastný K., Randík A. & Hudec K. 1987: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v ČSSR 1973/77. *Academia, Praha*.
- Šťastný K., Bejček V. & Hudec K. 1997: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 1985–1989. *H & H, Jinočany*.
- Tellería J. L. & Santos T. 1993: Distributional patterns of insectivorous passerines in the Iberian forests: does abundance decrease near the border? *J. Biogeogr.* 20: 235–240.
- Terborgh J., Robinson S. K., Parker T. A., Munn C. A. & Pierpont N. 1990: Structure and organization of Amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60: 213–238.
- Wright D. H., Currie D. J. & Maurer B. A. 1993: Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: Rickfels R. E. & Schuller D. (eds): Species Diversity in Ecological Communities. *University Chicago Press, Chicago*: 66–74.

Došlo 18. března 2002, přijato 23. května 2002.  
 Received March 18, 2002; accepted May 23, 2002.