

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Funkční ekologie ptáků v kontextu
konvergence společenstev**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Jan Polách

B1501 Biologie a ekologie

Vedoucí práce: prof. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Olomouc 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byl jsem seznámen s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Olomouci dne

Poděkování

Děkuji tímto svému vedoucímu práce prof. Mgr. Vladimíru Remešovi, Ph.D. za ochotnou korespondenci, trpělivý přístup, cenné konzultace a za možnost zpracovávat práci pod jeho záštitou. Dále bych rád poděkoval svým spolužákům za nezapomenutelná léta.

Velké díky za podporu náleží mé přítelkyni Lucii a mé rodině.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Jan Polách

Název práce: Funkční ekologie ptáků v kontextu konvergence společenstev

Pracoviště: Katedra zoologie

Typ práce: Bakalářská

Vedoucí práce: prof. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Rok obhajoby: 2024

Počet stran: 31

Abstrakt:

Konvergenci společenstev lze hledat na mnoha taxonomických či ekologických úrovních mezi oblastmi oddělenými v čase či prostoru. Tato práce se zabývá konvergencí společenstev lesních ptáků boreální a severní temperátní zóny s ohledem na interkontinentální variabilitu. Práce shrnuje studie společenstev lesních ptáků Severní Ameriky, Evropy a Asie. S použitím konceptů ekologie společenstev, jako je gilda či funkční skupina, je srovnávána struktura společenstev, spolu s jejich odpověďmi na prostředí, v rámci regionů a napříč nimi. Práce předpokládá, že společenstva každého biomu si budou strukturou podobnější mezi kontinenty, než budou společenstva v rámci kontinentu mezi biomy, a tedy mohou vykazovat konvergenci.

Jednotlivé podkapitoly se zabývají potenciální či zjištěnou konvergencí společenstev v rámci určitých regionů a mezi kontinenty. Zaměřením na ptačí společenstva si tato práce klade za cíl přispět chápání ekologických patrností a procesů v lesních ekosystémech napříč různými geografickými měřítky.

Klíčová slova: funkční ekologie, pták, les, konvergence společenstev, gilda, funkční skupina, boreální, temperátní

Bibliographical identification

Name of author: Jan Polách

Title of thesis: Functional ecology of birds in the context of community convergence

Department: Department of Zoology

Type of thesis: Bachelor's thesis

Supervisor: prof. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Year of presentation: 2024

Number of pages: 31

Abstract:

Community convergence can be sought on numerous taxonomic and ecological levels across areas isolated in time or space. This thesis examines community convergence in avian communities inhabiting temperate and boreal forests, taking into account intercontinental variation. It focuses on the northern hemisphere and summarizes studies of forest bird communities of North America, Europe and Asia. Using functional ecology concepts such as guilds and functional groups community structures and their responses to environment are compared within and between regions. This thesis postulates that avian communities within each biome will exhibit greater structural similarity between continents than within the same continent but across different biomes, thus suggesting that community convergence could be at play.

Each sub-chapter discusses the potential for, or evidence of, community convergence within specific regions and between different continents. Focusing on avian communities, this study aims to enhance understanding of ecological patterns and processes in forest ecosystems across diverse geographic scales.

Key words: functional ecology, bird, forest, community convergence, guild, functional group, boreal, temperate

Obsah

REJSTŘÍK OBRÁZKŮ.....	VI
1. ÚVOD.....	1
2. METODIKA.....	2
3. VYMEZENÍ TERMÍNŮ.....	3
3.1. Ekologické společenstvo: community vs assemblage	3
3.2. Potravní gilda vs funkční skupina	3
3.3. Funkční znaky	4
3.4. Konvergence společenstev	5
3.4.1. Konvergence evoluční a ekologická.....	5
4. KONVERGENTNÍ EVOLUCE.....	6
4.1. Životní formy rostlin dle Raunkiaera.....	6
4.2. Společenstva pěnkav.....	6
5. GEOGRAFICKÉ VYMEZENÍ	7
5.1. Rozdělení podle biomu.....	7
5.1.1. Mírný pás.....	7
5.1.2. Boreál.....	9
6. ENVIRONMENTÁLNÍ A HISTORICKÝ KONTEXT	10
6.1. Lesy severní temperátní zóny	10
6.1.1. Historický vývoj.....	10
6.1.2. Klimatické podmínky	11
6.2. Lesy boreální zóny	11
6.2.1. Historický vývoj.....	11
6.2.2. Klimatické podmínky	12
7. SROVNÁNÍ LESŮ TEMPERÁTNÍ A BOREÁLNÍ ZÓNY.....	13
7.1. Druhová rozmanitost.....	13
7.1.1. Druhová bohatost	13
7.2. Vybrané gildy.....	15
7.2.1. Gildy dle substrátu a metody.....	15
7.2.2. Konvergence společenstev během sukcese.....	16
7.2.3. Proporce rezidentů a migrantů	18
7.3. Využití energie	20
7.4. Vybrané funkční skupiny	21
7.4.1. Fakultativní mrchožrouti (facultative scavengers).....	21
8. ZÁVĚR.....	22
9. LITERATURA.....	23

REJSTŘÍK OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Poloha a rozloha hlavních lesních bloků východní Severní Ameriky, Evropy a Asie.8

Obrázek 2: Podíl migrujících a rezidentních druhů v lesních avifaunách Severní Ameriky a Evropy. 20

1. ÚVOD

Na různých kontinentech lze pozorovat srovnatelné podmínky podnebí závislé na faktorech jako vzdálenost od rovníku, kontinentalita a nadmořská výška. V důsledku toho došlo ke konvergentní evoluci společenstev rostlin do různých biomů. Například v temperátních opadavých lesích na různých místech v rámci mírného pásu nenajdeme vždy identické druhové složení rostlin, ale najdeme společenstva, která se chovají více či méně analogicky. Jejich členské organismy spolu tvoří podobné vazby, dorůstají srovnatelných rozměrů, uplatňují podobné metabolické pochody, využívají stejné životní strategie. Toto paradigma konvergence společenstev historicky vedlo k otázce, zda společenstva živočichů budou stejně jako společenstva rostlinná konvergentní na některé z možných úrovní. Konvergence je možná například na úrovni druhu či společenstva. Ke konvergenci došlo, pokud jsou si sledované jednotky podobnější, než by se předpokládalo v nulovém modelu, a tedy musí hrát roli nějaký faktor mimo náhodu. Na úrovni druhu může být způsobena abiotickými faktory, na úrovni společenstev také vzájemnými kompetičními vztahy. Konvergence druhů zahrnuje vývoj podobných morfologických struktur, metabolických drah a jejich sledů nebo prvků chování. Společenstva mohou konvergenci vykazovat například v druhové rozmanitosti, proporcích gild, spotřebě energie a dalších charakteristikách. Ve své práci se zabývám konvergencí společenstev a zaměřuji se na lesy mírného pásu a na lesy boreální. Zahrnutí boreálních lesů zároveň napomáhá nalezení konvergentních pochodů mezi lesy temperátními coby vztažná soustava.

2. METODIKA

Zdroje pro tuto práci jsem hledal jednak v relevantních knihách, jednak na internetových stránkách Google Scholar a Web of Science. Články jsem vyhledával pomocí klíčových slov uvedených v bibliografické identifikaci a jejich kombinací. Pro vytvoření celistvého rámce své práce jsem nejdříve zpracoval přehled užívaných definic termínů spojených s jejím tématem. Následně jsem vyhledal články komentující problematiku víceznačnosti ekologických termínů jako „společenstvo“, „gilda“, či „funkční skupina“ a konečné definice jsem převzal z nich. Má práce je rešerší shrnující vybrané dosavadní poznatky o podobnosti a konvergenci společenstev lesních ptáků. K interkontinentální konvergenci lesních avifaun jsem ve své práci přistupoval srovnáním podobností ve skladbě společenstva mezi temperátními lesy a rozdílností mezi boreálním a temperátním lesem. Hlavní tezí bylo, že temperátní společenstva na různých kontinentech si budou vzájemně podobnější než s geograficky bližšími společenstvy boreálními (Fuentes 1976).

3. VYMEZENÍ TERMÍNŮ

Ekologie na rozdíl od starších disciplín stále ještě čeká na vytvoření ustáleného rámce jednoznačných termínů (Hodges 2008). Její podřazená oblast, ekologie společenstev, je často kritizována pro sklony termínů k synonymitě (Stroud *et al.* 2015). Různí autoři mnohdy operují s více či méně odlišnými definicemi stejných konceptů, což pak má za následek implementaci různých metod výzkumu, či různé závěry učiněné z výsledků právě na základě různých interpretací (Korňan *et al.* Adamík 2007). Tato kapitola se proto věnuje objasnění jednotlivých termínů užívaných v ekologii společenstev.

3.1. Ekologické společenstvo: community vs assemblage

Pochopení složitých systémů lze obecně jít naproti generalizací a klasifikací. Při pohledu na všechny organismy na dané lokalitě lze takový soubor přizpůsobit individuální oblasti zájmu přerozdělením organismů do skupin dle různých kritérií. Těmito kritérii může být například taxonomická identita, míra fylogenetické příbuznosti, využívané zdroje, funkční role a tak dále.

Termíny „community“ a „assemblage“ skloňované v ekologii společenstev, byť již dlouhou dobu vymezeny, podléhají interpretacím více či méně nekonzistentním mezi různými autory (Drake 1990; Smith *et al.* Wilson 2002). Ke zmatení dochází zejména ze dvou důvodů. Zaprvé, termín „community“ definovalo mnoho autorů, přičemž každý z nich považoval za esenciální jinou sadu vlastností takto označované skupiny. Užívaných definic je tedy více. Zadruhé je termín „community“ často synonymizován s termínem „assemblage“ (Stroud *et al.* 2015).

„Community“ je skupina interagujících populací druhů nacházejících se na společném místě. Když z takového souboru vybereme druhy o požadované míře taxonomické příbuznosti, získáme dle definice podsoubor, který lze nazvat „assemblage“ (Stroud *et al.* 2015). V češtině není zmíněné rozlišení zavedené, v práci budu tedy dále používat termín společenstvo a kde to bude třeba, zmíním anglický ekvivalent.

3.2. Potravní gilda vs funkční skupina

Potravní gildou je podle původní definice skupina organismů využívajících stejnou skupinu zdrojů podobným způsobem (Root 1967). Podle jiné definice je zbytečné uvažovat podobný způsob, neboť hlavní je dopad získání zdroje na samotný zdroj (MacMahon *et al.* 1981; Jaksic 1981). Struktura gild se však zdá být silně ovlivněna potravním chováním jednotlivých druhů,

jež je zahrnuto právě v původní definici dle Roota a přes značnou kontroverzi je právě potravní chování považováno ve většině studií gild za stejně důležité jako identita zdroje (Korňan *et al.* Adamík 2007).

Koncept gildy tedy podobně jako koncept „assemblage“ vytahuje z množiny bioty daného místa podmnožinu, která je pro další zkoumání jednodušeji uchopitelná. Využití kombinace těchto dvou konceptů při výzkumu bývá účelné, neboť celá společenstva bývají pro studium příliš komplexní a také proto, že výzkumy bývají prováděny lidmi více specializovanými na určitou skupinu organismů (Jaksić 1981). Je však třeba mít na paměti, že zaměření na pouhé části společenstev, jako jsou například právě gildy, neodhalí faktory vyšších organizačních struktur zodpovědné za patrnosti v těchto částech (Samuels *et al.* Drake 1997). Koncept gildy nicméně umožňuje lépe zkoumat a dokazovat kompetici mezi organismy využívajícími stejné zdroje (Orians *et al.* Paine 1983).

Funkční skupinou je skupina organismů, jež plní stejnou ekologickou roli. U ptáků jsou to například opylovači, predátoři, predátoři semen, mrchožrouti a další. (Şekercioğlu 2006; Whelan *et al.* 2008) Zatímco gilda předpokládá za subjekt organismus využívající zdroj, v konceptu funkční skupiny je subjektem konkrétní zdroj, jenž využívá členy funkční skupiny ke svému zpracování (Blondel 2003).

3.3. Funkční znaky

Funkční znaky (angl. functional traits) jsou znaky, jejichž změna je s to přímo či zprostředkovaně posouvat organismus na škále potravních gild či funkčních skupin. Takovým znakem může být například velikost zobáku, velikost vejce, váha dospělého, bazální metabolismus (McGill *et al.* 2006). Nemusí se tedy jednat pouze o znaky morfologické. Funkční znaky korespondují s ekologií daného druhu a jsou zodpovědné za odpověď na selekční tlak. Dalším příkladem může být například tvar křídel, kdy ptáci vyspělých temperátních lesů mají zaoblenější křídla než ti z otevřených stanovišť. V boreálu je tomu přesně naopak (Desrochers 2010)

3.4. Konvergence společenstev

Konvergencí společenstev se rozumí podobnost mezi lokalitami v distribuci realizovaných nik nebo funkčních znaků reprezentujících tyto niky, která je větší než v nulovém modelu (Smith *et* Wilson 2002). Téma konvergence společenstev různých kontinentů je zkoumáno nejméně půl století (např. Mooney *et* Dunn 1970, Orians *et* Paine 1983, Korňan *et al.* 2013). Společenstva vyvíjející se na odlišných místech za velmi podobných environmentálních podmínek vykazují množství podobností například v druhové bohatosti, poměrech abundancí druhů nebo rozdělení druhů do gild (Cody a Mooney 1978). Studium konvergence nám ideálně s časem umožní předvídat, jak se bude vyvíjet společenstvo na základě podmínek prostředí a intrakomunitních vztahů.

Na rozdíl od druhové konvergence nacházíme kauzalitu konvergence společenstev navíc také v intrakomunitních mezidruhových vztazích. Důvody, ze kterých může dojít ke kompetičnímu vyloučení nebo koevoluci směrem k divergenci funkčních znaků v rámci společenstva („community“) jsou například přílišný překryv nik, alelopatie či jiné interference. (Smith *et* Wilson 2002).

3.4.1. Konvergence evoluční a ekologická

Podobnosti ve společenstvech dvou lokalit mohou vznikat dvěma mechanismy. První z nich je ekologická konvergence. Ta je založená na ekologickém třídění (angl. ecological sorting). Proces ekologického třídění probíhá prostřednictvím dílčích mechanismů jako jsou např. ekologická filtrace (angl. ecological filtering). V ekologické konvergenci nehraje bezprostřední roli evoluce, jedná se o proces selekce probíhající typicky na kratších časových škálách. Druhým mechanismem je konvergence evoluční. Ta se zakládá na dědičné odpovědi na prostředí, a podobná prostředí tak dávají vzniknout podobným evolučním odpovědím. Tento mechanismus předpokládá dlouhou časovou škálu. Ekologické třídění je nicméně dílčím mechanismem konvergentní evoluce, tedy ekologické třídění předchází a provází konvergentní evoluci. Většinou také nelze jednoznačně určit, který z těchto dvou procesů stojí za pozorovanou podobností. Z těchto důvodů se nevyplatí při testování konvergence mezi zmíněnými dvěma mechanismy rozlišovat (Smith *et* Wilson 2002).

4. KONVERGENTNÍ EVOLUCE

Mnoho prací se zabývá konvergencí jednotlivých druhů (Agrawal 2017). Podkapitola 4.1. pojednává o jednom z důležitých ekologických konceptů založeném na morfologické a fyziologické konvergenci v oblasti botaniky a zde slouží pouze jako úvod k tématu konvergence. Podkapitola 4.2. již popisuje příklad konvergence společenstev.

4.1. Životní formy rostlin dle Raunkiaera

Na začátku 20. století navrhnul dánský botanik a pionýrský rostlinný ekolog Christen C. Raunkiaer systém klasifikace cévnatých rostlin na základě jejich strategií k přežití nepříznivého období s důrazem na způsob ochrany pupenů či růstových vrcholů (Raunkiaer 1908 s. 44 v Smith 1913). Tento systém dělí rostliny na fanerofyty, chamaefyty, hemikryptofyty, kryptofyty a therofyty. Z hlediska ekologie živočichů je tento koncept obzvláště zajímavý, neboť představuje relativně přirozenou klasifikaci organismů usnadňující pochopení složitějších interakcí a potenciální urychlení ekologických výzkumů.

4.2. Společenstva pěnkav

Ve studii společenstev pěnkav napříč kontinenty byla metodou založenou na analýze variance zjištěna signifikantní konvergence v počtu druhů, průměrné velikosti těla. Konvergentní byla společenstva i v průměrném tvaru těla, který byl mezi společenstvy variabilnější v rámci stanovišť (Schluter 1986). Zmíněná metoda umožňuje kvantifikovat a měřit konvergenci společenstev.

5. GEOGRAFICKÉ VYMEZENÍ

Oblastí zájmu této práce je pás severního temperátního lesa a cirkumpolární pás lesa boreálního. Vzhledem k zaměření na severní hemisféru zvažuji v práci primárně Severní Ameriku, Evropu a východní Asii, ačkoliv poslední zmíněná oblast je při srovnávání povětšinou jen nastíněna, a to z důvodu znatelně nižšího počtu relevantních článků oproti zbylým dvěma oblastem. Tato kapitola si spolu s kapitolou 6 a s podkapitolou 7.1 klade za úkol zprostředkovat kontext prostředí, který umožní informované vyhodnocení konvergentních pochodů.

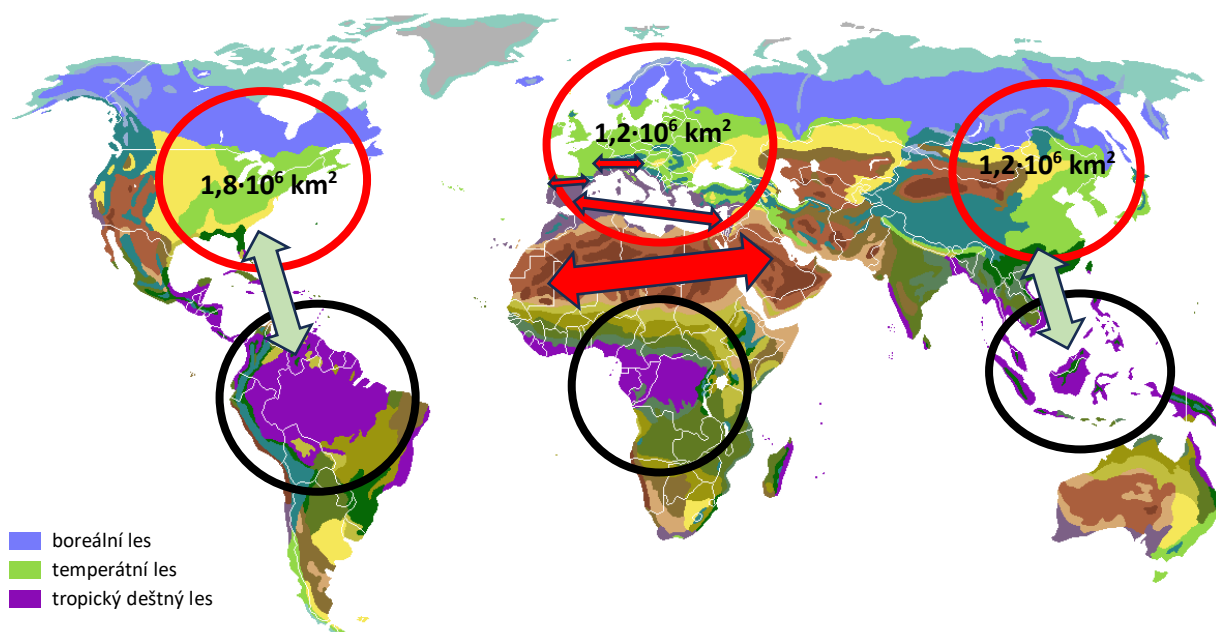
5.1. Rozdělení podle biomu

Následující rozdělení se řídí zeměpisnou šířkou a s ní spojenými podnebnými pásy. Mírný pás je zároveň dále rozdělen do čtyř, respektive tří bloků podle kontinentu.

5.1.1. Mírný pás

Takzvaný pás temperátního lesa zahrnuje listnaté opadavé lesy a lesy smíšené. Leží zhruba pod 700 m nadmořské výšky přibližně mezi 45. a 58. stupněm severní šířky (Vera 2000 v Blondel 2022). V Evropě je zóna listnatého opadavého lesa protažena asi o deset stupňů zeměpisné šířky na sever oproti východní Asii a východní Severní Americe vlivem oteplení Golfským proudem. Oproti východní Asii a Severní Americe však nesahá tak daleko na jih, neboť v jižní Evropě je během léta sucho. Následkem toho přechází tato zóna relativně prudce v zónu vegetace středozevního charakteru (Blondel 2022).

Pás lesa temperátní zóny lze rozdělit do čtyř bloků. Západní severoamerický blok je převážně stálezeleného charakteru a od zbylých je odlišný mimo jiné strukturou a rozlohou. Představuje tedy pro lesní ptáky temperátní zóny znatelně odlišnou paletu stanovišť a zdrojů než bloky převážně opadavé (Jaksić *et* Feinsinger 1991). Zahrnutí této oblasti do následujícího srovnání by přiživilo rozdílnost temperátních stanovišť, která jsou si jinak více podobná, a tedy jeho zohlednění v práci považuji za neúčelné. Východní severoamerický blok zahrnuje část Severní Ameriky severně od mexické hranice o rozloze asi $1,8 \cdot 10^6 \text{ km}^2$. Západní eurasijský blok o rozloze zhruba $1,2 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ leží západně od Uralu, východní eurasijský blok leží od Uralu na východ, spadá do něj Čína a Mandžusko a jeho rozloha je přibližně $1,2 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ (Latham *et* Ricklefs 1993a, b).



Obrázek 1: Poloha a rozloha hlavních lesních bloků východní Severní Ameriky, Evropy a Asie. Uvažované ekozóny jsou barevně odlišeny a popsány v legendě. Zelené šipky znamenají absenci podstatných migračních bariér, šipky červené značí orientaci bariér pro migraci, konkrétně mezi Evropou a afrotropy. (zdroj: Wikimedia Commons; název: Vegetation.png; autor: Ville Koistinen; licence: CC BY-SA 3.0; odkaz na znění licence: <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/cz/>; provedené úpravy: mapa byla upravena změnou barev a přidáním prvků, aby odpovídala mapě použité v článku Blondel 2022)

5.1.2. Boreál

Severní jehličnatý les, též zvaný les boreální či tajga, představuje 26 % celkové světové zalesněné plochy (Imbeau *et al.* 2001). Tato vegetační formace je cirkumpolárně natažena přes 7 000 km v rámci boreální zóny, která leží mezi 50. a 70. stupněm severní šířky (Baldocchi *et al.* 2000). Jižní okraj boreálu se setkává se zónou temperátní, s níž se prolíná za tvorby takzvaného hemiboreálu, také nazývaného boreonemorální zónou. V hemiboreálu se snoubí prvky boreálních a temperátních lesů (Nilsson 1997). Na severu je boreální zóna ohraničená tundrou.

Boreální lesy východní Kanady se rozprostírají přes $2,05 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ a co do dřevin jsou tvořeny primárně druhy *Picea mariana* a *Pinus banksiana*. Opadavé druhy jako *Betula papyrifera* a *Populus tremuloides* jsou hlavní složkou raných sukcesních stadií (Carleton *et Maclellan* 1994).

Ve Fennoskandinávii se mezi 58. a 69. stupněm severní šířky rozkládá zhruba $5,3 \cdot 10^5 \text{ km}^2$ boreálních lesů (Ahti *et al.* 1968). Druhové složení z hlediska dřevin je značně jednotvárné. Typickými zástupci tvořícími téměř 90 % plochy lesů jsou *Pinus sylvestris* a *Picea abies* (Haila *et Järvinen* 1990; Esseen *et al.* 1992). Opadavé druhy jako například *Betula pendula*, *Betula pubescens* a *Populus tremuloides* jsou i zde charakteristické spíše pro raná stadia (Linder *et al.* 1997).

Sibiřská tajga se táhne na východ od Uralu a severně od hor Altaj. Tato oblast představuje $13,1 \cdot 10^6 \text{ km}^2$. Utvářena je převážně druhy *Picea obovata*, *Pinus sibirica* a *Abies sibirica*, a to více na západě než na východě. Střední Sibiři dominují jehličnany rodu *Larix*, stejně jako oblastem permafrostu. Směrem na jih je dále porost modřínu nahrazen borovicí *Pinus sylvestris* a smíšenými lesy skýtajícími druhy, jako je *Betula pubescens* (Furyaev *et al.* 2001).

Podoba boreálního lesa je ve velkém měřítku ovlivňována požáry (Rowe *et Scotter* 1973), ke kterým dochází pravidelně minimálně po 80 letech (Imbeau *et al.* 2001). Dalšími faktory jsou intenzivní komerční těžba dřeva (Imbeau *et al.* 2001) a populační exploze bezobratlých škůdců jako například *Christoneura fumiferana* ve východní Kanadě nebo *Dendrolimus sibiricus* na Sibiři (Bonan 1992).

6. ENVIRONMENTÁLNÍ A HISTORICKÝ KONTEXT

Podoba lesa se odvíjí od mnoha faktorů. Dva náhodně vybrané lesy temperátní zóny nebudou nikdy identické. Lokální druhové složení záleží na mnohdy náhodném úspěchu druhu druhového zásobníku obsazení určité niky (Lessard *et al.* 2012). Faktory jako kontinentalita, salinita, pH a úživnost půdy, délka fotoperiody nebo průměrná nejvyšší roční teplota determinují druhové složení a distribuční patrnosti vegetačního pokryvu. Proměnné spojené s tímto pokryvem pak řídí patrnosti v přítomnosti a abundanci asociovaných organismů (Willson 1974; Enoksson *et al.* 1995). Důležitým faktorem je také rozdílná historie vývoje různých kontinentů a společenstev s nimi spojených. Proto kapitola 6 rozšiřuje geografický kontext ještě o kontext historický.

6.1. Lesy severní temperátní zóny

Temperátní lesy severní polokoule mohou být charakterem opadavé, jehličnaté či smíšené. Než v Evropě započaly antropogenní vlivy měnit krajinu ve velkém měřítku, byly jehličnaté lesy charakteristické spíše pro boreální zónu a horské oblasti zóny temperátní (Mollet *et al.* 2018).

6.1.1. Historický vývoj

Během mezozoika byly Severní Amerika a Eurasie součástí jednoho superkontinentu. Oddělený vývoj Severní Ameriky a Eurasie počal během jury postupným trháním Laurasie. Nově oddělené bioty se od té doby vyvíjely stále více izolovaně. Během paleogénu byly Evropa a Asie značně homogenní v ekologických podmínkách, neboť byly od nižších do středních zeměpisných šířek pokryté tropickým a subtropickým lesem (Blondel 2018). Stejně tak tomu bylo v Severní Americe, která po přerušení kontinuity pevniny přes severní Atlantik ve středním eocénu zůstala s Eurasií spojena pouze Beringovým pevninským mostem umožňujícím další výměnu fauny (Mönkkönen *et Viro* 1997). Severní Amerika a Eurasie tedy mají společný základ, jejich asociované fauny vznikly vývojem rozdělené holarktické avifauny a vzájemnou křížovou kolonizací obou kontinentů (Blondel 2022).

Podstatnou složkou lesů severní temperátní zóny jsou opadavé stromy. Pro evoluci opadavosti muselo dojít k posunu načasování mechanismu abscise, který je přítomný i ve stálezelených rostlinách. K tomu docházelo v nižších středních zeměpisných šířkách v

rané křídě, kdy termální gradient mezi rovníkovými a polárními oblastmi byl mnohem nižší než dnes (Axelrod 1966). Lesům jižní temperátní zóny pro změnu dominují stálezelené druhy.

Během dob ledových se opadavé lesy mírného pásu a s nimi spojené avifauny stahovaly směrem na jih. Útočištěm jim v Eurasii bylo Středozeří a východní Asie (Hino 1990), kde kontinentální led nikdy nedosáhl dnešního mírného podnebného pásu (Blondel 2018). V nearktu refugia ve velkém vznikala v části kontinentu jižně od ledového pokryvu a v oblasti mezi Yukonem a Aljaškou. Pleistocénní a post-pleistocénní vývoj temperátních oblastí obou kontinentů byl vesměs srovnatelný (Keast 1990). Pleistocén se odlišně podepsal na lesních avifaunách západního a východního temperátního palearktu, kdy na východě docházelo k vymírání v menší míře než v části západní. Díky tomu přetrvaly na východě tropické čeledi. Navíc na východě vzniklo mnoho druhů, z nichž některé pak sekundárně kolonizovaly západní část kontinentu (Hino 1990). Současná severoamerická lesní avifauna vznikla jednak speciací přímo na kontinentě, jednak kolonizací jak ze severozápadu, tak z jihu (Keast 1990).

6.1.2. Klimatické podmínky

Temperátní klima je charakterizováno teplým létem a mírnou zimou, rovnoměrnými srážkami po celý rok a průměrnými měsíčními teplotami přesahujícími v nejteplejších měsících 10 °C a v nejchladnějších -3 °C (Trewartha *et* Horn 1980).

6.2. Lesy boreální zóny

Boreální lesy bývají převážně jehličnaté, opadavý habitus převládá hlavně v raných sukcesních stadiích. Druhové složení bývá značně jednotvárné, kdy často kodominují dva druhy (viz 5.1.2).

6.2.1. Historický vývoj

Tajga je produktem doby ledové, svůj původ nachází v období 1,5 - 2 miliony let v horách východní Sibiře. Oblasti boreálního lesa byly v době pleistocénu oblastmi velmi dynamickými, nejvíce rozsáhlými během dob meziledových. V průběhu vrcholů glaciálů bývaly zahrnány do relativně malých refugií ve východní Asii (Tikhomirov 1963, Frenzel 1968) a severně od Mexického zálivu (Davis 1981; Davis *et al.* 1986) a nahrazeny vegetacemi lesní stepi či otevřené stepi. Právě tento drastický dynamický vývoj předurčuje podobu zdejší avifauny. Tajga ve své dnešní podobě přetrvává teprve necelých 10 000 let. Poslední glaciální vrchol s

kontinentálním zaledněním nebo arktickou tundrou namísto dnešní tajgy se odehrál sotva před 18 000 lety (Haila *et* Järvinen 1990).

6.2.2. Klimatické podmínky

Charakteristická jsou středně teplá a vlhká léta a dlouhé studené zimy se sněhem (Thiffault 2019) následované obdobím oblevy 120-180 dní, vegetační pokryv ale značně ovlivňuje lokální podmínky (Hare *et* Ritchie 1972; Baldocchi *et al.* 2000). Teplota vzduchu se může pohybovat od -70 do 30 °C a v centrální Kanadě a na Sibiři jsou roční srážky 200-600 mm (Baldocchi *et al.* 2000).

7. SROVNÁNÍ LESŮ TEMPERÁTNÍ A BOREÁLNÍ ZÓNY

Konvergentní pochody napříč společenstvy včetně selektivních sil za ně zodpovědných lze odhalit srovnáním struktury těchto společenstev (Korňan *et al.* 2013). V této kapitole srovnávám společenstva lesních ptáků temperátu jednak mezi sebou, jednak s těmi boreálními. Srovnání zakládám nejprve na druhové bohatosti jakožto parametru biodiverzity běžně užívaném pro komparativní studie. Číním tak za účelem zdůraznění ekologického kontextu, zejména ve smyslu stanovení rozdílů mezi kontinenty a biomy. Tyto rozdíly, způsobené zpravidla odlišným historickým vývojem daných oblastí nejsou zanedbatelné a bez jejich zohlednění by hledání podobností bylo výrazně složitější. Samotné srovnání konvergence společenstev se týká gild a funkčních skupin a jejich odpovědí na biotické a abiotické faktory.

7.1. Druhová rozmanitost

Ekologická společenstva mohou být charakterizována pomocí různých parametrů druhové rozmanitosti (angl. species diversity), jako je druhová bohatost (angl. species richness) či relativní druhová abundance neboli vyrovnanost (angl. species evenness). Podkapitola 7.1. se krátce věnuje srovnání společenstev ptáků v temperátních a boreálních lesích na základě těchto parametrů.

7.1.1. Druhová bohatost

Druhová bohatost od rovníku k severnímu pólu klesá (Rohde 1992). U ptáků temperátních a boreálních lesů je úzce spjatá se strukturou vegetačního pokryvu (Willson 1974; James *et al.* 1982). Roli zde hraje též opadavost respektive stálezelenost. Jehličnaté lesy jsou oproti lesům opadavým druhově málo bohaté (James *et al.* 1982). Studie provedená v západních Karpatech na Slovensku zjistila jehličnatých lesích 37 druhů hnízdících ptáků, zatímco v opadavých 53 (Kameniar *et al.* 2023). Opadavé lesy jsou spojeny s relativně vyšší druhovou bohatostí jak v boreálu, tak v temperátu. Hlavními faktory řídícími tuto bohatost jsou druhová rozmanitost stromů, a disturbance býložravci (Esseen *et al.* 1997).

Interkontinentální rozdíly v druhové bohatosti jsou značné. Temperátní lesy ve východní Severní Americe skýtají zhruba 732 druhů ptáků, v Evropě asi 550 a ve východní Asii přibližně 1000 druhů (Blondel 2022). Poměr těchto čísel volně kopíruje poměr počtů druhů stromů v příslušných oblastech (Latham *et al.* 1993a). Vysvětlení pro tento rozdíl lze najít v historii (Huntley 1993). Evropu oddělují od tropických zimovišť latitudinálně orientované

bariéry jako hory, moře a poušť (viz obr. 1). Naproti tomu v Severní Americe jsou bariéry orientovány longitudinálně, příkladem jsou Skalisté hory, a ve východní Asii žádné horské bariéry nejsou (Blondel 2018). Klíčovou roli tento fakt nejspíše hraje od třetihor, kdy v Americe a Asii měli ptáci možnost relativně volně se přesouvat mezi tropickými a severními temperátními oblastmi (Webb et Bartlein 1992). Pro evropské tropické migranty jsou tropy vzdálenější, a to z důvodu výše zmíněného posunu evropského bloku o 10 stupňů severně (viz 5.1.1.) a současné severnější polohy horní hranice neotropů vzhledem k afrotropům (Blondel 2018).

Les je pestrá mozaikou proměnlivých a ve svých pochodech nepředvídatelných stanovišť (Bormann et Likens 1979). Teprve na větších škálách lze s pomocí statistiky předvídat jinak stochastické jevy. Interkontinentální komparativní studie jsou o to složitější ve svém provedení, že zkoumané oblasti bývají různého stáří, historie, rozlohy a struktury, hostí různé palety druhů a studie v nich bývají prováděny různě dlouho. V ekologických studiích se navíc počet druhů ve vzorku zvětšuje s areálem (Rosenzweig 1992). Nastavení jednotných podmínek pro výzkum tak vyžaduje zohlednění mnoha faktorů. Výhodné je z tohoto hlediska srovnávání podobnosti pochodů ve společenstvech různých oblastí (Cardoso et Price 2010).

Přes nemalé rozdíly lze pozorovat, že druhová bohatost společenstva reaguje na strukturu lesa, danou opadavým či jehličnatým charakterem, stejným způsobem jak v Severní Americe (James et Wamer 1982), tak v Evropě (Kameniar et al. 2023).

7.2. Vybrané gildy

V oblasti funkční ekologie bývají komparativní studie často založené na analýze struktury gild a funkčních skupin coby podjednotek společenstev (Blaum *et al.* 2011). Konvergenci společenstev lze vhodně prokázat například skrze srovnání struktury a zastoupení gild (viz 7.2.1.).

7.2.1. Gildy dle substrátu a metody

Ptáky lze rozdělit do gild na základě substrátu, ze kterého získávají potravu a způsobu, jakým ji získávají. Substráty jsou země, kmeny, větve, větvíčky, listy a vzduch. V literatuře běžně užívané způsoby získávání potravy jsou (1) gleaning, relativně nehybná potrava je sezobnuta poblíž stojícím či poskakujícím ptákem, (2) probing nebo prising, pták zobákem proniká substrátem nebo substrát zvedá, (3) hovering, pták se po vzletnutí vznáší nad místem, ze kterého sezobne potravu, (4) snatching, pták potravu sezobne během průletu, (5) pouncing, pták slétne a potravu se zmocní simultánně se svým přistáním, (6) hawking/sallying, pták vzletne aby chytil kořist ve vzduchu (Holmes *et al.* 1986).

Struktura gild a zastoupení těchto gild ve společenstvu jsou determinovány primárně prostředím. Hlavními faktory jsou zde složení a prostorové rozložení lesa a dostupné zdroje (Holmes *et al.* 1986). Co se týče prostorového rozložení, největší roli v rozdělení druhů do gild hraje vertikální alokace zdrojů a horizontální morfologie stromu (Korňan *et al.* 2013). Oblasti, kde je vegetační pokryv více vertikálně či horizontálně rozmanitý nabízejí pestřejší paletu příležitostí a možných způsobů získávání potravy (Ding *et al.* 2008). Hlavním typem potravy většiny druhů ptáků je hmyz (Losey and Vaughan 2006; Şekercioğlu 2006). Hmyzožraví ptáci více dominují v jehličnatých lesích (Fernandez-Juricic 2000), které jsou obecně druhově chudší po stránce vegetace a poskytují tak méně rozmanité možnosti pro stravování ptáků býložravých a všežravých než jiné typy lesů. Proto lze teoreticky očekávat, že temperátní opadavá stanoviště si budou vzájemně podobnější ve struktuře společenstev než se stanovišti boreálními, která si taktéž budou podobnější mezi sebou.

Lesy mírného pásu

Konvergenci většiny lesních společenstev lze usoudit z přítomnosti tří gild spojených s hlavními substráty všech dospělých lesů. Těmi jsou ptáci krmící se na zemi (ground and litter foragers), v listoví (foliage foragers) a na kmenech (trunk foragers). Tyto signifikantně ohraničené gildy byly nalezeny například jak v experimentálním lese Hubbard Brook v severní Americe, tak v národní přírodní rezervaci Šrámková v Evropě (Korňan *et al.* 2013).

Konvergenci zde podtrhuje také přítomnost vzdušné gildy „aerial sweepers“, obsahující v Severní Americe rorýsa *Apus pelagica* a v Evropě vlaštovku *Delichon urbica* a rorýsa *Apus apus* (Korňan *et al.* 2007). Posledním příkladem sdílené gildy jsou druhy živící se u vodních proudů (stream foragers). Tato gilda sice není zastoupena přímo v Hubbard Brook, ale v západní Severní Americe ji reprezentuje skorec *Cinclus mexicanus*. V Evropě pak stejná gilda obsahuje skorce *Cinclus cinclus* a konipasa *Motacilla cinerea* (Korňan *et al.* 2013).

Studii, které by srovnávaly kontinenty na základě sdílených trofických gild ptáků lesů mírného pásu není mnoho. Podkapitola 7.2.1. je založena primárně na práci Korňan *et al.* 2013, jež je zaměřena na Severní Ameriku, střední Evropu a Austrálii a na studii Greenberg *et al.* 1999, týkající se Severní Ameriky, Evropy a Asie (Sibiř).

Boreální lesy

Co se týče lesů boreálních, lze zde konvergenci společenstev usoudit ze srovnání gildy „foliage-gleaners“ Severní Ameriky, Evropy a Asie. Gilda zahrnuje tři hlavní skupiny, jimiž jsou sýkory, pěnkavy a „warblers“, což je skupina obsahující vybrané druhy z čeledí *Sylviidae*, *Parulidae*, *Phylloscopidae* či *Acrocephalidae*.

Konvergence společenstev tajgy v Severní Americe a v Asii spočívá ve vysoce signifikantní korelaci druhové bohatosti „warblers“ s abundancí sběračů v listoví (angl. foliage-gleaners; Greenberg *et al.* 1999). V Evropě podobné korelaci zabraňuje značně velká abundance pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*), která nemá na zbylých dvou kontinentech obdoby. Dalším signifikantním vztahem je negativní korelace mezi proporcemi abundance pěnkav a „warbler-like“ druhů. Zmíněná dominance pěnkav v Evropě je připisována rozvoji zemědělství, které usnadnilo pěnkavám expanzi podobně, jako tomu bylo například v případě vrabce domácího (*Passer domesticus*; Johnston *et al.* 1977). Fakt, že k této kolonizaci došlo teprve v pozdním pleistocénu naznačuje, že by pěnkava (rod *Fringilla*) mohla představovat funkční ekvivalent „warblers“ (Greenberg *et al.* 1999). Výhodou pěnkav oproti „warblers“ je, že přilétají dříve a v nepříznivých obdobích přechází na dietu zaměřenou na semena (Preobrazhenskaya v Greenberg *et al.* 1999).

7.2.2. Konvergence společenstev během sukcese

Ve struktuře společenstev může docházet ke změnám například v parametrech druhové bohatosti (Wesołowski *et al.* 2015) či v míře zastoupení gild (Kim *et al.* 2021). Nejvíce zřejmým důvodem pro změny sezónní jsou pravidelné migrace (Fristoe 2015) spojené s fenologií vegetace (La Sorte *et al.* 2021). O migrujících druzích ptáků dále pojednává

podkapitola 7.2.3 níže. Pod premisou, že se společenstva jednotlivých kontinentů utvořila na sobě nezávisle je jakákoliv signifikantní paralela v dynamice takových společenstev důkazem konvergentní evoluce (Cardoso *et* Price 2010). Srovnání proporcí jednotlivých gild v gradientu sukcese lesního stanoviště tedy může odkrýt konvergentní pochody. Studie zabývající se gildami lesních ptáků mírného pásu ve spojení se sukcesí stanoviště se nicméně zaměřují převážně na jednotlivé regiony (např.: Holmes *et al.* 1986; Kurosawa 2009), případně na jednotlivé kontinenty (např.: May 1982; Blondel *et* Farré 1988) a ty, které se zabývají dynamikou společenstva během sukcese na více kontinentech pracují s parametry druhové bohatosti (Winkler 2005).

V rámci Evropského kontinentu je konvergence společenstev v průběhu sukcese dobře viditelná například při srovnání mladších stanovišť s dospělými, kdy se s dospíváním lesa strukturou přibližují původně značně odlišná společenstva mediteránu i temperátu. Pozdní sukcesní stádium lesa se v těchto případech chová jako tlumič efektů místního klimatu, kterému jsou jinak společenstva vázaná na mladší stadia vystavena přímo (Blondel *et* Farré 1988).

Roli dospělého lesa ve sjednocování podoby společenstev lze ilustrovat také na příkladu studie společenstev severoamerické tajgy. S krajinou boreálního lesa se pojí značná fragmentace jednak pravidelnými rozsáhlými požáry, jednak intenzivní těžbou dřeva (Schieck *et* Song 2006). Ptačí společenstva spojená s lesem sežehnutým a lesem pokáceným jsou zpočátku značně odlišná. Lesy po požárech hostí v hojných počtech druhy hnízdících ve stromových dutinách, lesy po těžbě druhy vrabců a „warblers“ žijící v otevřených či keři porostlých krajinách. 11-30 let po disturbancích bylo možné pozorovat částečnou podobnost společenstev. Oba typy společenstev byly z větší části tvořeny druhy společnými mladým lesům (Schieck *et* Song 2006). Po 60 letech odděleného vývoje si společenstva byla velmi podobná (Hobson *et* Schieck 1999; Schieck *et* Hobson 2000).

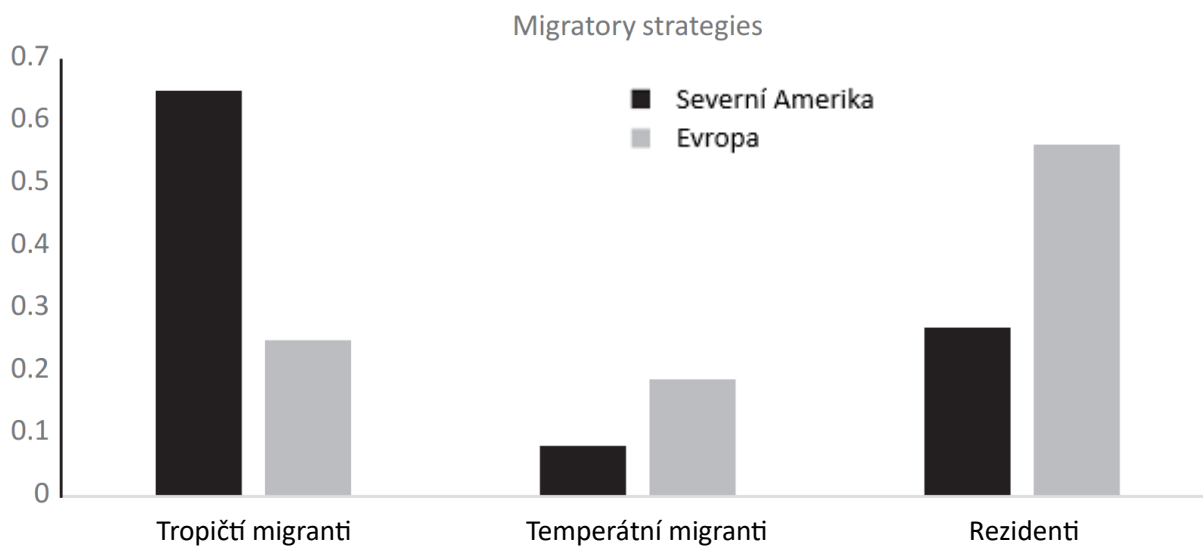
Co se týče konvergence v průběhu sukcese mezi kontinenty, byla zjištěna v druhové bohatosti, denzitě i diverzitě společenstevch temperátních lesů Severní Ameriky a Šoproňských lesů v Maďarsku. Všechny tyto parametry dosahovaly nejnižších hodnot na nejmladších stanovištích a největších na stanovištích nejstarších (Winkler 2005; May 1982). Následující odstavec je krátkým rozbohem dynamiky společenstev temperátních lesů Severní Ameriky pro nastínění trendů, ve kterých by mohla být hledána konvergence.

V raných sukcesních stádiích severoamerických temperátních lesů číselně jednoznačně převažují generalisté, konkrétně gilda zrno-hmyzožravců (May 1982). S rozvojem keřového patra pak nabírají na významu druhy plodo-hmyzožravé gildy. Specialisté jsou zastoupeni

gildou pozemních hmyzožravců přítomných v nejmladším stadiu lesa. Význam této gildy je největší v pozdějších stadiích charakterizovaných přerůstáním křovinného patra stromy. Hmyzožravci stromového listoví jsou dominantní gildou dospělého lesa. Hmyzožravci lesního podrostu mají bimodální distribuci s mody ve fázích rozvoje křovinného patra a dospělého lesa. Dospělý les disponuje gildou korních hmyzožravců (angl. trunk surface insectivores), větvních hmyzožravců a tzv. „sallying flycatchers“

7.2.3. Proporce rezidentů a migrantů

Většina ptačích druhů běžných v opadavých lesích východní a západní Evropy jsou celoroční rezidenti, kteří se adaptovali na nízké teploty a nedostatek zdrojů během zimního období v těchto severních temperátních lesích. Jsou jimi *Corvidae*, *Paridae* a *Picidae* (Hino 1990). V nearktu lze vzhledem k drsnějším zimním podmínkám očekávat menší podíl rezidentních druhů v populaci (Villard *et* Foppen 2018). 48 druhů (19 %) hnízdících v Evropě jsou migranti (Moreau 1972), naproti tomu migranty hnízdící v lesích Severní Ameriky zastupuje 112 druhů (přes 50 %) (DeGraaf *et* Rappole 1995, Holmes *et* Sherry 2001). Podle novější studie lze v lesích Evropy nalézt 44 % a v opadavých lesích Severní Ameriky 73 % migrujících druhů (viz obr. 2; Villard *et* Foppen 2018). Zatímco v Evropě jsou tedy typickou složkou dospělých temperátních lesů rezidentní druhy, přičemž migrující druhy bývají migranty na krátké vzdálenosti (Wesołowski *et* Tomialojć 1997), v Severní Americe jsou pro tyto lesy typické druhy migrující (Mönkkönen *et* Helle 1989). Velký rozdíl může být způsoben odlišnými historickými příležitostmi pro migraci do příslušných tropů (viz 7.1.). Druhy ptáků hnízdící v boreálu jsou z 68-94 % migranti. Z toho tropičtí migranti tvoří 17-69 % a migranti na kratší vzdálenosti 15-57 % (Greenberg *et al.* 2008). V boreálu nearktu jsou zároveň migrující druhy zastoupeny více než v palearktickém boreálu, tedy jde o vychýlení stejným směrem, jako v lesích temperátní zóny (Niemi *et al.* 1998; Imbeau *et al.* 2001). Zbytek podkapitoly 7.2.4 pojednává o mezikontinentální konvergenci v distribučních trendech hnízdících ptáků, vztažené zvláště na druhy rezidentní a migrující.



Obrázek 2: Podíl migrujících a rezidentních druhů v lesních avifaunách Severní Ameriky a Evropy. Převzato z Villard *et Foppen* 2018.

Podíl tropických migrantů obecně roste směrem na východ, podíl migrantů na krátké vzdálenosti směrem na západ (Greenberg *et al.* 2008). Proporce migrantů se také zvětšuje se zeměpisnou šířkou (MacArthur 1959; Herrera 1978), a to nelineárně se strmějším nárůstem směrem na sever (Tiainen 1980). Pozitivní korelace proporce migrantů s latitudou funguje globálně (Yong *et al.* 2015), a společenstva na různých kontinentech jsou tak v tomto ohledu konvergentní.

Zaměření pouze na boreální jehličnaté lesy ukazuje, že tropičtí migranti představují větší část hnízdící avifauny v raných stádiích boreálního lesa než v těch pozdních, a to jak v Severní Americe, tak v Evropě nezávisle na příbuznosti (Imbeau *et al.* 2001), což taktéž indikuje konvergenci.

7.3. Využití energie

Biomy jako boreální a temperátní les jsou charakterizované kromě podnebí i produktivitou, resp. využitelnou energií (Frank *et Inouye* 1994). Množství energie spotřebované ptáčími společenstvy vázanými na daný biom, rezidentních i migrujících, může vykazovat konvergenci napříč kontinenty ve využívání dostupné energie (Mönkkönen *et al.* 2006). Vzhledem k tomu, že účelem migrace ptáčích populací bývá primárně využití sezónních energetických zdrojů potřebných pro udržení fitness a zdárné rozmnožení (Alerstam *et al.* 2003), je podíl migrantů na konzumaci dostupné energie nezanedbatelný (Fristoe 2015). Proto je vhodné zvažovat obě skupiny zvlášť.

Větší množství dostupné energie se pojí s větším počtem druhů (Wright 1983). Toto tvrzení je podpořeno například zjištěním, že jeden z parametrů dostupné energie, skutečná evapotranspirace (angl. actual evapotranspiration, AET), vysvětluje 70 % variace globální druhové bohatosti ptactva (Hawkins *et al.* 2003). Klimatické faktory ovlivňující parametry druhové bohatosti však jistě neovlivňují stejnou měrou druhy rezidentní a migrující, neboť mimo období hnízdění je každá z těchto skupin limitována podmínkami v jiném typu stanoviště, kdy pro druhy rezidentní je jím hnízdiště, zatímco pro migranty zimoviště (Forsman *et Mönkkönen* 2003). Proto je vhodné při srovnávání společenstev z hlediska spotřeby energie zvažovat migranty a rezidenty zvlášť (Mönkkönen *et al.* 2006). Při srovnávání napříč kontinenty je toto rozlišení výhodné také proto, že proporce migrantů ve společenstvech se mezi kontinenty liší (viz 7.2.5.).

Ptačí společenstva dospělých lesů Severní Ameriky a Evropy vykazují podobnosti ve vztahu spotřeby energie a denzity k produktivitě prostředí. Na obou kontinentech je zřejmý pozitivní vztah produktivity (zastupované skutečnou evapotranspirací) a denzity i spotřeby (Mönkkönen *et al.* 2006). Lze pozorovat regionální variace, způsobené především migračním statutem, kdy v Severní Americe odpovídá denzita a spotřeba tropických migrantů produktivitě, v Evropě takový vztah jednoznačně vyvodit nelze. Rezidentní druhy odpovídají na obou kontinentech na produktivitu podobně, kdy při vysoké produktivitě roste denzita exponenciálně, zatímco spotřeba lineárně. Obecně je vztah produktivity a denzity i spotřeby silnější pro rezidenty než pro migranty (Mönkkönen *et al.* 2006). I přes jisté rozdíly jsou rezidentní složky společenstev v Evropě a Severní Americe konvergentní ve vztahu spotřeby energie a denzity k produktivitě prostředí.

7.4. Vybrané funkční skupiny

7.4.1. Fakultativní mrchožrouti (facultative scavengers)

Dopad úhynu zvěře na dynamiku společenstev není zanedbatelný. Mršiny představují pulzní zdroj potravy, dočasně dostupné velké množství energie je následně vyčerpáno, mezitím indukuje u konzumentů funkční či numerické odpovědi podobně jako například sezónní nadprodukce semen u rostlin (Ostfeld *et* Keesing 2000). V průběhu spotřeby může nepřímo ovlivnit více trofických úrovní, například malí býložravci se vyhýbají místům s mršinami a tím i případně přítomným predátorům (Cortés-Avizanda *et al.* 2009). Uchylování se některých druhů k mrchožravosti vysvětluje teorie optimálního vyhledávání potravy (angl. optimal foraging theory). O maximalizaci energie se využitím mrtvých těl snaží živočichové v oblastech mírných a severnějších zeměpisných šířek s velkou sezonalitou. V těchto oblastech jsou mršiny hlavně během zimního období nepostradatelným zdrojem potravy (Jędrzejewska *et* Jędrzejewski 1998; Selva 2004). V boreálních lesích poskytne úhyn přežvýkavců během období mrazů téměř $30 \text{ kg} \cdot \text{km}^{-2}$ (Hagen 2014).

U lesních fakultativních mrchožroutů tendence k mrchožravosti roste s klesající teplotou (Rösner *et al.* 2005) a například pro sojky a koňadry (*Parus major*) také s rostoucí výškou sněhové pokrývky (Selva *et al.* 2005). Tito ptáci mají kongenerické, v menší míře konspecifické zástupce v lesích boreální i temperátní zóny (Holmes *et al.* 1986; Wesołowski *et* Tomiałojć 1997; Greenberg *et al.* 1999). Roli nicméně hraje nejen teplota, nýbrž také hloubka sněhu či hustota lesa. Fakultativními mrchožrouty jsou převážně ptáci (Mateo-Tomás *et al.* 2015), jelikož se však při vyhledávání potravy orientují primárně zrakem (Selva *et al.* 2005), může v hustých lesích či oblastech hlubokého sněhu převážit význam savců (DeVault *et* Rhodes 2002; Gomo 2020). Společenstva mrchožroutů jsou přes svoji důležitou roli ve stabilizaci potravních sítí a v koloběhu živin velice málo studovanou skupinou (Peers *et al.* 2020).

Vztah teploty s mírou sklonu k mrchožravosti by teoreticky mohl způsobit, že druhy vyskytující se jak v temperátních, tak boreálních lesích budou mít větší sklony k mrchožravosti v lesích boreálních, resp. že v ptačích společenstvech boreálních lesů bude mrchožravost zastoupena více než ve společenstvech lesů temperátních, a že tento rozdíl bude paralelní mezi kontinenty. Studie pracující s touto hypotézou by jistě mohla přinést zajímavé výsledky.

8. ZÁVĚR

Ekologická data se obecně pojí s velkým množstvím šumu (Smith *et* Wilson 2002). Proto jsem se ve své práci pokoušel vyhýbat přímému srovnávání výsledků dílčích studií, neboť by závěr z nich učiněný mohl být velmi zkreslený nejednotným metodickým podkladem. Většina výsledků vyvozených v této práci vychází ze srovnání studií Severní Ameriky a Evropy. Tyto kontinenty ve svých mírných zeměpisných šířkách vykazují konvergenci v přítomnosti tří hlavních gild spojených s lesním prostředím nebo také ve způsobu, jakým se druhová bohatost, denzita i diverzita příslušných společenstev vyvíjí během sukcese stanoviště. Při zaměření na jehličnatou tajgu výše zmíněných dvou kontinentů se další konvergentní vzorec projevuje v proporci tropických migrantů, kteří nezávisle na kontinentu dominují avifauně hnízdící v raných sukcesních stadiích těchto lesů. Z pohledu produktivity prostředí lze říct, že rezidentní složky evropských a severoamerických společenstev jsou mezi kontinenty konvergentní ve vztahu produktivity k jejich denzitě, která roste exponenciálně a spotřebě energie, jež roste lineárně. Mezi sibiřskou a severoamerickou tajgou usuzuji konvergenci z vysoce signifikantní korelace druhové bohatosti „warblers“ s abundancí sběračů v listoví, kterou je možné pozorovat na obou kontinentech. Ve své práci také navrhuji provedení studie zaměřené na sledování chování fakultativních mrchožroutů vyskytujících se jak v boreálních, tak v temperátních lesích, neboť by teoreticky souvislost zvýšené mrchožravosti při nižších teplotách mohla odkrýt konvergentní patrnosti, pokud by tito ptáci byli napříč kontinenty konzistentně více mrchožraví v boreálních lesích než v lesích mírného pásu. Další studie mohou poskytnout hlubší vhled do mechanismů, které stojí za konvergencí společenstev a mohou tak usnadnit předpovědi vývoje společenstev. Schopnost a priori určit vývoj společenstva by mohla pomoci ve snaze o ochranu biodiverzity.

9. LITERATURA

- Agrawal A. A. (2017): Toward a Predictive Framework for Convergent Evolution: Integrating Natural History, Genetic Mechanisms, and Consequences for the Diversity of Life. *The American Naturalist* **190** (1), 1-12.
- Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas J. (1968): Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* **5** (3) 169-211.
- Alerstam T., Hedenström A., Åkesson S. (2003): Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* **103** (2), 247-260.
- Axelrod D. I. (1966): Origin of Deciduous and Evergreen Habits in Temperate Forests. *Evolution* **20** (1), 1-15.
- Baldocchi D., Kelliher F. M., Black T. A., Jarvis P. (2000): Climate and vegetation controls on boreal zone energy exchange. *Global change biology* **6** (1), 69-83.
- Blaum N., Mosner E., Schwager M., Jeltsch F. (2011): How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation* **20**, 2333-2345.
- Blondel J. (2003): Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* **100** (2), 223-231.
- Blondel J. (2018): Origins and Dynamics of Forest Birds of the Northern Hemisphere. In: *Ecology and Conservation of Forest Birds*. (Mikusiński G, Roberge J. M., Fuller R. J. eds.) Cambridge University Press, TJ International Ltd. Padstow Cornwall, United Kingdom, 11-50.
- Blondel J. (2022): Origin, diversification, and biogeography of forest birds across temperate forest regions in the Northern Hemisphere. *Frontiers of Biogeography* **14** (2), e51998.
- Blondel J., Farré H. (1988): The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in European forests. *Oecologia* **75**, 83-93.
- Bonan G. B. (1992): Processes in boreal forests. In: *A systems analysis of the global boreal forest*. (Shugart H. H., Leemans R et Bonan G. B. eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 9-12.
- Bormann F. H., Likens G. E. (1979): Catastrophic disturbance and the steady state in northern hardwood forests: a new look at the role of disturbance in the development of forest ecosystems suggests important implications for land-use policies. *American Scientist* **67** (6), 660-669.
- Cardoso G. C., Price T. D. (2010): Community convergence in bird song. *Evolutionary Ecology* **24**, 447-461.

- Carleton T. J., Maclellan P. (1994): Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Ecoscience* **1** (2), 141-152.
- Cody M. L., Mooney H. A. (1978): Convergence versus nonconvergence in mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**, 265-321.
- Cortés-Avizanda A., Selva N., Carrete M., Donazar J. A. (2009): Effects of carrion resources on herbivore spatial distribution are mediated by facultative scavengers. *Basic and Applied Ecology* **10** (3), 265-272.
- Davis M. B. (1981): Quaternary history and the stability of forest communities. In: *Forest succession: concepts and application*. (EDS) Springer New York, New York, 132-153.
- Davis M. B., Woods K. D., Webb S. L., Futyma R. P. (1986): Dispersal versus climate: Expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes region. *Vegetatio* **67**, 93-103.
- DeGraaf R. M., Rappole J. H. (1995): Neotropical migratory birds: natural history, distribution, and population change. Cornell University Press.
- Desrochers A. (2010): Morphological response of songbirds to 100 years of landscape change in North America. *Ecology* **91** (6), 1577-1582.
- DeVault T. L., Rhodes O. E. (2002): Identification of vertebrate scavengers of small mammal carcasses in a forested landscape. *Acta Theriologica* **47**, 185-192.
- Ding T. S., Liao H. C., Yuan H. W. (2008): Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forests zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management* **255** (7), 2038-2048.
- Drake J. A. (1990): Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? *Trends in Ecology & Evolution* **5** (5), 159-164.
- Enoksson B., Angelstam P., Larsson K. (1995): Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landscape Ecology* **10** (5), 267-275.
- Esseen P. A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K. (1992): Boreal forests - the focal habitats of Fennoscandia. In: *Ecological Principles of Nature Conservation: Application in Temperate and Boreal Environments*. (Hansson L. ed.) Springer, Boston, MA, USA 252-325.
- Esseen P. A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K. (1997): Boreal forests. *Ecological bulletins* **46**, 16-47.
- Fernandez-Juricic E. (2000): Forest fragmentation affects winter flock formation of an insectivorous guild. *Ardea* **88** (2), 235-241.

- Forsman J. T., Mönkkönen M. (2003): The role of climate in limiting European resident bird populations. *Journal of Biogeography* **30** (1), 55-70.
- Frank D. A., Inouye R. S. (1994): Temporal variation in actual evapotranspiration of terrestrial ecosystems: patterns and ecological implications. *Journal of Biogeography* **21** (4), 401-411.
- Frenzel B. (1968): The Pleistocene vegetation of northern Eurasia. *Science* **161**, 637-649.
- Fristoe T. S. (2015): Energy use by migrants and residents in North American breeding bird communities. *Global Ecology and Biogeography* **24**, 406-415.
- Fuentes E. R. (1976): Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* **57**, 3-17.
- Furyaev V. V., Vaganov E. A., Tchebakova N. M., Valendik E. N. (2001): Effects of fire and climate on successions and structural changes in the Siberian boreal forest. *Eurasian Journal of Forest Research* **2**, 1-15.
- Gomo G., Rød-Eriksen L., Andreassen H. P., Mattisson J., Odden M., Devineau O., Eide N. E. (2020): Scavenger community structure along an environmental gradient from boreal forest to alpine tundra in Scandinavia. *Ecology and evolution* **10** (23), 12860-12869.
- Greenberg R., Kozlenko A., Etterson M., Dietsch T. (2008). Patterns of density, diversity, and the distribution of migratory strategies in the Russian boreal forest avifauna. *Journal of Biogeography* **35** (11), 2049-2060.
- Greenberg R., Pravosudov V., Sterling J., Kozlenko A., Kontorshchikov V. (1999): Tits, Warblers, and Finches: Foliage-Gleaning Birds of Nearctic and Palearctic Boreal Forests. *The Condor* **101** (2), 299-310.
- Hagen, B. R. (2014): *Estimating ungulate carrion biomass and possible ecological effects on red fox (Vulpes vulpes) in central Norway*. Master thesis, Hedmark University College, Norway.
- Haila Y., Järvinen O. (1990): Northern conifer forests and their bird species assemblages. In: *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Keast A. ed.) SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands, 61-86.
- Hare F. K., Ritchie J. C. (1972): The Boreal Bioclimates. *Geographical Review* **62**(3), 333-365.
- Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V., Currie D.J., Guégan J.- F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorf T., O'Brien E.M., Porter E.E. Turner J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* **84**, 3105-3117.
- Helle P., Mönkkönen M. (1990): Forest successions and bird communities: theoretical aspects

- and practical implications. In: *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Keast A. ed.) SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands, 299-318.
- Herrera C. M. (1978): On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. *The Auk* **95** (3), 496-509.
- Hino T. (1990): Palearctic deciduous forests and their bird communities: comparisons between East Asia and West-Central Europe. In: *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Keast A. ed.) SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands, 87-94.
- Hobson K. A., Schieck J. (1999): Changes in Bird Communities in Boreal Mixedwood Forest: Harvest and Wildfire Effects over 30 Years. *Ecological Applications* **9** (3), 849-863.
- Hodges K. E. (2008): Defining the problem: terminology and progress in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6**, 35-42.
- Holmes R. T., Recher H. F. (1986): Determinants of Guild Structure in Forest Bird Communities: An Intercontinental Comparison. *The Condor* **88** (4), 427-439.
- Holmes R. T., Sherry T. W., Sturges, F. W. (1986): Bird Community Dynamics in a Temperate Deciduous Forest: Long-Term Trends at Hubbard Brook. *Ecological Monographs* **56** (3), 201-220.
- Holmes R. T., Sherry T. W. (2001): Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change. *The Auk* **118** (3), 589-609.
- Huntley B. (1993): Species-richness in north-temperate zone forests. *Journal of Biogeography* **20** (2), 163-180.
- Imbeau L., Mönkkönen M., Desrochers A. (2001): Long-Term Effects of Forestry on Birds of the Eastern Canadian Boreal Forests: a Comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* **15** (4), 1151-1162.
- Jaksić F. M. (1981): Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* **37** (3), 397-400.
- Jaksić F. M., Feinsinger P. (1991): Bird assemblages in temperate forests of North and South America: a comparison of diversity, dynamics, guild structure, and resource use. *Revista Chilena de Historia Natural* **64**, 491-510.
- James F. C., Wamer N. O. (1982): Relationships between Temperate Forest Bird Communities and Vegetation Structure. *Ecology* **63** (1), 159-171.
- Jędrzejewska B., and Jędrzejewski W. (1998): *Predation in vertebrate communities: the Białowieża Primeval Forest as a case study*. Springer-Verlag, Berlin.
- Johnston R. E., Klitz W. J. (1977): Variation and evolution in a granivorous bird: the House

- Sparrow. In: *Granivorous birds in ecosystems*. (Kendeigh S. C., Pinowski J. eds.) Cambridge University Press, Cambridge, Velká Británie, 15-51.
- Keast A. (1990): Distribution and origins of forest birds. In: *Biogeography and ecology of forest bird communities*. (Keast A. ed.) SPB Academic Publishing, The Hague, Nizozemsko, 45-60.
- Kameniar O., Baláž M., Svitok M., Mikoláš M., Ferencík M., Frankovič, M., Ralhan D., Gloor R., Svoboda, M. (2023): Spruce-and beech-dominated primary forests in the western carpathians differ in terms of forest structure and bird assemblages, independently of disturbance regimes. *European Journal of Environmental Sciences* **13** (1), 47-59.
- Kim H., Mo Y., Choi C. Y., McComb B. C., Betts M. G. (2021): Declines in common and migratory breeding landbird species in South Korea over the past two decades. *Frontiers in Ecology and Evolution* **9**, 627765.
- Korňan M., Adamík P. (2007): Foraging guild structure within a primaeval mixed forest bird assemblage: a comparison of two concepts. *Community Ecology* **8**, 133-149.
- Korňan M., Holmes R., Recher H., Adamík P., Kropil R. (2013): Convergence in foraging guild structure of forest breeding bird assemblages across three continents is related to habitat structure and foraging opportunities. *Community Ecology* **14** (1), 89-100.
- Kurosawa R. (2009): Disturbance-induced bird diversity in early successional habitats in the humid temperate region of northern Japan. *Ecological Research* **24**, 687-696.
- La Sorte F. A., Graham C. H. (2021): Phenological synchronization of seasonal bird migration with vegetation greenness across dietary guilds. *Journal of Animal Ecology* **90** (2), 343-355.
- Latham R. E., Ricklefs R. E. (1993a): Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity. In: *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. (Ricklefs R. E. et Schluter D. eds.) Chicago University Press, Chicago, USA, 294-314.
- Latham R.E., Ricklefs R.E. (1993b): Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* **67**, 325-333.
- Lessard J. P., Belmaker J., Myers J. A., Chase J. M., Rahbek C. (2012): Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology and Evolution* **27** (11), 600-607.
- Linder P., Elfving B., Zackrisson O. (1997): Stand structure and successional trends in virgin

- boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* **98** (1), 17-33.
- Losey J. E., Vaughan M. (2006): The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* **56** (4), 311-323.
- MacArthur R. H. (1959): On the breeding distribution pattern of North American migrant birds. *The Auk* **76**, 318-325.
- MacMahon J. A., Schimpf D. J., Andersen D. C., Smith K. G., and Bayn R. L. (1981): An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. *Journal of Theoretical Biology* **88** 287-307.
- Mateo-Tomás P., Olea P. P., Moleón M., Vicente J., Botella F., Selva N., Viñuela J., Sánchez-Zapata, J. A. (2015): From regional to global patterns in vertebrate scavenger communities subsidized by big game hunting. *Diversity and Distributions* **21** (8), 913-924.
- May P. G. (1982): Secondary succession and breeding bird community structure: patterns of resource utilization. *Oecologia* **55**, 208-216.
- McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E., Westoby M. (2006): Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* **21** (4), 178-185.
- Mikusiński G. (2006): Woodpeckers: distribution, conservation, and research in a global perspective. *Annales Zoologici Fennici* **43** (2), 86-95.
- Mooney H. A., Dunn E. L. (1970): Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 292-303.
- Mollet P., Bollmann K., Braunisch V., Arlettaz R. (2018): Subalpine Coniferous Forests of Europe: Avian Communities in European High-Altitude Woodlands. In: *Ecology and Conservation of Forest Birds*. (Mikusiński G, Roberge J. M., Fuller R. J. eds.) Cambridge University Press, TJ International Ltd. Padstow Cornwall, United Kingdom, 231-252.
- Mönkkönen M., Forsman J. T., Bokma F. (2006): Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species-energy theory. *Global Ecology and Biogeography* **15** (3), 290-302.
- Mönkkönen M., Helle P. (1989): Migratory habits of birds breeding in different stages of forest succession: a comparison between the Palaearctic and the Nearctic. *Annales Zoologici Fennici* **26** (3), 323-330.
- Mönkkönen M., Viro P. (1997): Taxonomic diversity of the terrestrial bird and mammal fauna in temperate and boreal biomes of the northern hemisphere. *Journal of Biogeography* **24** (5), 603-612.
- Moreau R. E. (1972): *The Palearctic - African bird migration systems*. Academic Press,

Londýn, Velká Británie.

- Niemi G., Hanowski J., Helle P., Howe R., Mönkkönen M., Venier L., Welsh D. (1998): Ecological Sustainability of Birds in Boreal Forests. *Conservation Ecology* **2** (2)
- Nilsson S. G. (1997): Forests in the Temperate-Boreal Transition: Natural and Man-Made Features. *Ecological Bulletins* **46**, 61-71.
- Orians G. H., Paine R. T. (1983): Convergent evolution at the community level. In: *Coevolution*. (Futuyma D. J., Slatkin M. eds.) Sinauer Associates, Sunderland, U.S.A., 431-458.
- Ostfeld R. S., Keesing F. (2000): Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* **15** (6), 232-237.
- Peers M. J. L., Konkolics S. M., Lamb C. T., Majchrzak, Y. N., Menzies A. K., Studd E. K., Boonstra R., Kenney A. J., Krebs C. J., Martinig A. R., McCulloch B., Silva J., Garland L., Boutin, S. (2020): Prey availability and ambient temperature influence carrion persistence in the boreal forest. *Journal of Animal Ecology* **89** (9), 2156-2167.
- Rohde K. (1992): Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* **65**, 514-527.
- Root R. B. (1967): The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* **37**, 317-350.
- Rosenzweig M. L. (1992): Species diversity gradients: we know more and less than we thought. *Journal of mammalogy* **73** (4), 715-730.
- Rösner S., Selva N., Müller T., Pugaczewicz E., Laudet F. (2005): Raven *Corvus corax* ecology in a primeval temperate forest. *Ptaki krukowate Polski (Corvids of Poland)*. Bogucki Wyd. Nauk., Poznan, 385-405.
- Rowe J. S., Scotter G. W. (1973): Fire in the boreal forest. *Quaternary research*, **3** (3), 444-464.
- Samuels C. L., Drake J. A. (1997): Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology & Evolution* **12** (11), 427-232.
- Schieck J, Hobson K. A. (2000): Bird communities associated with live residual tree patches within cut blocks and burned habitat in mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* **30**, 1281-1295.
- Schieck J., Song S. J. (2006): Changes in bird communities throughout succession following fire and harvest in boreal forests of western North America: literature review and meta-analyses. *Canadian Journal of Forest Research* **36** (5), 1299-1318.
- Schluter D. (1986): Tests for Similarity and Convergence of Finch Communities. *Ecology*

- 67 (4)**, 1073-1085.
- Selva N. (2004): *The role of scavenging in the predator community of Białowieża Primeval Forest (E Poland)*. Ph.D. thesis, Polish Academy of Sciences, Poland, and University of Sevilla, Sevilla, Spain.
- Selva N., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Wajrak A. (2005): Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology* **83 (12)**, 1590-1601.
- Şekercioğlu C. H. (2006): Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution* **21 (8)**, 464-471.
- Smith B., Wilson J. B. (2002): Community Convergence: ecological and evolutionary. *Folia Geobotanica* **37**, 171-183.
- Smith W. G. (1913): Raunkiaer's "Life-Forms" and Statistical Methods. *The Journal of Ecology* **1 (1)**, 16-26.
- Stroud J. T., Bush M. R., Ladd M. C., Nowicki R. J., Shantz A. A., Sweatman J. (2015): Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and evolution* **5 (21)**, 4757-4765.
- Thiffault E. (2019) Boreal forests and soils. In: *Developments in Soil Science*. (Busse M, Giardina C. P., Morris D. M., Page-Dumroese D. S. eds.) Elsevier, Volume 36, 59-82.
- Tiainen J. (1980): Regional trends in bird communities of mature pine forests between Finland and Poland. *Ornis Scandinavica* **11**, 85-91.
- Tikhomirov B. A. (1963): Principal stages of vegetation development in northern USSR as related to climatic fluctuations and the activity of man. *Canadian Geographer/Le Géographe canadien* **7 (2)**, 55-71.
- Trewartha G. T., Horn L. H. (1980): *Introduction to climate, 5th edn*. McGraw Hill, New York, New York, USA.
- Villard M. A., Foppen R. (2018): Ecological Adaptations of Birds to Forest Environments. In: *Ecology and Conservation of Forest Birds*. (Mikusiński G, Roberge J. M., Fuller R. J. eds.) Cambridge University Press, TJ International Ltd. Padstow Cornwall, United Kingdom, 51-78.
- Webb III T., Bartlein P. J. (1992): Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual review of Ecology and Systematics* **23 (1)**, 141-173.
- Wesołowski T., Czeszczewik D., Hebda G., Maziarz M., Mitrus C., Rowiński P. (2015): 40 years of breeding bird community dynamics in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica* **50 (1)**, 95-120.

- Wesołowski T., Tomiałojć L. (1997): Breeding bird dynamics in a primaeval temperate forest: long-term trends in Białowieża National Park (Poland). *Ecography* **20** (5), 432-453.
- Whelan C. J., Wenny D. G., Marquis R. J. (2008): Ecosystem services provided by birds. *Annals of the New York academy of sciences* **1134** (1), 25-60.
- Willson M. F. (1974): Avian community organization and habitat structure. *Ecology* **55** (5), 1017-1029.
- Winkler D. (2005): Ecological succession of breeding bird communities in deciduous and coniferous forests in the Sopron Mountains, Hungary. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica* **1** (1), 49-58.
- Wright D. H. (1983): Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**, 496-506.
- Yong D. L., Liu Y., Low B. W., Espanola C. P., Choi C. Y., Kawakami K. (2015): Migratory songbirds in the East Asian-Australasian Flyway: a review from a conservation perspective. *Bird Conservation International* **25** (1), 1-37.