

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní odbor: Biologie



Alena Krpcová

**Morfologické, behaviorální a fyziologické adaptace související u
ptáků s životem na ostrovech**

Morphological, behavioural and physiological adaptations of island-
dwelling birds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha 2022

Prohlášení

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

V Praze, dne 4. srpna 2022

.....

Alena Krpcová

Poděkování

Ráda bych touto cestou chtěla poděkovat především vedoucímu práce Tomášovi Albrechtovi za jeho pomoc, cenné rady, ale hlavně za nekonečnou ochotu a trpělivost, které se mou během vypracovávání této práce měl.

Dále děkuji rodině a za dlouhodobou všestrannou podporu v rámci studia i mimo něj. Jmenovitě potom i Markovi a Kamče, kteří ve mě věří a jsou mi vždycky oporou.

Abstrakt

Ostrovy představují modelový systém evoluční biologie. Jedná se o izolovaná prostředí, ve kterých často působí specifické ekologické podmínky odlišně než na pevnině. V této souvislosti se u ostrovních taxonů vyvíjejí v rámci konvergentní evoluce unikátní morfologické, fyziologické a behaviorální adaptace, souhrnně označované jako tzv. ostrovní syndromy. Tato práce má za cíl podat přehled o vybraných ostrovních syndromech které byly detekovány u velké skupiny obratlovců typicky osidlující ostrovy, u ptáků (*Aves*). Pozornost je věnována velikosti těla, délce křídel a s tím spojené nelétavosti, dále změně životních strategií (doba dožívání, péče o potomky, velikost snůšky a velikost vajec), antipredačnímu chování a ostrovní naivitě, a nakonec vztahu mezi výše jmenovanými ostrovními syndromy a vymírání ostrovních druhů přičiněním člověka a invazivních organismů, které ho doprovázejí. Práce srovnává faktory působící v ostrovním prostředí, které mohou mít vliv na vybrané ostrovní syndromy a ukazuje, že možným klíčem k vysvětlení by mohl být snížený predanční tlak na ostrovech a energetický trade-off mezi investicí do přežívání a obrany.

Klíčová slova

tempo života, pohlavní dimorfismus velikosti, růst, přežívání, vymírání, ostrovní syndrom, šířka ekologické niky, konvergentní evoluce, ostrovní adaptace

Abstract

Islands represent a model system of evolutionary biology. They are isolated environments in which specific ecological conditions often operate differently than on the mainland. In this context, island taxa develop unique morphological, physiological and behavioural adaptations, collectively referred to as island syndromes, through convergent evolution. This thesis aims to provide an overview of selected island syndromes that have been detected in a large group of vertebrates typically inhabiting islands, the birds (*Aves*). Attention is paid to body size, wing length and associated flightlessness, as well as changes in life strategies (life span, offspring care, clutch size and egg size), antipredatory behaviour and island tameness, and finally the relationship between the above-mentioned island syndromes and the extinction of island species caused by humans and the invasive organisms that accompany them. Factors operating in island environments that may influence the evolution of selected island syndromes are discussed, and it is suggested that reduced predation pressure on islands and an energetic trade-offs between investments in survival, defence and reproduction could be possible keys to explaining the evolution of island syndromes across birds.

Keywords

the pace of life, sexual size dimorphism, growth, survival, extinction, insular syndrome, ecological niche breadth, convergent evolution, insular adaptations

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Ostrovy.....	2
2.1 Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie.....	2
2.2 Ostrovní biogeografie.....	3
2.2.1 Ostrovní evoluce.....	4
2.2.2 Hotspoty biodiverzity.....	5
2.2.3 Endemismus.....	6
2.3 Subtypy ostrovů.....	6
3 Ostrovní druhy a ostrovní syndrom.....	7
3.1 Velikost těla.....	8
3.1.1 Hypotézy ovlivňující velikost těla na ostrovech.....	9
3.2 Délka křídel a ztráta schopnosti letu.....	11
3.2.1 Hypotézy ovlivňující délku křídel a ztrátu schopnosti letu na ostrovech.....	12
3.3 Životní strategie.....	14
3.3.1 Velikost snůšky, doba dožití a přežívání.....	15
3.3.2 Velikost vajec.....	17
3.3.3 Doba inkubace, růst a vývoj, péče o potomky.....	18
3.3.4 Mimopárová paternita.....	19
3.4 Ostrovní naivita a ohrožení ostrovních druhů.....	20
4 Závěr.....	22
5 Reference.....	23

1 Úvod

Na ostrovy je v rámci ekologie nahlíženo jako na unikátní prostředí. Od běžných habitatů se liší v mnoha ohledech. Pravděpodobně nejvýznamnějším z nich je izolovanost ostrovů, se kterou se pojí další evoluční a ekologické prvky. Díky své izolovanosti mohou ostrovy sloužit jako vhodný model ke zkoumání dynamiky ekosystémů, společenstev a také jednotlivých organismů, které se na ostrově vyskytují. Proto jsou ostrovy právem označovány jako přírodní laboratoře (Whittaker et al., 2017).

U ostrovních druhů sledujeme vznik specifických a unikátních adaptací, souhrnně tzv. ostrovních syndromů, které se vyvíjejí v rámci nepříbuzných fylogenetických linií. Jedná se o morfologické, fyziologické a behaviorální změny, které se vyvinuly pro lepší přizpůsobení ostrovním podmínkám. Díky konvergentní evoluci sledujeme ostrovní syndromy globálně v ostrovních prostředích (Cibois *et al.* 2019; Gaspar *et al.* 2020). Stejně tak se ostrovní syndromy vyskytují napříč fylogenezí živočichů.

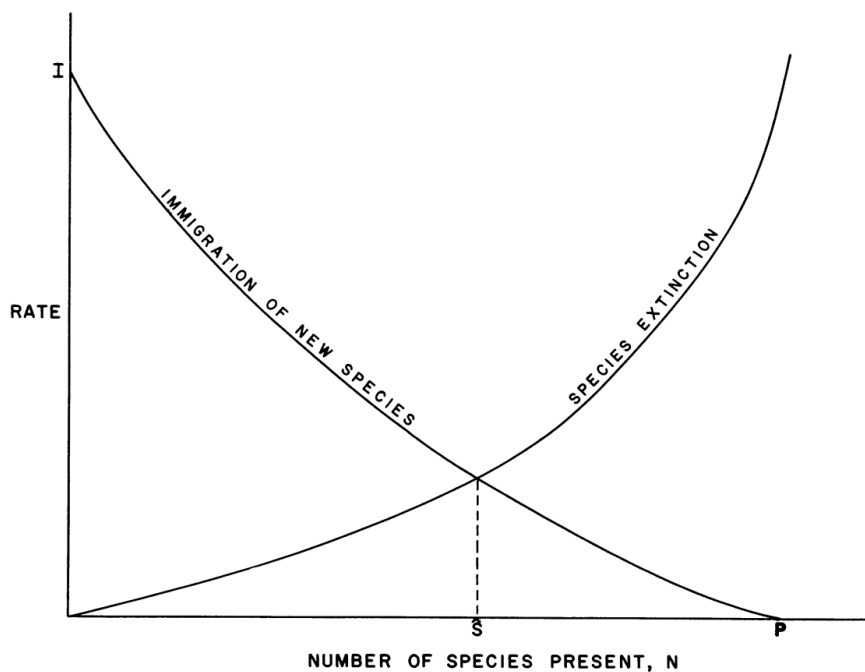
V rámci specifických ostrovních podmínek, které na ostrovní druhy působí, má zásadní vliv pravděpodobně predace a kompromisy (trade-offs) úspory energie (McNab 1994; Blumstein & Daniel 2005). Predační tlak je na ostrovech nižší až nulový, a tak druhy často ztratily adaptace, které napomáhaly k úniku před predátorem. Právě kvůli ztrátám antipredačních adaptací jsou ptačí ostrovní druhy velmi často ohrožené, nebo podléhají extinkci, protože při příchodu či zavlečení nového nepůvodního predátora na ostrov nejsou schopny vhodně reagovat.

Cílem této práce je podat souhrn o dosavadních poznatcích týkajících se specifických ostrovních adaptací u ptáků (*Aves*) se zaměřením na morfologické, behaviorální a fyziologické znaky, tedy pokusit se identifikovat typické změny, ke kterým dochází u ostrovních taxonů (tzv. ostrovní či insulární syndromy) a jejich důsledky pro evoluci ptačích životních strategií. Věnovat se budu především změně velikosti těla a schopnosti letu, síle pohlavního výběru, antipredačnímu chování a ostrovní naivitě s jejími důsledky na populační trendy, extinkci.

2 Ostrovy

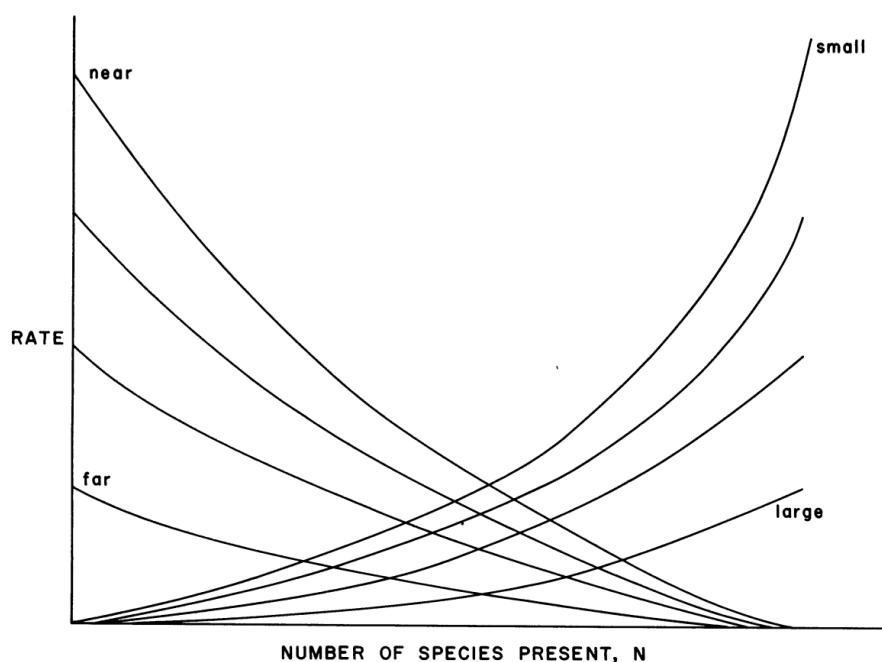
2.1 Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie

I když jsou ostrovy stejně dynamickým prostředím, jako kterýkoliv jiný systém, jako celek je ostrov přirozeně udržován v určité rovnováze. Tuto rovnováhu jako první popsali MacArthur & Wilson (1963). Jejich *Rovnovážná teorie ostrovní biogeografie* (*The theory of Island Biogeography*) položila základy pro další zkoumání ostrovů. *Rovnovážný model* (*Equilibrium model*, viz Obr. 1) znázorňuje, jak je počet druhů na jednom ostrově ovlivňován imigrací a extinkcí. Míra imigrace nových druhů klesá se zvyšujícím se počtem druhů přítomných na ostrově, protože zároveň s imigrací klesá i šance, že se nový druh dokáže uchytit. Hlavním důvodem je to, že ekologické niky, které by nový imigrant využíval, jsou již obsazeny přítomnými druhy. Míra extinkce se naopak zvyšuje spolu s rostoucím počtem druhů, protože se zvyšuje šance, že některé druhy mohou vymizet. Rovnováha mezi imigrací a extinkcí druhů nastává v bodě \hat{S} .



Obr. 1 Rovnovážný model vyjadřuje závislost počtu ostrovních druhů na míře imigrace a extinkce. Bod I = 100% míra imigrace, bod P = na ostrově se nachází všechny druhy přítomné v kolonizačním zdroji (žádný nový druh se na ostrov nedostane), bod \hat{S} = rovnovážný bod (převzato, MacArthur & Wilson, 1963)

Pokud tento *Rovnovážný model* rozšíříme na více ostrovů, které mají různou velikost a různou vzdálenost od pevniny, vznikne následující závislost (viz Obr. 2).



Obr. 2 Rozšířený model rovnovážné teorie, který zahrnuje vzdálenost a velikost ostrova (převzato, MacArthur & Wilson, 1963)

Tento model ukazuje vliv vzdálenosti (izolovanosti) a velikosti (plochy) ostrova na počet přítomných druhů. U vzdálenějšího ostrova je menší šance, že bude osídlen novým druhem než u ostrova, který se nachází blíže kolonizačnímu zdroji. Spolu s rostoucí velikostí ostrova se snižuje šance extinkce přítomných druhů. Počet druhů na ostrově, který se nachází daleko od zdroje kolonizace, poroste rychleji, čím je plocha ostrova větší. Vysvětlením je úvaha, kdy se spolu s plochou ostrova zvětšuje šance, že na něj přijde nový druh, který zde dokáže přežít. Na ostrovy se stále náhodně dostávají jedinci různých pevninských druhů, ale jen některým se podaří založit životaschopnou ostrovní populaci. Model ukazuje i další závislosti: snížením počtu druhů v kolonizačním zdroji se sníží i konečný počet druhů na ostrově, s menší plochou ostrova (nebo dalšími faktory, které ovlivňují mortalitu např. drsnější prostředí) bude počet druhů usídlených na ostrově klesat.

2.2 Ostrovní biogeografie

Model *Rovnovážné teorie ostrovní biogeografie* (MacArthur & Wilson 1963) se opírá pouze o dvě proměnné (velikost ostrova a izolaci) a zanedbává další faktory, které mezi pevninou a ostrovy liší. S omezenou plochou ostrova souvisí omezené zdroje. Pro udržení stabilní populace je potřebné dostatečné množství zdrojů. Omezení (constraint) zdrojů může vyžadovat určitou míru přizpůsobení druhů, které se na ostrovech usadí. Tím může docházet k selekci jedinců, kteří umí využít dostupné zdroje na maximum a se získanou energií následně hospodařit co nejefektivněji.

Dalším z rozdílných faktorů oproti pevnině je snížená míra predace. Na ostrovech je očekáván menší počet druhů (MacArthur & Wilson 1963) a tím tedy i menší počet druhů predátorů, což způsobuje nižší predací tlak. Predace sama o sobě funguje jako silný selekční faktor (Palkovacs 2003). Snížení predace přispívá k modifikacím a adaptacím, které se na ostrovech vyskytují a kterými se tato práce následně zabývá (například změna velikosti těla, vyšší výskyt nelétavých druhů, dlouhověkost, viz dále).

S rostoucí plochou ostrova roste i velikost populace. Na rozdíl od pevniny, je velikost ostrovních populací limitována plochou ostrova (Whittaker & Fernández-Palacios 2007), a proto pozorujeme vysokou populační hustotu. Ta vyúsťuje ve větší mezidruhovou, ale i vnitrodruhovou konkurenci (Bengtsson 1991; Clegg & Owens 2002). Tato kompetice spolu s absencí druhů, se kterými se ostrovní kolonizátoři na pevnině vyskytovaly sympatricky, může směřovat k posunu niky (MacArthur *et al.* 1972). Ostrovní druhy tak mohou rozšířit využívání zdrojů, které pro ně na pevnině nebyly nedostupné, protože byly okupovány jinými liniemi živočichů (Grant 1965).

2.2.1 Ostrovní evoluce

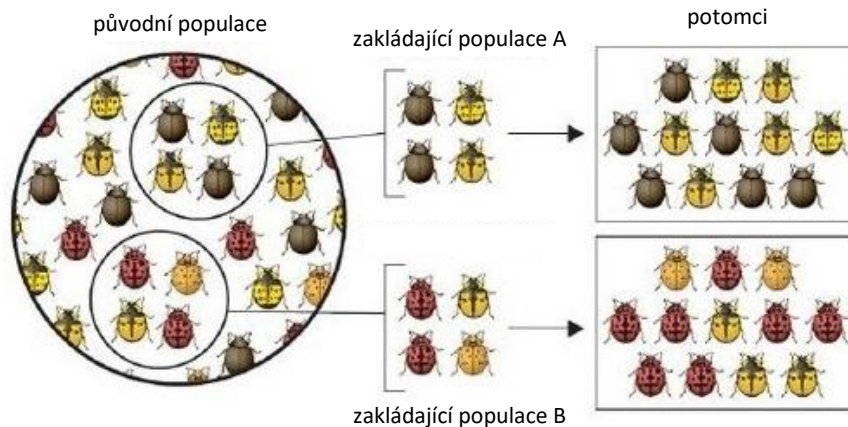
Populace, které se na ostrovech usadí čelí omezením i z hlediska genetické variability (Clegg *et al.* 2002). Vztahují se na ně totiž stejné faktory, jako na malé populace, které se vyskytují na pevnině. Nejen na pevnině se tyto vývojové faktory projevují například po přírodních katastrofách (povodně, tsunami, zemětřesení, požáry, nemoci atd.), kdy velká část populace vymře a druh obnovuje svoji populaci z omezeného množství jedinců. Nové populace jsou často velmi malé, mají nízkou genetickou diverzitu, jsou náchylné ke genetickému driftu (viz dále) a také zvýšené míře inbreedingu (příbuzenské plemenitby). Osídlováním ostrova novými druhy obnáší vývoj a evoluci v novém prostředí.

Genetický drift

Jedním z evolučních procesů, které v rámci malých (a tedy i ostrovních) populací probíhají, je genetický drift (Barton 1996). Jedná se o náhodnou změnu frekvence alel (varianty genu) v populaci (Masel 2011). Některé z alel mohou v dané populaci úplně vymizet, což sníží genetickou variabilitu. Změna frekvence se může týkat i těch alel, které byly v původní populaci vzácné, ale díky genetickému driftu se zvýšilo jejich zastoupení a následně se tak mohly uchytit, případně i zafixovat.

V rámci genetického driftu rozlišujeme **efekt hrdla lahve** a **efekt zakladatele**. Efekt hrdla lahve (*bottleneck-effect*, Nei *et al.*, 1975) nastává, pokud se velikost populace velmi výrazně zredukuje během krátké doby (např. přírodní katastrofy), čímž ztratí genetickou variabilitu. Nezávisle na selekci se tak změní frekvence alel v populaci. Ztráta alel závisí na tom, jak je „úzké hrdlo lahve,“ kterým prochází populace v době redukce. Spolu s tím se v populacích snižuje i heterozygotnost (Hundertmark & van Daele 2010). Míra snížení heterozygotnosti závisí nejen na míře „zúžení lahve,“ ale také na rychlosti růstu populace po redukci. Rozdíl je v tom, že úzké místo eliminuje mnoho alel s nízkou frekvencí, zatímco zbývající alely existují ve střední genové frekvenci. Druhým efektem, který ovlivňuje genetickou variabilitu je efekt zakladatele. Tento efekt (viz Obr. 3) nastává po odštěpení malé skupiny

od původní populace, která následně vytvoří populaci novou (Mayr 1942; Clegg *et al.* 2002). Nově zakládající skupina vůbec nebude reprezentovat rozložení alel z původní populace, protože se jedná o náhodně vybrané zástupce. V nově ustálené populaci se tak mohou opět projevit alely, které byly původně jen velmi vzácné. Alely zakladatelů tak ovlivní další vývoj a po určité době se mohou úplně odlišit od původní populace, čímž vytvoří nový druh (speciace).



Obr. 3 Schématické znázornění efektu zakladatele (převzato, upraveno, <https://i.pinimg.com/736x/45/2e/09/452e096dc198ffb187f368c2344aa05b.jpg>)

Je tedy zřejmé, že pokud se na ostrov dostane živočich z pevniny, bude vystaven neznámým podmínkám a bude se tak muset přizpůsobit novému prostředí. Nejčastější adaptace vznikají v návaznosti na výše zmiňované faktory a evoluční procesy, které na ostrovech působí spolu s přírodním i pohlavním výběrem. Všechny tyto prvky (včetně specifických ostrovních podmínek) jsou důležité v rámci speciace (vzniku nových druhů) na ostrovech.

2.2.2 Hotspoty biodiverzity

Ostrovy se stávají tzv. *hotspoty biodiverzity*. Jedná se o pojem popisující vysokou koncentraci endemických druhů na izolovaných ostrovech (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Tyto druhy jsou na podmínky konkrétního ostrova perfektně přizpůsobené. Tento jev je často zkoumaný právě na ptácích (*Aves*), protože je jedná o velmi diverzifikovanou a disperzní skupinu. Speciace je dobře pozorovatelná na ostrovech např. v jihovýchodní Asii (Kessler & Shnerb 2015; Huang *et al.* 2021).

Ukazuje se, že 44 % druhů cévnatých rostlin a 35 % všech druhů čtyř obratlovcích skupin (savci, ptáci, plazi, obojživelníci) se vyskytuje ve 25 vybraných oblastech hotspotů, které pokrývají pouze 1,4 % povrchu souše na Zemi (Myers *et al.* 2000). V rámci těchto 25 hotspotů se vyskytují jak opravdové ostrovy (např. Karibské ostrovy, Filipíny, oblast Indonésie, Mikronésie a Polynésie, Nový Zéland), tak ostrovní ekosystémy (např. Kapská květenná říše, jihozápadní Austrálie, Kavkazská oblast; vysvětlení viz kapitola 2.4 Subtypy ostrovů).

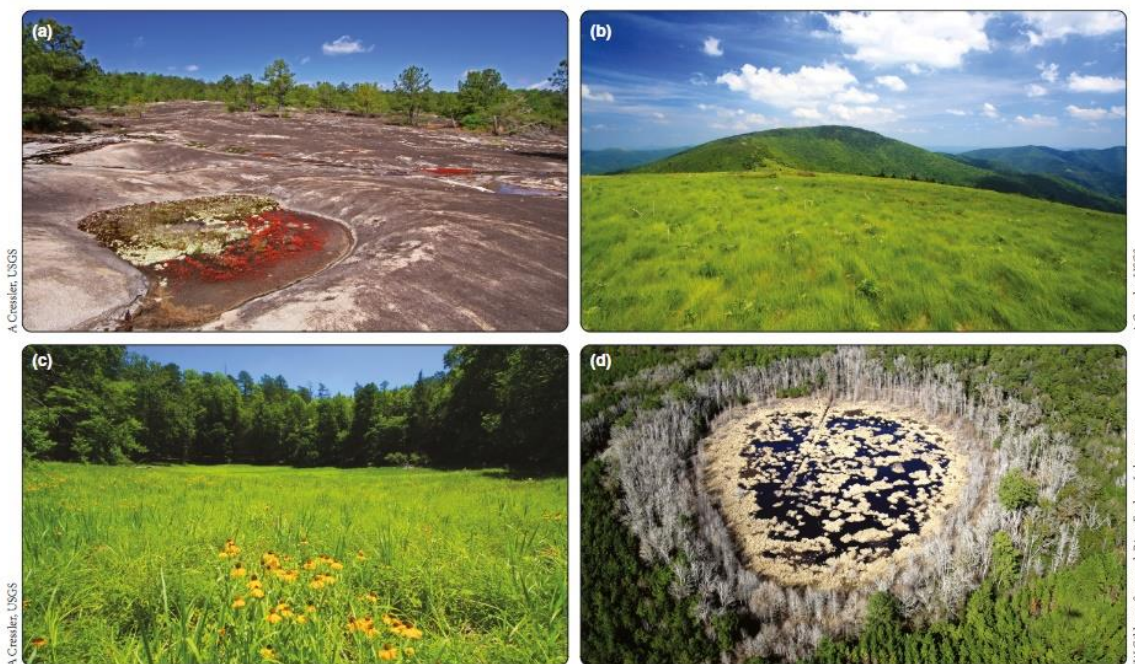
2.2.3 Endemismus

Počet endemických druhů na ostrově roste s velikostí ostrova, jeho izolovaností a také topografickou variabilitou (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Právě tyto unikátní endemické druhy bývají často velmi ohrožené disturbancí prostředí. Důsledků může být mnoho – od změny klimatu, zvedání hladiny moře, přes úbytek přirozené potravy, zavlečení invazních druhů nebo predátorů, až po antropogenní vlivy (Myers *et al.* 2000; Kier *et al.* 2009). Pokud uvažujeme jen ptáky vyhynulé od roku 1800, téměř 80 % vyhubených druhů, pochází z oblastí hotspotů a ostrovů (Myers *et al.* 2000). Takto velká mortalita bude způsobena pravděpodobně v důsledku specifických insulárních syndromů (pomalé rozmnožování, malá snůška, delší doba dožití), kterými se má práce následně zabývat. Přibližně polovina z 20 oblastí bohatých na endemismus jsou ostrovy (Kier *et al.* 2009). Ostrovy se tak chovají jako globální centra endemických druhů, což ukazuje jejich důležitost a také nutnost ochrany tamní flory a fauny v rámci ekosystému.

2.3 Subtypy ostrovů

Základní koncept položili MacArthur & Wilson (1963) – ostrov je izolovaná pevnina, která je obklopená vodou (dále nazývány jako opravdové ostrovy – z anglického true islands). Postupem času se pojem ostrov rozšiřoval, až získal další význam. Nyní ostrovem můžeme označit prostředí dvou lokalit stejného typu, které jsou od sebe oddělené lokalitou typu silně odlišného. Jednotná a jednoznačná definice ostrovů neexistuje a často se různé verze liší napříč publikacemi. Jako velikostní měřítko se používá ostrov Nová Guinea (Whittaker & Fernández-Palacios 2007), který je z biogeografického hlediska považován za největší ostrov. Díky tomuto měřítku je tak z ostrovů vyloučena třeba Austrálie, nebo Grónsko, které svojí rozlohou Novou Guineu převyšují. Často je hranice ve velikosti ostrova mnohem menší a zahrnuje jen menší ostrovy. Příkladem takových systémů může být Réunion, Mauricius, ale i Kanárské ostrovy, Havajské ostrovy, nebo Galapágy.

O ostrovech nemusíme mluvit striktně jako o pevnině obklopené vodou – ostrovem je podle obecnější definice i samostatně stojící strom obklopený loukou. Mezi takové netradiční ostrovní habitaty můžeme zařadit i jeskyni, hlubokomořský příkop obklopený mělčinami, nebo tzv. sky islands, vysoké hory obklopené nížinnými biotopy (McCormack *et al.* 2009). Dalšími mohou být oázy v poušti, nebo jezero obklopené pevninou. Obecně můžeme tyto biotopy označit jako *ostrovům podobné systémy* (volný překlad z anglického spojení island-like systems), *ostrovní ekosystémy* nebo *ostrovní habitaty* (viz Obr. 4). Ostrovní ekosystémy tedy představují vysoce fragmentovaná stanoviště (tj. mnoho malých a izolovaných oblastí na rozdíl od velkých, geograficky souvislých stanovišť) (Cartwright 2019). Bariéry mezi stanovišti omezují šíření organismů a oddělují populace, což může vést až ke genetickému driftu (He & Jiang 2014). Přestože i pro tyto netypické ostrovy platí výše zmiňované faktory (včetně *Rovnovážné teorie ostrovní biogeografie*, Cartwright, 2019; Warren *et al.*, 2015) bude se tato práce zabývat jen pravými ostrovy (true islands).



Obr. 4 Příklady ostrovních ekosystémů (převzato, Cartwright, 2019)

Pravé ostrovy dělí Whittaker & Fernández-Palacios (2007) na několik dalších typů: (1) *oceánské ostrovy* (např. Havajské ostrovy, souostroví Galapágy, nebo Kanárské ostrovy), které nikdy nebyly spojeny s pevninou a jsou zformovány v oceánech pomocí pohybů tektonických desek, (2) *kontinentální fragmenty* (např. Nová Kaledonie), což jsou ostrovy v rámci oceánů, ale z hlediska jejich původu se jedná o části kontinentu, (3) *kontinentální šelfové ostrovy* (Britské ostrovy, Jáva, Sumatra, Borneo, Kuba), které byly ve čtvrtohorních dobách ledových spojené s pevninou pomocí pevninských mostů (4) nakonec *ostrovy obklopené sladkou vodou* (Královský ostrov na Hořejším jezeře, ostrov Gurupá v deltě Amazonky), které najdeme například na řekách nebo na jezerech. V rámci pravých ostrovů se tato práce bude zabývat ostrovy oceánskými. Právě na tomto typu pravých ostrovů můžeme poměrně jednoduše definovat jejich vlastnosti (jako např. plocha, míra izolace, stáří ostrova, nebo počet druhů), a tak poskytují vhodné předměty pro studium. Ostrovní syndromy očekáváme na oceánských ostrovech, kde druhy v průběhu své evoluce nebyly ovlivňovány změnami podmínek, které se odehrávaly na pevnině (na rozdíl od kontinentálních šelfových ostrovů, které jsou interakcí s pevninou charakteristické).

3 Ostrovní druhy a ostrovní syndrom

Pojem *ostrovní syndrom* (island syndrome) obecně popisuje morfologické, fyziologické, behaviorální a ekologické změny, které nastávají u ostrovních druhů ve srovnání s těmi pevninskými. Tyto změny jsou způsobeny specifickými podmínkami ostrovního prostředí (malá druhová diversita společenstev, nízká míra prevalence parazitů, nízká míra predace). Mezi takové změny můžeme zahrnout u ptáků odlišnou velikost těla, odlišnou velikost křídel, ztrátu schopnosti letu a posuny a změny v rámci životních strategií. Společnými důvody, které ovlivňují vznik a vývoj těchto ostrovních syndromů, se

tato práce bude zabývat dále. Tyto změny se u ostrovních druhů projevují globálně a napříč fylogenezí, proto lze usoudit, že se jedná o adaptace, vzniklé konvergentně v podobných podmínkách.

3.1 Velikost těla

Velikost ptačího těla patří k jedné z nejnápadnějších morfologických proměn, které u obratlovců souvisí s jejich životem na ostrovech. V anglické literatuře se, v souvislosti se změnou velikosti těla na ostrovech, setkáme s pojmem *island rule* neboli *ostrovní pravidlo*. Ostrovní pravidlo (*island rule*) poprvé definoval van Valen (1973), který ve své práci uvádí: „pravidelný vývoj velikosti těla savců na ostrovech je mimořádným jevem, který, jak se zdá, má méně výjimek než jakékoli jiné ekotypické pravidlo u zvířat“ (str. 35, volný překlad). Navázal tak na práci Granta (1968), který tento trend již dříve pozoroval u ptáků. Ovšem ostrovní pravidlo bylo zkoumáno především u savců (Lomolino 2005; Meiri *et al.* 2007) a v rámci ostatních skupin obratlovců (např. ptáků) mu nebyla věnována adekvátní pozornost (Clegg & Owens 2002). Pojmem *island rule* popisuje Lomolino (2005) zmenšování celkové velikosti těla na ostrovech u druhů, jejichž kontinentální předek byl relativně velký. Naopak linie, které měly malou tělesnou velikost se na ostrovech relativně zvětšují. Jedná se o univerzální pravidlo, které se vztahuje na širokou škálu organismů vyskytujících se na ostrovech. Ostrovní obyvatelé tak směřují k určité střední ideální velikosti, která je pro život na ostrově nejvýhodnější (Clegg & Owens 2002).

Některé formy živočichů dosahují (nebo dosahovaly) extrémních velikostí na obou stranách spektra. Ostrovní nanismus (*island dwarfism*) se vyskytoval z větší míry především u savců, protože se často jednalo o původně velké formy, které se na ostrovech zmenšovaly. Příkladem může být mamut *Mammuthus creticus* (*Elephantidae*) pocházející z Korsiky dorůstající přibližně 1 m (Larramendi 2015), nebo liška ostrovní (*Urocyon littoralis*), která obývá ostrovy Channel Islands u pobřeží Kalifornie (Gilbert *et al.* 1990). Ovšem u savců existují i doklady o ostrovním gigantismu, kde zvětšování těla bylo časté u ostrovních hlodavců. Z takových zástupců můžeme uvést například již vyhynulou myš tenerifskou (*Canariomys bravoii*), nebo krysou běloocasou (*Paruromys dominator*), která je žijícím zástupcem fauny na ostrově Sulawesi. (Downing *et al.* 1998; Rando *et al.* 2014).

Ovšem u ptáků, protože se jedná spíše o malé formy, mírně na ostrovech převládá trend ke zvětšování těla (viz Obr. 5). Největší známé druhy ptáků, před jejich vyhubením, žily právě na ostrovech. Příkladem může být řád moa (*Dinornithiformes*) z Nového Zélandu a rod *Aepyornis* (*Aepyornithidae*) pocházející z Madagaskaru. Tito obrovští ptáci v ostrovním ekosystému přebírali roli velkých savců (především býložravců), kteří zde chyběli. V porovnání s pevninskými příbuznými nalézáme větší těla i u některých zástupců holubovitých (*Columbidae*) - dronte mauricijský (*Raphus cucullatus*) z ostrova Mauricius a dronte samotářský (*Pezophaps solitaria*) ze sousedního Rodriguesu. Trend zvětšování těla je dobře pozorovatelný i v současnosti. Příkladem mohou být ostrovní druhy chřástalovitých (*Rallidae*), kteří jsou typickými obyvateli ostrovů v oblasti Indonésie a Atlantického

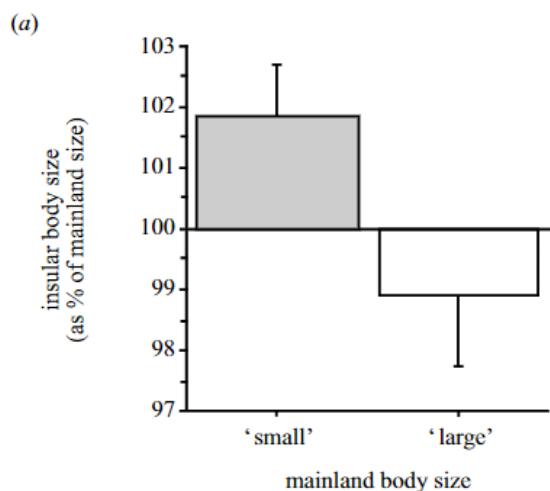
oceánu, ale vyskytují se i na Novém Zélandu (Gaspar *et al.* 2020). Zástupcem této čeledi je slípka takahe (*Porphyrio hochstetteri*), či chřástal weka (*Gallirallus australis*), oba z Nového Zélandu. Nový Zéland byl vhodným prostředím k tomu, aby se na něm mohly vyvinout (mimo jiné) i takto velké formy. Zvětšování ptačích těl můžeme pozorovat například i u kruhočka *Zosterops lateralis chlorocephalus*, který žije na ostrovech poblíž severní Austrálie (Frentiu *et al.* 2007).

3.1.1 Hypotézy ovlivňující velikost těla na ostrovech

Ostrovni trendy ve změně velikosti těla ptáků ovlivňuje kombinace mnoha evolučních, ekologických a historicko-biogeografických procesů, které na ostrovech působí. Jedním z možných vysvětlení odlišné velikosti těla na ostrovech a „ostrovního pravidla“ (viz výše) by mohl být snížený predanční tlak (Palkovacs 2003). Pokud obecně malí živočichové unikají predaci tím, že se schovají, selekce upřednostňuje malé tělesné rozměry. Alternativně lze riziko predace snížit útekem nebo bojem, přičemž selekce pak upřednostňuje velké tělesné rozměry a v evolučním čase dochází ke zvětšení velikosti. Na ostrovech, kde je predanční tlak nízký, bude u první skupiny docházet ke zvětšení tělesné velikosti a u druhé skupiny ke zmenšení.

Úspora a efektivita využití energie jsou dalším možným faktorem, který pravděpodobně ovlivňuje velikost těla na ostrovech (spolu se sníženou predací) (Clegg & Owens 2002; Robinson-Wolrath & Owens 2003). Pokud by predace byla na ostrovech stále přítomná, ke změnám ve velikosti těla by nedocházelo, protože by tak ostrovni druhy ztratily adaptaci, která zajišťovala nižší míru mortality způsobenou predací. V důsledku nižší predace tak malé druhy ptáků na ostrovech zvětšují svou velikost těla, aby zredukovaly náklady, které byly spojené s udržováním malých tělesných rozměrů. Naopak velcí ptáci, budou svá těla zmenšovat, aby snížili energetické nároky, které jsou spojené s velkým tělem.

Z energetického hlediska se dá předpokládat, že vliv na velikost těla na ostrovech bude mít i dostupnost zdrojů, které jsou limitované omezenou plochou ostrova (Scott *et al.* 2003). Rozhodující bude i samotný přístup k takovým zdrojům. Na množství zdrojů jedince má vliv velikost jeho teritoria. Významnou roli bude hrát i vnitrodruhové postavení a dominance jednotlivců (Robinson-Wolrath & Owens 2003). A právě i energetická omezení (constraints), která se s omezenými zdroji pojí, mohou být důležitým faktorem, který vede ke změně velikosti těla na ostrovech.



Obr. 5 Vztah mezi velikostí těla pevninských forem a relativní velikostí těla ostrovních forem ptáků napříč fylogenezí (kromě rorýsovitých, mořských druhů ptáků a nelétavých druhů), kde „small“ a „large“ označují velikosti menší a větší než střední velikost těla. (Clegg & Owens 2002)

Obecné vysvětlení evolučních trendů ve velikosti těla ostrovních taxonů předkládá Palkovacs (2003). Na ostrově, kde jsou zdroje limitujícím faktorem, lze podle Palkovacs (2003) předpokládat: (1) sníženou rychlost individuálního růstu; (2) vyšší věk při dosažení dospělosti; (3) redukci ve velikosti těla; (4) sníženou hustotu populace. Naopak na ostrovech, kde hlavním působícím faktorem je snížení úmrtnosti (malá míra predace) povede ostrovní život k: (1) pozdějšímu dospívání; (2) větší velikosti těla; (3) snížené plodnosti odrážející se buď v počtu nebo ve velikosti potomků; (4) zvýšené hustotě populace. Z toho, především pro velikost těla, jasně vyplývá, že při limitaci zdroji bude tělo menší a při snížené mortalitě (kterou může způsobit nižší predací tlak) bude velikost těla dosahovat větších rozměrů (Palkovacs 2003). Určité potvrzení vlivu predací tlaku lze vidět v průběhu kolonizace ostrovů – v počátečních fázích malé druhy ptáků dosahují větších tělesných rozměrů tím, že rostou pomaleji avšak po delší období růstu, což je usnadněno právě prostředím s nízkým výskytem predátorů (Sandvig et al. 2019). To následně vede k produkci větších a silnějších potomků. V dalších generacích se celková velikost těla u takovýchto druhů zvětšuje směrem k optimální velikosti.

Pro limitaci zdroji je zásadní i plocha ostrova. S větší plochou ostrova roste počet zdrojů a jak bylo dokázáno, tak i velikost ptačího těla (Boyer & Jetz 2010). Velikost těla avifauny tichomořských ostrovů byla, před příchodem a zásahem člověka, geograficky jasně strukturována. Velké ptačí druhy se vyskytovaly na velkých ostrovech jako například Nový Zéland, nebo Nová Kaledonie. Malé ostrovy (například Markézy nebo Hendersonův ostrov) hostily druhy ptáků malé tělesné velikosti. Po zásahu člověka mnoho ptačích druhů vyhynulo trend již není tak jasně patrný. Čím větší je plocha ostrova, tím existuje větší šance, že zde bude více zdrojů k uživení větší populace (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Větší velikost populace na omezeném ostrovním prostředí znamená vyšší populační hustotu daného druhu. Spolu s tím se začnou teritoria jedinců vzájemně překrývat, což by mělo vyústit ve vyšší míru vnitrodruhové kompetice (Clegg & Owens 2002). V rámci kompetice budou úspěšnější jedinci, kteří jsou dominantnější, a protože dominance roste s velikostí těla (Robinson-Wolrath & Owens 2003), budou to ti, kteří dosahují větších velikostí. Zvětšování těla na ostrovech tak může souviset i s vnitrodruhovou kompeticí. V prostředích, které mají omezené množství zdrojů, přináší dominance výhodu například v přednostním přístupu k potravě a tím i lepšímu využití dostupných zdrojů energie. Tento faktor dominance byl prokázán pouze pro ostrovní pěvce, kteří svá těla na ostrovech zvětšují a pro zmenšující se formy důkazy chybí. U velkých druhů, kteří velikost těla na ostrovech zmenšují, se může jednat o selekci ke snížení energetických nároků, které jsou s velkým tělem spojené (Clegg & Owens 2002; Palkovacs 2003; Sandvig et al. 2019).

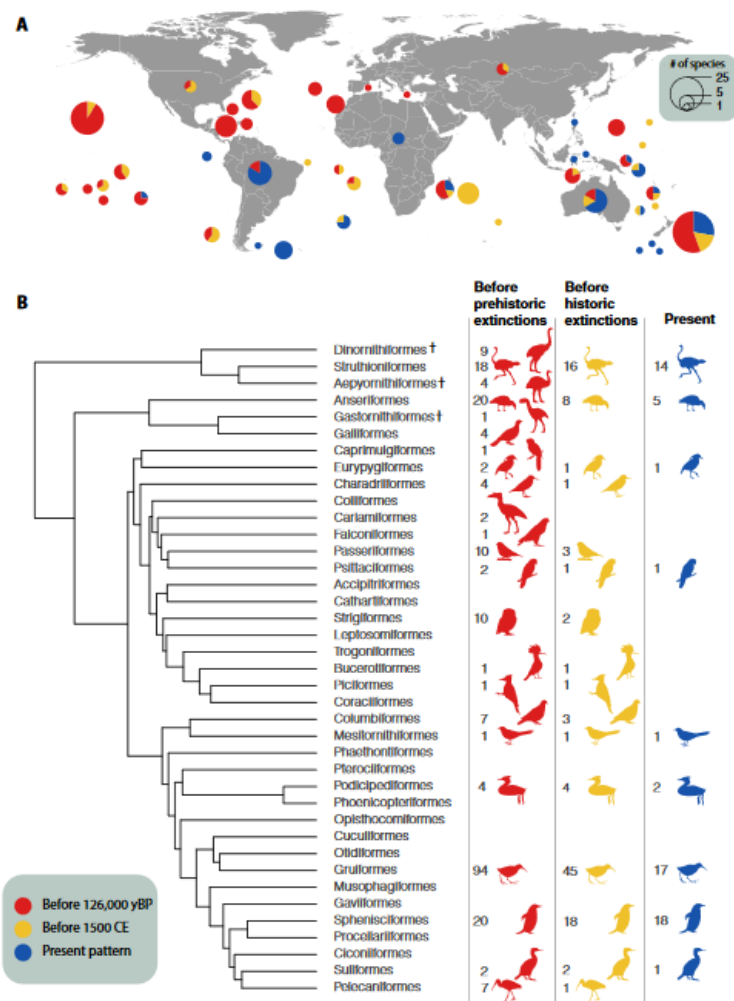
Podle dostupných zdrojů a pozorování je tedy velmi pravděpodobné, že změna velikosti těla na ostrovech bude ovlivněna jak odlišnou mírou predace, tak i selekcí k nízkým energetickým výdejům.

3.2 Délka křídel a ztráta schopnosti letu

Morfologickou proměnou, která je v souvislosti s životem na ostrovech často zkoumána, je tvar a velikost ptačích křídel. S tím se pojí i morfologie létacího aparátu a schopnost letu. Oproti pevninským druhům, mají ostrovní formy kratší křídla a častěji u nich můžeme pozorovat ztrátu schopnosti letu (McNab 1994; Wright *et al.* 2016). V souvislosti se změnami předních končetin naznačují některé studie také morfologickou změnu zadních končetin u ptáků, a to právě v souvislosti s ostrovy (Wright & Steadman 2012).

Podobné trendy v nelétavosti a zkracování končetin můžeme pozorovat napříč živočišnou i rostlinnou říší. Ekvivalentem redukce křídel u živočichů je u rostlin ztráta morfologických znaků, které napomáhají semenům k větší disperzi (Diamond 1981). Mezi takové morfologické znaky můžeme zařadit chmýr, blanité lemy, různé trichomy nebo vlasovité útvary. Redukce schopnosti letu se projevuje i u dalších ostrovních skupin organismů. Hmyz ztrácí schopnost disperze pomocí křídel z podobných důvodů, jako rostliny. Povětrnostní podmínky na ostrovech by mohly tyto organismy zanést nad moře, kde nejsou schopni přežít, proto je pro ně výhodnější křídla úplně redukovat. Příkladem je i ohrožená strašilka *Dryococelus australis* (Phasmatodea) žijící na holém skalnatém ostrově Ball's Pyramid, poblíž Austrálie (Honan 2008). Hmyz si tuto adaptaci ke ztrátě křídel a následné nelétavosti vyvinul během evoluce dokonce vícekrát než ptáci (Roff 1990). V rámci obratlovců nalezneme na ostrovech i další zástupce, kteří mají vyvinutou úplnou nebo alespoň částečnou nelétavost. Například mystacina novozélandská (*Mystacina tuberculata*) z řádu letounů (*Chiroptera*) má vyvinutou adaptaci nejen k letu, ale také k pohybu po zemi na čtyřech končetinách, kde využívá neobsazenou niku (na Novém Zélandu se nevyskytují původní zemní savci). Trend nelétavosti se vyskytuje i napříč fylogenezí ptáků (viz Obr. 6). Až na určité pevninské druhy, které svou ztrátu schopnosti letu kompenzují jinými adaptacemi¹, je zřejmé, že trend nelétavosti se nachází především na ostrovech (Sayol *et al.* 2020). Z typických ostrovních druhů, které ztratily schopnost letu uvedeme například chřástalovité (*Rallidae*), kiviovité (*Apteryidae*) pocházející z Nového Zélandu, dále schopnost letu ztratil i papoušek kakapo soví (*Strigops habroptila*). Dalšími nelétavými zástupci jsou již vyhynulé husy *Cnemiornis calcitrans* a *Cnemiornis gracilis* z Jižního a ze Severního ostrova, kormorán galapážský (*Nannopterum harrisi*), *Emberiza alcoveri* z Kanárských ostrovů patřící do čeledi strnadovití (*Emberizidae*) a v neposlední řadě již výše zmiňovaný dronte mauricijský (*Raphus cucullatus*) a dronte samotářský (*Pezophaps solitaria*), kteří byli endemickými pro souostroví Maskarény v Indickém oceánu.

¹ Nelétaví pštrosové (*Struthio*) a nanduové (*Rhea*) se predátorům ubrání díky své velikosti a rychlým útekem. Tučňáci (*Sphenisciformes*), kteří také ztratili schopnost letu přestože jsou vystaveni predáčnickému tlaku, jsou přizpůsobeni na únik před predátorem adaptacemi k rychlému plavání.



Obr. 6 Geografická (A) a fylogenetická (B) distribuce nelétavosti v čase (převzato, Sayol et al., 2020)

3.2.1 Hypotézy ovlivňující délku křídel a ztrátu schopnosti letu na ostrovech

Při absenci predátorů se počet jedinců, kteří se vyskytují na ostrově, může volně zvyšovat do doby, kdy je populace omezena pouze zdroji ostrova (McNab 1994). Vyšší vnitrodruhová kompetice by v tomto případě selektovala jedince, kteří mají nižší individuální energetický výdej (Whittaker & Fernández-Palacios 2007; Roulin & Salamin 2010). Klíčem k vysvětlení zkracování křídel a ztráty schopnosti letu na ostrovech by tak mohla být (spolu s nižším predacním tlakem) právě i energetika. Všechny organismy se snaží minimalizovat ztráty energie a optimalizovat svá těla (fyziologicky i morfologicky) k co možná nejefektivnějšímu využití energetických zdrojů (Nagy 1987). Schopnost letu a údržba funkčního letového aparátu jsou energeticky velmi náročné. Let slouží k přemísťování za různými účely – k hledání partnera ke kopulaci, ke shánění potřebných zdrojů, a především jako únikový manévř před predátory (Pomeroy 1990). Ovšem na ostrovech nejsou dlouhá křídla zapotřebí, protože vyšší populační hustoty zajišťují setkávání potenciálních partnerů pro rozmnožování, zdroje jsou poměrně v blízkém dosahu a predátoři na ostrovech chybí, takže z energetického hlediska není výhodné přechovávat si adaptaci jako jsou právě dlouhá křídla vhodná k letu. Zavlčení nepůvodních

predátorů na ostrovy, kde se nachází nelétavé druhy ptáků ukazují, že snížená ostrovní predace má vliv na zkracování křídel a případnou nelétavost. Často pro nelétavou ostrovní avifaunu znamenaly introdukce predátorů až úplné vyhubení druhů (Blackburn *et al.* 2004; Lamelas-López *et al.* 2020).

Dalším možným důvodem zkracování křídel na ostrovech, je pravděpodobně i fakt, že délka křídel je pozitivně závislá na hmotnosti jedince (McCall *et al.* 1998). Čím těžší živočich je, tím větší potřebuje křídla, aby měl dostatečný vztlak, který je nutný k letu. Dlouhá nevyužívaná křídla znamenají zbytečné energetické výdaje, které by museli být kompenzovány zvýšeným příjmem potravy. Ovšem na ostrovech je omezené množství zdrojů, a tak selekce favorizuje ty, kteří mají nižší spotřebu energie. (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). Proto by měl tlak na zkracování křídel působit nejvíce na druhy, které mají velké požadavky na zdroje (velcí endotermové). Spolu se zkracováním křídel pozorujeme na ostrovech i zmenšování letových svalů (*m. pectoralis* a *m. supracoracoideus*), což může ukazovat na souvislost mezi hmotností jedince a úrovní bazálního metabolismu – čím vyšší hmotnost svalů (a těla), tím vyšší bazální metabolismus (McNab 1994). Vyšší hladina bazálního metabolismu vyžaduje větší energetické výdaje k udržení tělesné homeostázy organismu. To ovšem opět znamená, že takoví jedinci budou vyžadovat více zdrojů, a protože jsou zdroje na ostrovech omezené, tak bude energetická selekce působit i proti vyšší hladině bazálního metabolismu.

V souladu s výše uvedeným, bude tato selekce pro co nejnižší individuální energetický výdej velmi silná na malých ostrovech, kde je menší počet zdrojů, menší teritoria a větší vnitrodruhová kompetice (Romano *et al.* 2021). Maximální redukce energetických nákladů je na těchto ostrovech více žádoucí (McNab 1994). To je dokázáno na ostrovních poddruzích **sovy pálené** (*Tyto alba*) (Roulin & Salamin 2010), kdy byl pozorován trend kratších křídel spolu s menší plochou ostrova. Zároveň s tím se křídla zmenšují i s vyšší izolovaností ostrova (Romano *et al.* 2021). Vysvětlení může být v nižší možnosti disperze v rámci ostrova (není potřeba let, stačí chůze) i mimo něj. Takto silně selektované zkracování křídel může vést až k úplné ztrátě schopnosti letu (Wright *et al.* 2016).

Pokud některé druhy ztratí schopnost letu v důsledku zkracování křídel a zároveň mají i vyvinuté větší a delší končetiny, které byly na ostrovech zaznamenány spolu se zkracováním křídel (Wright *et al.* 2016), nemusí to nutně znamenat energetické ztráty. Na ostrovech je totiž míra shánění potravy na zemi (foraging) u ptáků častější, než je tomu u pevninských druhů (Scott *et al.* 2003). S foragingem je spojená vyšší míra terestriální chůze, při které jsou delší nohy výhodnější. Delší končetiny by tak mohly být dalším faktorem, který byl na ostrovech selektován díky zvýšené energetické úspoře organismu (Wright *et al.* 2016).

Právě redukce predace, selekce pro co nejnižší energetický výdej a výše uvedené faktory a závislosti by mohly objasňovat ztrátu schopnosti letu, kterou na ostrovech pozorujeme (McCall *et al.* 1998; McNab 1994; Wright *et al.* 2016). Let je energeticky velmi náročný, takže pokud nepůsobí dostatečně silné selekční tlaky, není třeba schopnost letu zachovávat. Schopnost letu závisí na délce

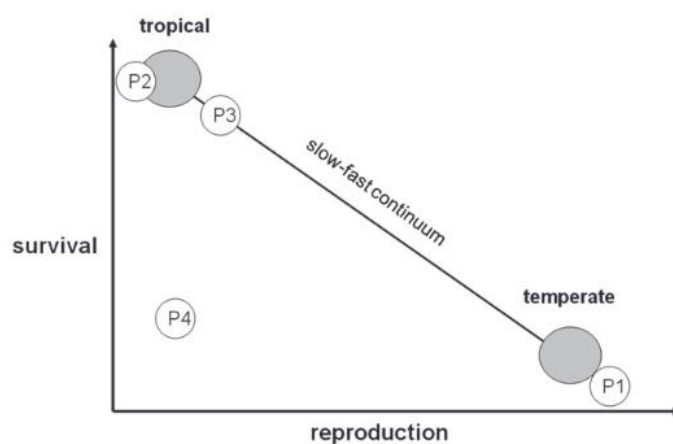
křídel, u kterých také pozorujeme na ostrovech zkracování – se zhoršenou schopností letu, kterou by kratší křídla způsobila, tak stoupá i jeho energetická náročnost (McCall *et al.* 1998). A protože nelétavost působí na ostrovní druhy rovnoměrně napříč taxony a bude ztráta schopnosti letu obecnou ostrovní adaptací.

Ptáci na pevnině si schopnost letu zachovávají, protože je zde predanční tlak stále přítomný. Ztráta schopnosti letu by zde znamenala velmi radikální zvýšení úmrtnosti, protože by druhy ztratily rychlý únikový manévr před predátorem – na pevnině se nevyplatí spořit energii na křídlech a na schopnosti letu. Pokud tedy není vyvíjen dostatečně silný tlak na zachování schopnosti letu (například predací), nebo jsou organismy schopné využít efektivnější řešení než je let (především chůze a běh), otevírá se zde pomyslná cesta, kde ušetřit energii, kterou organismy získávají z omezených ostrovních zdrojů. Úspora energie v kombinaci s nízkým predančním tlakem budou tedy pravděpodobně hlavními faktory, které zkracování křídel a následně i nelétavost na ostrovech ovlivňují.

3.3 Životní strategie

Životní strategie (life history) je soubor vlastností organismu, které v jeho životě ovlivňují distribuci energie mezi přežívání a reprodukci. Živočichové během života musí čelit mnoha energetickým kompromisům (trade-off) právě mezi přežíváním a rozmnožováním. Výsledky těchto kompromisů jsou napříč živočišnou říší velmi rozmanité a přispívají k diverzitě životních strategií. Tento trade-off současně vymezuje životní strategii na ose „rychlosti života“ (viz Obr. 7) (Ricklefs 2000). „Pomalá rychlost života“ (slow-pace-of-life) je charakteristická malou velikostí snůšky, pomalým vývojem a malou reprodukční rychlostí (Ricklefs & Wikelski 2002), které můžeme u ostrovních druhů pozorovat.

Existuje předpoklad, že ostrovní druhy využijí absence predátorů a uvolněného predančního tlaku, takže se budou pomaleji rozmnožovat (což souvisí i s malou velikostí snůšky), budou déle pečovat o své potomky a budou dlouhověcí (McNab & Ellis 2006; Covas 2012). Z těchto faktorů plyne, že se rychlost života u ostrovních druhů posune k „pomalé rychlosti života“ a stane se tak ostrovním syndromem, který mohl vzniknout díky uvolněné predaci. Při investici do rozmnožování snižuje organismus množství energie, které by jinak investoval do přežívání, a tak se zvětšuje riziko mortality případnou



Obr. 7 Osa rychlosti života. Stanoveno pro ptáky žijící v různých zeměpisných šířkách. P1 = ptáci žijící daleko od rovníku ve vysokých zeměpisných šířkách, P2 = tropické druhy ptáků, P3 = tropické druhy ptáků žijící ve vysokých nadmořských výškách, P4 = možný scénář pomalé rychlosti života s nízkým přežíváním dospělců, (převzato, Hille & Cooper, 2015)

predací – organismus nemůže maximalizovat přežívání a reprodukci současně (Hille & Cooper 2015). Živočichové se snaží energii distribuovat mezi výše zmiňované faktory co nejefektivněji vzhledem k podmínkám prostředí a způsobu jejich života.

Slow-pace-of-life (SPOL) pozorujeme na globálně ostrovech a ostrovní trend je přítomný především se zvyšující se latitudou (Covas, 2012; Hille & Cooper, 2015). Na pevnině je SPOL striktně omezeno na rovníkovou oblast, ale i přesto se zde neprojevuje v takové intenzitě jako u ostrovních prostředí, která se nacházejí ve stejné zeměpisné šířce. V oblasti rovníku jsou pro tento trend vhodné podmínky – stálá teplota, malá sezónnost klimatu a také s tím spojená celoroční dostupnost potravy. Vysvětlením, proč pozorujeme SPOL mimo rovník pouze na ostrovech (tedy jako ostrovní syndrom), bude právě predace spolu s energetickým trade-off (Boyer & Jetz 2010). Ostrovní obyvatelé nemusí čelit rozhodnutí, kdy je vhodné, v rámci energetického kompromisu, investovat do rozmnožování a kdy naopak do přežívání, protože žijí v prostředí bez predátorů. Mohou tedy energii směřovat do znaků spojených s rozmnožováním (velikost snůšky, pomalý vývoj atd.), na rozdíl od obyvatel pevniny, kteří stále predaci čelí. Ovšem ostrovní prostředí (jak plochou, tak svými zdroji) omezuje druhy v rychlém množení. Při velké rychlosti rozmnožování by na ostrovech vznikaly velké populace, pro které by zdroje ostrova nebyly dostatečné a druh by tak nebyl schopen přežít (Martin 1987).

Se stoupající zeměpisnou šířkou (latitudou) se podmínky prostředí mění jak na ostrovech, tak i na pevnině. Přestože podmínky pro život na ostrovech ve vyšších latitudách mohou být náročnější, tak je zde volba SPOL strategie stále energeticky výhodnější, než by tomu bylo na pevnině. Na pevnině predací tlak zůstává i ve vyšších zeměpisných šířkách a pevninské druhy tak musí investovat více energie do přežití (mimo uniknutí predaci například i do termoregulace, nebo tvorby energetických zásob na nepříznivé období). Proto pozorujeme SPOL životní strategii globálně napříč ostrovy ve vysoké míře a intenzitě (Boyer & Jetz 2010; Covas 2012; Hille & Cooper 2015).

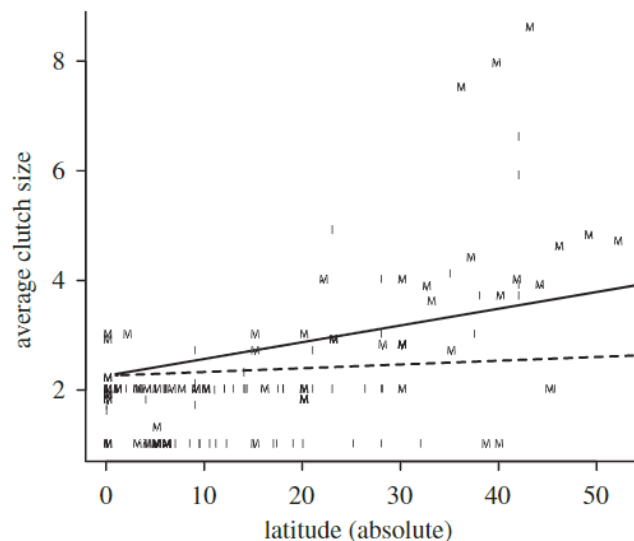
3.3.1 Velikost snůšky, doba dožití a přežívání

Při SPOL strategii jsou charakteristickými znaky mimo jiné i dlouhá doba dožití a malá velikost snůšky (Ricklefs & Wikelski 2002). Právě v rámci SPOL, pozorujeme trend těchto dvou znaků v ostrovních prostředích napříč zeměpisnými šířkami. Díky lepším podmínkám prostředí směrem k rovníku, klesá spolu s latitudou i velikost snůšky (viz Obr. 8) (Covas, 2012) a stoupá doba dožití (viz Obr. 9) (Beauchamp, 2021). Oba tyto trendy jsou opět ovlivněny sníženým predacím tlakem a energetickým kompromisem.

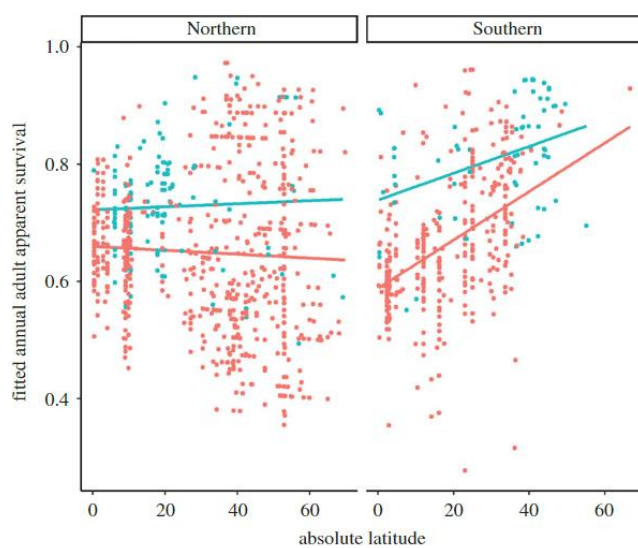
Ve vyšších zeměpisných šířkách, živočichové na pevnině v rámci trade-off mění distribuci energie a na „ose rychlosti života“ se posouvají k rychlému životnímu tempu, pro které je

charakteristický velký počet vajec ve snůšce a nízký věk dožití. S nižším tlakem predace klesá i úroveň mortality. Díky lepšímu přežívání tak mohou ostrovní druhy přeměřovat energii z investice do přežívání (velká velikost snůšky) na faktor rozmnožování (menší velikost snůšky, viz Obr. 8) bez toho, aniž by tak zvýšily riziko mortality. Pevninské druhy právě kvůli tomu produkují větší množství potomků, čímž je zajištěno, že se alespoň část dožije reprodukčního věku. Ovšem na ostrovech nepozorujeme tlak predace, a tak je investice do menší snůšky dostatečná pro přežívání druhu. Na limitované ploše ostrova není žádoucí, aby tyto dlouhověké druhy měly velké množství potomků, protože by si tak rodiče produkovali konkurenty v boji o zdroje ostrova (Blondel *et al.* 1992). Při porovnávání ostrovní péče druhy, které využívaly možnosti helperů v rámci hromadné péče (cooperative breeding), dosahovaly delší doby dožití, protože si jedinci méně konkurovali při hledání zdrojů (Covas 2012). Pro ptáky na ostrovech je tak vhodnější investovat energii dlouhodoběji do menšího množství potomků, kteří budou mít vyšší zdatnost (fitness) a tím i přežívání. Stejně jako u snůšky, můžeme pozorovat latitudinální trend v přežívání dospělců (viz Obr. 9). Se stoupající zeměpisnou šířkou ostrovní druhy na severní i jižní polokouli vykazovaly vyšší hodnoty přežívání, než jejich pevninští protějšci (Faaborg & Arendt 1995; McNab & Ellis 2006).

Delší době dožití obecně napomáhá i vyšší zdatnost jedince (fitness). Zdatnost totiž určuje míru přežívání. Jedním z faktorů, který zvyšuje zdatnost a následně tak i schopnost přežívání, je velikost těla (Beauchamp 2021). U ostrovní avifauny se tělo zvětšuje a změna velikosti



Obr. 8 Velikost snůšky se zvyšuje spolu s latitudou. Rychlejší růst byl pozorovaný na pevnině (plná čára) než na ostrovech (přerušovaná čára). Písmeno 'M' označuje pevninský druh a 'I' je druh ostrovní. Celkem bylo do srovnání zahrnuto 148 ptačích druhů (převzato, Covas, 2012)



Obr. 9 Rozdíly v ročním přežití dospělých ptáků žijících na ostrovech (modrá barva) a na pevnině (červená barva) v rámci severní a jižní polokoule (převzato, Beauchamp, 2021)

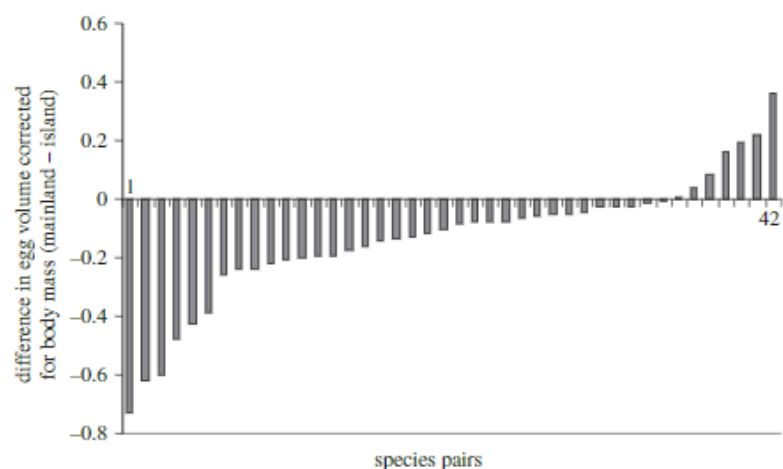
souvisí nejen s predací, ale také s množstvím dostupných zdrojů (viz kapitola 3.1 Velikost těla). Na ostrovech tak druhy opět nečelí rozhodnutí, zda investovat do přežívání (protože žijí v prostředí bez predátorů), ale mohou energii investovat do faktoru rozmnožování (který ve SPOL zahrnuje vyšší dobu dožití a s tím spojenou větší velikost těla). Čím větší a lepší má jedinec přístup ke zdrojům během života, tím větší velikosti může dorůst, protože získanou energii může investovat právě do růstu těla. A čím má větší tělo, tím lepší získá postavení ve vnitrodruhové hierarchii, což opět vede k lepšímu přístupu ke zdrojům (Robinson-Wolrath & Owens 2003). Velikost těla tak nepřímou ovlivňuje fitness jedince a díky tomu i survival, který s velikostí těla roste (Beauchamp 2021).

A právě díky kombinaci nízkého predáčnického tlaku a omezení zdroji pozorujeme na ostrovech nižší velikost snůšky než na pevnině. To bylo ukázáno na příkladu sýkory modřinky (*Parus caeruleus*), která se vyskytuje na ostrově Korsika (Blondel *et al.* 1992). Dalším důkazem, který podporuje i vliv energie, je spojení ztráty schopnosti letu a změny ve velikosti snůšky. Nelétavé ostrovní druhy mají průměrně větší snůšky než ty ostrovní druhy, u kterých schopnost letu přetrvává (McNab & Ellis 2006). Energetická náročnost letu (součást faktoru přežívání) je na ose rychlosti života v kontrastu se zvýšenou investicí do rozmnožování (větší snůška) (Ricklefs 2000). Tak je velikost snůšky létavých ostrovních druhů výsledkem energetického kompromisu – sice mají menší počet potomků, ale v případně ohrožení jsou schopni uniknout pomocí letu.

Jak ve své práci ukazuje Scholer *et al.* (2020) delší doba dožití by měla nastávat u ptáků velikostně větších a také u těch druhů, které mají malé snůšky. Tento popis přesně odpovídá druhům, které se na ostrovech vyskytují a využívají tak SPOL strategii. Trend vyšší doby dožití na ostrovech se tak zdá být téměř potvrzen, protože pro jeho podporu existuje mnoho důkazů. Ovšem stejně jako u předchozích znaků bude ovlivněn velkým množstvím prvků, z nich hlavními bude snížená ostrovní predace a omezená dostupnost zdrojů.

3.3.2 Velikost vajec

S velikostí snůšky se pojí i velikost jednotlivých vajec ve snůšce. Srovnáním 306 druhů ptáků (153 párů) napříč taxony ukazuje Covas (2012) jasný trend, kdy majorita ostrovních druhů vykazovala větší velikost vajec než jejich pevninský protějšek (viz Obr. 10). Klíčem k tomuto trendu by mohl být opět nízký predáčnický tlak, který na



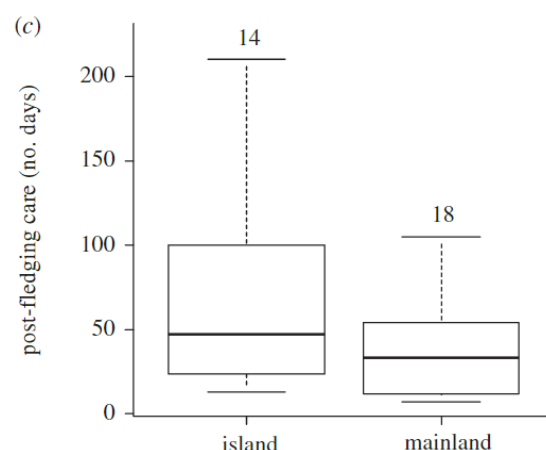
Obr. 10 Graf znázorňující větší objem vajec ostrovních druhů než objem pevninských protějšků. Záporné hodnoty odpovídají většímu objemu u ostrovních druhů (Covas 2012).

ostrovech pozorujeme. Velikost vejce je obvykle negativně spjatá s velikostí snůšky – čím větší vejce, tím menší snůška. A právě díky absenci predátorů, vykazují ostrovní druhy malý počet vajec ve snůšce (viz výše). Vysvětlením spolu s predací bude opět i energetický kompromis (trade-off), při kterém samice není schopná investovat energii do vysokého počtu velkých vajec (McNab & Ellis 2006). Spolu s tím zde může hrát důležitou roli i faktor velikosti těla. Jak bylo ukázáno výše (viz kapitola 3.1 Velikost těla), na ostrovech sledujeme trend ve zvětšování těla. Vysvětlením by mohl být fakt, že při větší velikosti těla se zvyšuje pravděpodobnost, že druh bude schopen, díky větší energetické investici, snést větší vejce. Proto by tento ostrovní syndrom mohl spolu s energetikou a sníženou predací pomoci k vysvětlení větších vajec ve snůšce, kterou na ostrovech pozorujeme.

3.3.3 Doba inkubace, růst a vývoj, péče o potomky

V rámci SPOL nacházíme i faktory delší doby inkubace, delší doby růstu a vývoje, i delší péče o potomky (Covas 2012; Sandvig *et al.* 2019). Stejně jako i předchozí prvky v rámci SPOL budou pravděpodobně i tyto faktory ovlivněny predací a energetickým kompromisem. Jak už bylo zmíněno výše, ostrovní druhy díky snížené predaci nemusí investovat do faktoru přežívání, a tak energii směřují do rozmnožování. V rámci rozmnožování jsou tyto tři prvky dalším faktorem, který se liší mezi pevninou a ostrovy.

Byl pozorován i pozitivní efekt tělesné hmotnosti, který je s delší rodičovskou péčí spojený – čím větší tělesná hmotnost, tím delší období hnízdí péče. Delší rodičovská péče se pojí i s delším vývojem. Hlavně díky nižší predaci je možné využít delší dobu k péči o vejce a potomky, protože vejce a mláďata v hnízdech nejsou ohrožena predátory. Na ostrovech tak rodiče mohou o hnízdo pečovat delší dobu (viz Obr. 11). Delší doba inkubace vajec na ostrovech může být i důsledkem větší velikosti jednotlivých vajec (viz výše). Na inkubaci vejce chronologicky navazuje růst a vývoj jedince. Při delším vývoji potomek dosáhne pohlavní dospělosti v pozdější době a tím pádem i s vyšší zdatností (fitness) (Sandvig *et al.* 2019). Jedná se pravděpodobně o trade-off mezi energetickým výdejem a rychlostí růstu. Jedinec má tak možnost optimalizovat energii potřebnou k růstu i dospívání během minimálního rizika predace. Vyšší fitness potomků je výhodné jak pro samotného jedince (lepší schopnost přežití), ale také snižuje výdej energie rodičů, který je potřebný na výchovu a péči. Trend k pomalejšímu růstu se projevuje hlavně u druhů, které na ostrově dosahují větší velikosti těla (Sandvig *et al.* 2019, viz kapitola 3.1



Obr. 11 Období hnízdí péče. Graf ukazuje, že na ostrovech je doba péče o potomky po vylíhnutí delší než na pevnině. Číslice nad jednotlivými sloupci označují počet vzorků zahrnutých do srovnání (Covas 2012).

Velikost těla). Ovšem existuje i argument, že zdroje jsou sice dostupné celoročně, ale pouze v omezeném množství, a tak by delší období rodičovské péče na ostrovech mohlo vyplývat i ze sníženého množství zdrojů (Blondel *et al.* 1992).

3.3.4 Mimopárová paternita

Mimopárová paternita (extra-pair paternity, EPP) je u sociálně monogamních druhů výsledkem mimopárových kopulací (extra-pair copulations, EPC). Nejen u ptáků je mimopárové rozmnožování (a následně i mimopárová paternita) bez pochyby výhodné pro samce, kteří díky tomu kopulují s větším počtem samic, a tak zvyšují šanci, že jejich geny předají do dalších generací (Birkhead 1995). Výhod, které z tohoto mimopárového páření plynou pro samici, může být značný počet. Existuje tedy několik hypotéz, proč k tomuto jevu dochází, a to nejen na ostrovech (Birkhead 1995; Charmantier *et al.* 2004; Akçay & Roughgarden 2007).

Na ostrovech oproti pevnině obecně pozorujeme nižší míru mimopárové paternity (Racy *et al.* 1999). Evidencí tohoto tvrzení je populace vrabce domácího (*Passer domesticus*), která se vyskytuje na ostrově Lundy poblíž pobřeží Velké Británie. Možným vysvětlením pro malou míru EPP je nižší genetická variabilita, která je s ostrovy spojená (Petrie & Lipsitch 1994; Frankham 1997). Ovšem v ostrovním prostředí na genetickou variabilitu působí i vliv izolovanosti, efektu zakladatele, efektu hrdla lahve, genetického driftu, inbreedingu, nebo omezené možnosti šíření do nových prostředí (Racy *et al.* 1999, viz kapitola Ostrovní evoluce). Šance na geneticky variabilní potomstvo, které by zvyšovalo možnost předání genů do další generace, spolu s nižší genetickou variabilitou klesá. Proto při nižší genetické variabilitě není pro samici výhodné kopulovat s jinými samci. Nižší genetická variabilita tak na ostrovech zvyšuje vzájemnou věrnost párů, což může napomáhat k vyšší míře rodičovské péče.

Nízkou míru EPP pozorujeme obecně u ptáků v souvislosti s delším setrváním jedinců v páru, vyšším podílem samců při rodičovské péči, nebo pomalým tempem života (Lifjeld *et al.* 2019). Platí, že čím větší je rodičovská péče samce, tím méně je samice nevěrná a snižuje se tak míra EPP. Stejně vlastnosti vykazují i ptačí obyvatelé ostrovů. Ostrovní druhy jsou zástupci s bi-parentální péčí (Covas 2012) a s faktory, které charakterizují pomalou délku života (Ricklefs & Wikelski 2002). Díky těmto znakům existuje předpoklad, že se nízká míra EPP bude vyvíjet i v ostrovních podmínkách.

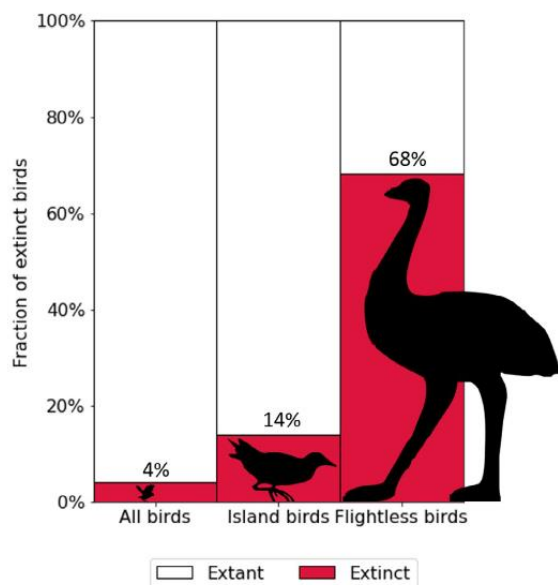
Ovšem výsledky, které ukazují, že ostrovní efekt na míru EPP nepůsobí, přináší Krokene & Lifjeld (2000). Během 3 let se na vzorku až 20 ostrovních párů sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) nepodařilo prokázat významné odlišnosti ve frekvenci výskytu EPP mezi ostrovními a pevninskými páry. Jako i u některých předchozích faktorů, neexistuje dostatečné množství pozorování a důkazů, které by přinesly jasnou shodu na tom, zda je míra mimopárové paternity ovlivněna prostředím ostrova, nebo zda se jedná o faktor, který s tímto specifickým prostředím nesouvisí. Pravděpodobně i to je důvodem, proč nepanuje shoda ani mezi pracemi, které se mírou mimopárové paternity na ostrovech zabývají.

3.4 Ostrovní naivita a ohrožení ostrovních druhů

Pro účely této práce dělíme naivitu ostrovních druhů na (1) naivitu ostrovních druhů vůči predátorům a (2) na „naivitu“ imunitního systému vůči neznámým patogenům. „Naivita“ imunitního systému je výsledkem evoluce, kdy imunitní systém a jeho složky nebyly dostatečně vystaveny patogenům. Mohla tak proběhnout například redukce jeho funkcí, nebo adaptace na patogeny jiné (Jarvi *et al.* 2001; van Riper & Scott 2001). Specifičnost ostrovního prostředí se u ostrovních druhů projevuje také ve změně chování (viz naivita vůči predátorům). Jak již bylo v minulosti několikrát dokázáno, ostrovní druhy jsou velmi citlivé na disturbanci jejich přirozeného prostředí. Nejčastější příčinou jsou antropogenní vlivy. S činností člověka se pojí i introdukce nového predátora či patogenu, na který nejsou ostrovní druhy adaptované. Narušení přirozeného habitatu je tedy důvodem, proč velká část ostrovní avifauny čelí ohrožení a následnému vymírání (Moors *et al.* 1992; Boyer & Jetz 2010; Dvorak *et al.* 2020).

Hlavními odlišnostmi mezi vyhubenými a žijícími druhy je větší velikost těla a nelétavost (Fromm & Meiri 2021). Tyto faktory spolu s malou velikostí snůšky, nechráněnými hnízdy umístěnými na zemi a dlouhou dobou reprodukce činí ostrovní druhy velmi zranitelnými. Při porovnání současně žijících a vyhynulých druhů se ukazuje (viz Obr. 12), že nejvíce druhů najdeme mezi nelétavými ptáky. Důkazy pro toto tvrzení můžeme pozorovat i v minulosti, kdy před vyhynutím žilo na ostrovech mnoho nelétavých forem (viz Obr. 6), ale jejich počet je nyní zredukován pouze na několik, často kriticky ohrožených, druhů. Příkladem takto vyhynulých nelétavých druhů může být (mimo dříve zmiňovaných) také ibis reunionský (*Threskiornis solitarius*), kachna *Talpanas lippa* pocházející z Havaje, velká sova *Ornimegalonyx oteroi* z Kubu, chřástal mikronéský (*Zapornia monasa*), nebo holub *Dysmoropelia dekarchiskos* z ostrova Svátá Helena (Mourer-Chauvire *et al.* 1999; Fromm & Meiri 2021). Přestože výčet takových zástupců není dostatečně vyčerpávající, opět se ukazuje trend vymírání spojeného s nelétavostí napříč ptačí fylogenezí.

V prostředích, která postrádají predátory, žijí naivní a krotké druhy (Blondel 2000). I ostrovní obyvatelé díky nízkému predančnímu tlaku ztratili antipredanční adaptace. Při introdukci predátora jsou tak druhy velmi často zranitelné a nedokáží se účinně bránit. Vysvětlením náchylnosti k ohrožení může být



Obr. 12 Procentuální zastoupení vyhynulých druhů ve skupině všech ptáků (levý sloupec, n = 11384), u ostrovních endemických druhů (střední sloupec, n = 2995) a u nelétavých druhů ptáků (pravý sloupec, n = 170) (převzato, Fromm & Meiri 2021)

fakt, že živočichové na ostrovech nejsou schopni případného predátora rozpoznat jako hrozbu (Stankowich & Blumstein 2005). I když některé druhy před kolonizací ostrova žily v přítomnosti predátorů a měly tak vyvinuté antipredační chování, po osídlení ostrova docházelo bylo toto chování redukováno. Pokud nejsou živočichové vystaveni tlaku predace, tak může redukce antipredačního chování nastat již po několika generacích, což je možný vysvětlením právě pro ostrovní druhy (Cooper *et al.* 2014). Za zvýšenou mírou mortality ostrovních druhů v důsledku predace může stát i malá úniková (útěková) vzdálenost (flight-initiation distance, FID). Jedná se o vzdálenost, při které živočichové prchají před blížícím se predátorem (Weston *et al.* 2016). Pokud ale ostrovní druhy hrozbu nerozpoznají, nemohou zahájit únikový manévr a stanou se obětí predátora.

Další ohrožení pro ostrovní druhy představují zavlečené patogeny. Existuje předpoklad, že na ostrovech bude snížené množství patogenů. Malá míra patogenů na ostrovech může oslabit selektivní tlaky, které ovlivňují investici do nákladů na vývoj, údržbu a funkci imunitního systému (Matson 2006). To může vést až k celkově snížené funkci imunitního systému. V důsledku toho jsou ostrovní druhy při kontaktu s nově přichozími patogeny zranitelné. Při introdukci nepůvodního patogenu na ostrov byly již několikrát zdokumentovány fatální důsledky v populacích ostrovní avifauny (Jarvi *et al.* 2001; Van Riper & Scott 2001). Smith *et al.* (2006) uvádí 18 vybraných příkladů vyhynutí ptáků, které připisuje alespoň částečně infekčním chorobám. 13 těchto případů ukazuje na endemické druhy podčeledi šatovníkovití (*Drepanidinae*), kteří obývali Havajské ostrovy. Pro tyto zástupce bylo fatální zavlečení 2 patogenů – viru ptačích neštovic (*Avipoxvirus spp.*) a ptačí malárie (způsobené druhem *Plasmodium relictum*). Tyto patogeny byly šířené také nepůvodním druhem. Vektorem na Havajských ostrovech byl komár *Culex quinquefasciatus*. Nejedná se ovšem o ojedinělé případy infekce patogeny, které byly do konkrétního ostrovního prostředí introdukované (Levin *et al.* 2013). Existují důkazy, že patogeny jsou mezi ostrovy a souostrovími přenášeny migrujícími ptáky.

4 Závěr

Tato práce se zabývá vybranými morfologickými, behaviorálními a fyziologickými adaptacemi ptáků na ostrovech a identifikuje typické změny (tzv. ostrovní syndromy), ke kterým dochází u ostrovních taxonů. Tyto změny jsou adaptacemi na specifické ostrovní podmínky prostředí. Práce také ukazuje hlavní faktory ostrovního prostředí, kterými jsou ostrovní syndromy ovlivňovány. Ke znakům, které jsou v souvislosti se změnami popisované, patří velikost těla, délka křídel a ztráta schopnosti letu, doba dožití a přežívání, velikost snůšky, velikost vajec, mimopárová paternita, ostrovní naivita nebo ohroženost druhů.

Velikost těla na ostrovech obecně spěje k určité střední velikosti, která je pro ostrovní podmínky optimální. Délka křídel u ptáků na ostrovech vykazuje obecný trend zkracování, se kterým se pojí i nelétavost. Právě ztráta schopnosti letu je pro ostrovní druhy charakteristická. Ostrovní druhy se na spektru rychlosti života posouvají k pomalé životní strategii (SPOL). Avifauna ostrovů tak vykazuje SPOL spolu se znaky, které tento styl života charakterizují – delší doba dožití i přežívání, malá velikost snůšky, malá jednotlivá vejce ve snůšce. Souhrnně se tak jedná o vyšší investice do rozmnožování. Tato životní strategie ukazuje na paralelu s vysokohorskými populacemi, které čelí podobným ekologickým podmínkám a vykazují tak stejný pomalý styl života spolu s vyšší investicí do rozmnožování (Hille & Cooper 2015).

Přestože existuje mnoho prací popisujících ptačí ostrovní syndromy ve velikosti těla, délce křídel a ztrátě schopnosti letu, nebo posunu životních strategií, menší pozornost je věnována mimopárově paternitě. Ačkoliv se jedná o jev, který je na pevnině hojně zkoumaný, zásadní problém je v nedostatku relevantních dat pro ostrovní druhy. Výsledky pozorování mimopárové paternity na ostrovech jsou tak nekonzistentní a často i rozporuplné.

Ostrovní syndromy jsou výsledkem působení obrovského množství ostrovních faktorů. Vyvození univerzálního pravidla, které by působilo rovnoměrně na každý ze syndromů, je v dynamickém ostrovním prostředí velmi náročné. Ovšem mezi hlavní faktory, které působí globálně, řadíme v souvislosti s ostrovními syndromy sníženou míru predace a selekci pro co možná nejnižší individuální výdej energie. Jak bylo v práci popsáno, vliv a kombinace těchto faktorů s dalšími specifickými podmínkami prostředí, může stát za vysvětlením vzniku ostrovních syndromů. Jedná se tak o systematické adaptace na specifické podmínky napříč taxony (Losos & Ricklefs 2009).

5 Reference

- Akçay, E. & Roughgarden, J. (2007). Extra-Pair Paternity in Birds: Review of the Genetic Benefits. *Evolutionary Ecology Research*, 9.
- Barton, N.H. (1996). Natural selection and random genetic drift as causes of evolution on islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351, 785–795.
- Beauchamp, G. (2021). Do avian species survive better on islands? *Biology Letters*, 17, 20200643.
- Bengtsson, J. (1991). Interspecific competition in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 219–237.
- Birkhead, T.R. (1995). Sperm competition: evolutionary causes and consequences. *Reprod Fertil Dev*, 7, 755–775.
- Blackburn, T.M., Cassey, P., Duncan, R.P., Evans, K.L. & Gaston, K.J. (2004). Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science (1979)*, 305, 1955–1958.
- Blondel, J. (2000). Evolution and ecology of birds on islands: Trends and prospects-All Databases. Available at: <https://www.webofscience.com/wos/alldb/full-record/WOS:000167085200002>. Last accessed 27 October 2021.
- Blondel, J., Pradel, R. & Lebreton, J.-D. (1992). Low Fecundity Insular Blue Tits Do Not Survive Better as Adults than High Fecundity Mainland Ones. *Source: Journal of Animal Ecology*.
- Blumstein, D.T. & Daniel, J.C. (2005). The loss of anti-predator behaviour following isolation on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 1663–1668.
- Boyer, A.G. & Jetz, W. (2010). Biogeography of body size in Pacific Island birds. *Ecography*, 33, 369–379.
- Cartwright, J. (2019). Ecological islands: conserving biodiversity hotspots in a changing climate. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17, 331–340.
- Charmantier, A., Blondel, J., Perret, P., Lambrechts Charmantier, M.M., Lambrechts, P., Charmantier, A., *et al.* (2004). Do extra-pair paternities provide genetic benefits for female blue tits *Parus caeruleus*? *Journal of Avian Biology*, 35, 524–532.
- Cibois, A., Thibault, J.C., Friedman, N.R., Omland, K.E., Desutter-Grandcolas, L., Robillard, T., *et al.* (2019). Reed warblers in the Marquesas Islands: song divergence and plumage convergence of two distinct lineages. <https://doi.org/10.1080/01584197.2019.1597633>, 119, 251–263.
- Clegg, S.M., Degnan, S.M., Kikkawa, J., Moritz, C., Estoup, A. & Owens, I.P.F. (2002). Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 99, 8127–8132.
- Clegg, S.M. & Owens, I.P.F. (2002). The “island rule” in birds: Medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269, 1359–1365.
- Cooper, W.E., Pyron, R.A. & Garland, T. (2014). Island tameness: living on islands reduces flight initiation distance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281.
- Covas, R. (2012). Evolution of reproductive life histories in island birds worldwide. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1531–1537.

- *Diamond, J.M. (1981). Flightlessness and fear of flying in island species. *Nature*, 293, 507–508.
- Downing, K., Musser, G. & Park, L. (1998). The first fossil record of small mammals from Sulawesi, Indonesia: the large murid, *Paruromys dominator*, from the late (?) Pliocene walanae formation. *National Science Museum monographs*, 105–121.
- Faaborg, J. & Arendt, W.J. (1995). Survival rates of Puerto rican birds: Are Islands really that different? *Auk*, 112, 503–507.
- Frankham, R. (1997). Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity* 1997 78:3, 78, 311–327.
- Frentiu, F.D., Clegg, S.M., Blows, M.W. & Owens, I.P.F. (2007). Large body size in an island-dwelling bird: A microevolutionary analysis. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 639–649.
- Fromm, A. & Meiri, S. (2021). Big, flightless, insular and dead: Characterising the extinct birds of the Quaternary. *Journal of Biogeography*, 48, 2350–2359.
- Gaspar, J., Gibb, G.C. & Trewick, S.A. (2020). Convergent morphological responses to loss of flight in rails (Aves: Rallidae). *Ecology and Evolution*, 10, 6186–6207.
- Gilbert, D.A., Lehman, N., O’Brien, S.J. & Wayne, R.K. (1990). Genetic fingerprinting reflects population differentiation in the California Channel Island fox. *Nature*, 344, 764–767.
- Grant, P.R. (1965). The Adaptive Significance of Some Size Trends in Island Birds. *Evolution (N Y)*, 19, 355.
- Grant, P.R. (1968). Bill Size, Body Size, and the Ecological Adaptations of Bird Species to Competitive Situations on Islands. *Systematic Biology*, 17, 319–333.
- He, K. & Jiang, X. (2014). Sky islands of southwest China. I: An overview of phylogeographic patterns. *Chinese Science Bulletin*, 59, 585–597.
- Hille, S.M. & Cooper, C.B. (2015). Elevational trends in life histories: revising the pace-of-life framework. *Biological Reviews*, 90, 204–213.
- Honan, P. (2008). Notes on the biology, captive management and conservation status of the Lord Howe Island Stick Insect (*Dryococelus australis*) (Phasmatodea). *Insect Conservation and Islands*, 205–219.
- Huang, C., Hu, L., Jiang, Y., Xu, Y., He, J., Lin, S., *et al.* (2021). A 150-year avian bio-inventory on a global biodiversity hotspot island. *Global Ecology and Conservation*, 27, e01578.
- Hundertmark, K.J. & van Daele, L.J. (2010). Founder effect and bottleneck signatures in an introduced, insular population of elk. *Conservation Genetics*, 11, 139–147.
- Jarvi, S.I., Atkinson, C.T. & Fleischer, R.C. (2001). Immunogenetics and resistance to avian malaria in Hawaiian honeycreepers (Drepanidinae). *sora.unm.edu*, 22, 254–263.
- Kessler, D.A. & Shnerb, N.M. (2015). Generalized model of island biodiversity. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 91, 042705.
- Kier, G., Kreft, H., Tien, M.L., Jetz, W., Ibisch, P.L., Nowicki, C., *et al.* (2009). A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 106, 9322–9327.

- Krokene, C. & Lifjeld, J.T. (2000). Variation in the frequency of extra-pair paternity in birds: A comparison of an island and a mainland population of blue tits. *Behaviour*, 137, 1317–1330.
- Lamelas-López, L., Fontaine, R., Borges, P.A.V. & Gonçalves, D. (2020). Impact of introduced nest predators on insular endemic birds: the case of the Azores Woodpigeon (*Columba palumbus azorica*). *Biological Invasions*, 22, 3593–3608.
- Larramendi, A. (2015). Shoulder Height, Body Mass, and Shape of Proboscideans. <https://doi.org/10.4202/app.00136.2014>, 61, 537–574.
- Levin, I.I., Zwiers, P., Deem, S.L., Geest, E.A., Higashiguchi, J.M., Iezhova, T.A., *et al.* (2013). Multiple Lineages of Avian Malaria Parasites (*Plasmodium*) in the Galapagos Islands and Evidence for Arrival via Migratory Birds. *Conservation Biology*, 27, 1366–1377.
- Lifjeld, J.T., Gohli, J., Albrecht, T., Garcia-Del-Rey, E., Johannessen, L.E., Kleven, O., *et al.* (2019). Evolution of female promiscuity in Passerides songbirds. *BMC Evolutionary Biology*, 19, 1–14.
- Lomolino, M. v. (2005). Body size evolution in insular vertebrates: Generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, 32, 1683–1699.
- Losos, J.B. & Ricklefs, R.E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature* 2009 457:7231, 457, 830–836.
- MacArthur, R.H., Diamond, J.M. & Karr, J.R. (1972). Density Compensation in Island Faunas. *Ecology*, 53, 330–342.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1963). *An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography*.
- Martin, T.E. (1987). Food as a limit on breeding birds: A life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 453–487.
- Masel, J. (2011). Genetic drift. *Current Biology*, 21, R837–R838.
- Matson, K.D. (2006). Are there differences in immune function between continental and insular birds? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2267–2274.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- McCall, R.A., Nee, S. & Harvey, P.H. (1998). The role of wing length in the evolution of avian flightlessness. *Evolutionary Ecology* 1998 12:5, 12, 569–580.
- McCormack, J.E., Huang, H. & Knowles, L.L. (2009). Sky islands.
- McNab, B.K. (1994). Energy conservation and the evolution of flightlessness in birds. *American Naturalist*, 144, 628–642.
- McNab, B.K. & Ellis, H.I. (2006). Flightless rails endemic to islands have lower energy expenditures and clutch sizes than flighted rails on islands and continents.
- Meiri, S., Cooper, N. & Purvis, A. (2007). The island rule: made to be broken? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 141–148.
- Mourer-Chauvire, C., Bour, R., Ribes, S. & Moutou, F. (1999). The avifauna of Réunion Island (Mascarene Islands) at the time of the arrival of the first Europeans. *repository.si.edu*.

- Myers, N., Mittermeyer, R.A., Mittermeyer, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 2000 403:6772, 403, 853–858.
- Nagy, K.A. (1987). Field Metabolic Rate and Food Requirement Scaling in Mammals and Birds. *Ecological Monographs*, 57, 111–128.
- Nei, M., Maruyama, T. & Chakraborty, R. (1975). The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution (N Y)*, 29, 1.
- Palkovacs, E.P. (2003). Explaining adaptive shifts in body size on islands: a life history approach Documented body size patterns. *OIKOS*, 103, 37–44.
- Petrie, M. & Lipsitch, M. (1994). Avian polygyny is most likely in populations with high variability in heritable male fitness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 256, 275–280.
- Pomeroy, D. (1990). Why fly? The possible benefits for lower mortality. *Biological Journal of the Linnean Society*, 40, 53–65.
- Racy, A., Piertny, S.B., Griffith, S.C., K Stewart, I.R., Dawson, D.A., F Owens, I.P., et al. (1999). Contrasting levels of extra-pair paternity in mainland and island populations of the house sparrow (*Passer domesticus*): is there an ‘island effect’? *Biological Journal of the Linnean Society*, 68, 303–316.
- Rando, J.C., Alcover, J.A., Galván, B. & Navarro, J.F. (2014). Reappraisal of the extinction of *Canariomys bravoii*, the giant rat from Tenerife (Canary Islands). *Quaternary Science Reviews*, 94, 22–27.
- Ricklefs, R.E. (2000). Density Dependence, Evolutionary Optimization, and the Diversification of Avian Life Histories. *Condor*, 102, 9–22.
- Ricklefs, R.E. & Wikelski, M. (2002). The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 462–468.
- van Riper, C. & Scott, J.M. (2001). Limiting factors affecting Hawaiian native birds. *Studies in Avian Biology*, 221–233.
- Robinson-Wolrath, S.I. & Owens, I.P.F. (2003). Large size in an island-dwelling bird: intraspecific competition and the Dominance Hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*.
- Roff, D.A. (1990). The Evolution of Flightlessness in Insects. *Ecological Monographs*, 60, 389–421.
- Romano, A., Séchaud, R. & Roulin, A. (2021). Evolution of wing length and melanin-based coloration in insular populations of a cosmopolitan raptor. *Journal of Biogeography*, 48, 961–973.
- Roulin, A. & Salamin, N. (2010). Insularity and the evolution of melanism, sexual dichromatism and body size in the worldwide-distributed barn owl. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 925–934.
- Sandvig, E.M., Coulson, T. & Clegg, S.M. (2019). The effect of insularity on avian growth rates and implications for insular body size evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 286.
- Sayol, F., Steinbauer, M.J., Blackburn, T.M., Antonelli, A. & Faurby, S. (2020). Anthropogenic extinctions conceal widespread evolution of flightlessness in birds. *Science Advances*, 6.
- Scholer, M.N., Strimas-Mackey, M. & Jankowski, J.E. (2020). A meta-analysis of global avian survival across species and latitude. *Ecology Letters*, 23, 1537–1549.

- Scott, S.N., Clegg, S.M., Blomberg, S.P., Kikkawa, J. & Owens, I.P.F. (2003). Morphological shifts in island-dwelling birds: The roles of generalist foraging and niche expansion. *Evolution (N Y)*, 57, 2147–2156.
- Smith, K.F., Sax, D.F. & Lafferty, K.D. (2006). Evidence for the role of infectious disease in species extinction and endangerment. *Conservation Biology*, 20, 1349–1357.
- Stankowich, T. & Blumstein, D.T. (2005). Fear in animals: A meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 2627–2634.
- van Valen, L. (1973). A new evolutionary law. *Evol theory*, 1, 1–30.
- Warren, B.H., Simberloff, D., Ricklefs, R.E., Aguilée, R., Condamine, F.L., Gravel, D., *et al.* (2015). Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters*, 18, 200–217.
- Weston, M.A., Mcleod, E.M., Blumstein, D.T. & Guay, P.J. (2016). A review of flight-initiation distances and their application to managing disturbance to Australian birds. <http://dx.doi.org/10.1071/MU12026>, 112, 269–286.
- Whittaker, R.J. & Fernández-Palacios, J.M. (2007). Island biogeography: ecology, evolution, and conservation.
- Wright, N.A. & Steadman, D.W. (2012). Insular avian adaptations on two Neotropical continental islands. *Journal of Biogeography*, 39, 1891–1899.
- Wright, N.A., Steadman, D.W. & Witt, C.C. (2016). Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 113, 4765–4770.

* = sekundární citace