

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Morfologické adaptace na nektarivorii u ptáků

(Morphological adaptations for nectarivory in birds)

Barbora Sailerová

školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha 2012

Abstrakt

Vědci se zajímají o adaptace nektarivorních ptáků zajímají už dlouho. V této práci jsem se pokusila shrnout poznatky o některých těchto adaptacích. Jak mají kolibříci, strdimilové a kystráček přizpůsobený zobák a jazyk, jak jsou přizpůsobeni velikostí a jak stavba květu ovlivňuje způsob příjmu potravy. Nektarivorní ptáci mají prodloužený a různě zakřivený zobák, který je adaptací na květ jimi navštěvovaný. Jazyk slouží ke sběru nektaru, jeho vnitřní struktura to umožňuje. Je trubicovitý a u kolibříků a strdimilů na konci rozvětvený, u kystráček kartáčovitý. Nektarivorní ptáci jsou ve většině případů malí a větší druhy se musí přikrmovat hmyzem, aby uspokojili své energetické požadavky. Některé květy neumožňují ptákům posadit se a tak musí nektar sbírat za letu. Proto speciálně kolibříci a někteří strdimilové vyvinuli vířivý let. Pokud je to možné, tak se pták při sběru nektaru posadí.

klíčová slova: adaptace, kolibříci, strdimilové, kystráček

Abstract

Scientists have been interested in adaptation of nectar-feeding birds for a long time. I tried to summarize information about these adaptation. About hummingbirds's, sunbird's and honeyeater's bill and tongue, about body size and how flower influences nectar intake. Nectar-feeding birds has extended and curved bill, which is an adaptation to flowers visiting by these birds. The tongue is a tool for nectar intake, its inner structure allows nectar intake. Tongue is tubular and hummingbird's and sunbird's tongue is proximal bifurcate, honeyeater's tongue has brush tip. Nectar-feeding birds are generally of small body size and larger species have to intake more insects because of higher energetic requirements. Some flowers don't allow to perch and nectar-feeding birds have to intake nectar in flight. Therefore especially hummingbirds and some sunbirds evolved a hovering. If its possible, these birds perch when they collect nectar.

key words: adaptation, hummingbirds, sunbirds, honeyeaters

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.

.....

datum

.....

podpis

Obsah

1. Úvod.....	5
2. Velikost těla.....	6
3. Délka a zakřivení zobáku	9
3.1 Vliv teritoriality na délku zobáku kolibříků	10
3.2 Vliv potravy na délku zobáku.....	11
4. Jazyk.....	12
5. Vířivý let.....	14
5.1 Upřednostňují nektarivoři při sběru nektaru sezení nebo vířivý let?.....	16
6. Závěr.....	18
7. Literatura	20

1. Úvod

Nektarivorní ptáci jsou ti, jejichž potrava obsahuje nektar. Podle Collinse a Patona (1989) jsou nektarivorní ptáci zastoupeni v několika skupinách žijících téměř po celém světě. Jsou to např. skupiny Šatovníkovití (Drepanididae) žijící na Hawai, Cukernatkovití (Promeropidae) žijící v Africe, Kolibříkovití (Trochilidae) žijící v celé Americe, Kystráčekovití (Meliphagidae) žijící v Austrálii a přilehlých ostrovech nebo Strdimilovití (Nectarinidae), které nalezneme převážně v Africe, ale i v Asii a Austrálii. V této práci jsem se zaměřila na poslední tři skupiny, protože jsou to zástupci všech míst, kde nektarivorní ptáci žijí, v Americe, Africe, Asii i Austrálii a protože ostatní skupiny ptáků mají buď málo zástupců (např. Promeropidae) nebo u nich není nektar hlavní složkou potravy (např. Loriidae) (Collins a Paton 1989).

Kolibříkovití patří do čeledi Svišťouni (Apodiformes) a jsou skupinou nektarivorů žijící v Latinské i Severní Americe (Collins a Paton 1989). Ale nejvíce jich z 319 druhů žije 5 ° severně a 5 ° jižně od rovníku a je možné je nalézt v různých nadmořských výškách, např. *Oreotrochilus chimborazo* žije pouze na ekvádorské hoře Chimborazo (Greenewalt 1960). Až na výjimky kolibříci nemigrují. Těmi výjimkami jsou např. *Selasphorus rufus* nebo *Archilochus colubris* (Greenewalt 1960). Křídly dokáží mávnout až 80x za sekundu (*Calliphlox amethystina*) a mají nevyšší metabolismus mezi obratlovci (Greenewalt 1960).

Kystráčekovití se řadí mezi Pěvce (Passeriformes) a nacházejí se v Austrálii a Oceánii. Tuto skupinu tvoří asi 70 druhů a jsou tak největší skupinou ptáků v Austrálii (Ford et al. 1979, podle Myers et al. 2010). Opylují více než 600 druhů rostlin (Keighery 1982, podle Myers 2010), např. *Eucalyptus*, *Banksia* nebo *Xanthorrhoea* (Driskell a Christidis 2004, Myers et al. 2010).

Strdimilové stejně jako kystráčci patří mezi Pěvce a jsou skupinou nektarivorních ptáků žijících v Africe, Asii a severní Austrálii a Oceánii. Z asi 130 druhů jich ale žije skoro polovina v Africe.

Nektarivorní ptáci mají různá přizpůsobení na příjem tekutého nektaru jako potravy. Nejpatrnější je asi prodloužený a zakřivený zobák, který se tak podobá květům, které pták navštívuje (Kodric-Brown et al. 1984, podle Collins a Paton 1989), dlouhý trubicovitý jazyk, který jim umožňuje zachytit nektar na dně květní koruny (Weymouth et al. 1964, podle Collins a Paton 1989) nebo zkrácení trávicího traktu kvůli lehce stravitelné potravě (Gartrell 2000). Dále jsou to nepřímé adaptace, např. velikost těla, délka křídel nebo způsob, jakým se ptáci pohybují mezi jednotlivými květy (Epting 1980, Feinsinger et al. 1979, podle Collins a Paton 1989). Ty nesouvisejí přímo se sběrem nektaru, nicméně jsou ovlivněny právě nektarivorním stylem života. O některých z nich, o těch nejnápadnějších a nejdůležitějších, pak je celá práce.

2. Velikost těla

Redukce velikosti těla je nejrozšířenější adaptací na nektarivornii u ptáků. S velikostí těla úzce souvisí energetické požadavky na teplotní regulaci, na rozmnožování, na péči o peří, na krmení. Čím větší tělo, tím více tyto požadavky rostou (Gartrell 2000). Nejmenší skupinou jsou Kolibříkovití (Trochilidae) vážící od 2 - 20 g, 54 % zástupců však váží méně než 5 g. Strdimilovití (Nectarinidae) váží v rozmezí 6 – 18 g a Kystráčkovití (Meliphagidae) od 8 - 180 g, přičemž 60 % Kystráčkovitých váží více než 17,5 g. Velikost konkrétních jedinců se však liší v průběhu dne, během roku, podle pohlaví a věku a místa, kde žili (Collins a Paton 1989). Největší nektarivorní ptáci nejsou tolik specializovaní na konzumaci nektaru. Pro uspokojení proteinových požadavků musí velcí kystráčkové, na rozdíl od malých kolibříků, doplňovat svou potravu o další složky, jako jsou hmyz a ovoce (Brown et al. 1978, Gartrell 2000). Během dne váha jednotlivých ptáků kolísá v souvislosti s přijímáním potravy a vyměšováním. Např. u kolibříků může docházet ke změně váhy během těchto aktivit až o 5 % (Collins a Paton 1989). U některých kolibříků, strdimilů i kystráčků bylo zaznamenáno, že

jejich váha je při stmívání o 3 – 4 % větší než při svítání a více než polovina tohoto nárůstu hmotnosti nastává mezi 1. – 2. hodinou po úsvitu (Collins 1981). Ke změně hmotnosti dochází i během roku. V této souvislosti byly zaznamenány změny v rozmezí 5 – 35 % (Stiles 1980, Paton et al. 1983, Paton 1985, podle Collins a Paton 1989). Nejvíce zřetelné jsou tyto změny u migrujících severoamerických kolibříků, např. *Selasphorus rufus* váží přibližně 3 g na konci migrace a dvakrát tolik před začátkem migrace (Carpenter et al. 1983).

Pro většinu druhů je typické, že je sameček větší než samička. Samečkové jsou asi o 5 – 25 % větší než samičky a výjimky jsou známy pouze u jednoho druhu strdimilů a u 11 druhů kolibříků (Collins a Paton 1989).

Kolibříci vykazují nejvyšší metabolismus mezi obratlovci (Suarez et al. 1991) a vysoký metabolismus jim s největší pravděpodobností umožňuje ukládat energii jen minimálně (Hainsworth 1978, podle Gonzáles-Gómez a Estades 2009). Schopnost ukládat energii roste lineárně s velikostí (Brown et al. 1978). Proto mají větší ptáci větší kapacitu pro uložení energie a tudíž i lepší schopnost přečkat období nedostatku potravy než menší ptáci (Collins a Paton 1989), a proto musí například kolibříci získávat potravu během celého dne (Hixon et al. 1983, podle Collins a Paton 1989). Ale oproti ostatním nektarivorům - pěvcům mají kolibříci jednu velkou výhodu, jejich malá velikost jim umožňuje upadnout v noci do torporu (Brown et al. 1978). Torpor je adaptivní mechanismus, který umožňuje zachování energie v období, kdy je nedostatek potravy, teplota okolního prostředí je nízká a riziko predace je vysoké (Brown et al. 1978). Podobná vlastnost nebyla nalezena ani u strdimilů ani u kystráček (Collins a Paton 1989), Downs a Brown (2002) dokonce tvrdí, že torpor nebyl dosud popsán u žádných pěvců. Cheke (1971), Collins et al. (1980) a Collins a Briffa (1984) (podle Collins a Paton 1989) zjistili, že několik druhů strdimilů a kystráček se může stát pouze lehce hypotermickými a Downs a Brown (2002) to doplnili o informace, že pěvci neupadají do hypotermie, pokud není teplota okolí nižší než 20 °C a že i tehdy nenechají teplotu těla

spadnout pod 30 °C (Reinertsen 1996, Maddocks a Geiser 1997, podle Downs a Brown 2002). Jak ale upozorňuje Schleucher (2004), informace o torporu nejsou zatím zcela prozkoumané. Kvůli tomu, že je těžké stanovit hranici mezi torporem a hypotermií (Schleucher 2004), neshodnou se autoři ani v tom, jestli pěvci do torporu upadají nebo ne.

Většina energie, kterou vyžadují nektarivoři, je využita k uspokojení jejich základního metabolismu a k udržení konstantní tělesné teploty (Brown et al. 1978). Větší nektarivoři tak mimo jiné kompenzují své vyšší energetické požadavky tím, že za den navštíví více květů a získají tak více potravy (Collins a Paton 1989). Toto může představovat výhodu pro menší ptáky, protože mohou přežívat díky menšímu množství nektaru, které by však bylo pro větší ptáky nedostačující.

Je jednoznačně prokázáno, že velikost těla má zásadní vliv na přístup k potravě a rychlost, s jakou je nektar získáván (Collins a Paton 1989). Např. Paton a Ford (1983, podle Collins a Paton 1989) demonstrovali, že kystráček rodu *Anthochaera* proniká do květů rostliny rodu *Amyena pendulum* rychleji než menší kystráčkové. Jeho výhodou je, že 1) získá nektar z jednotlivých květů mnohem rychleji, 2) prozkoumá více květů na každém květenství, než se přesune jinam a 3) často dosáhne na několik květů z jednoho místa, a tak vlastně redukuje čas strávený přemísťováním mezi květy. S rostoucí velikostí roste mobilita jedinců, což jim umožňuje překonat větší vzdálenosti mezi jednotlivými květy a mohou tak lépe uspokojit denní energetické požadavky (Schoener 1968, podle Brown et al. 1978), lepší schopnost mobility jim dovoluje migrovat na velké vzdálenosti a využít tak zdroje potravy v jiných oblastech. Nicméně, stále tím neuspokojí energetické nároky vlastního velkého těla (Collins a Paton 1989). Větší ptáci jsou tudíž nuceni shánět potravu po delší časový interval nebo najít květy s vyšším množstvím nektaru (Collins a Paton 1989).

Malá velikost má však i své nevýhody. Malí ptáci mají kratší život a tak méně času k reprodukci. Počet a velikost vajec klesá s klesající velikostí rodiče (Bent 1940, podle

Brown et al. 1978). Podle Brown et al. (1878), Lanyon (1963) tvrdí, že jelikož menší nektarivorní ptáci ztrácejí relativně mnohem více tepla v porovnání s většími ptáky, pak musí existovat minimální velikost, pod níž ptáci nejsou schopni trávit dostatečné množství potravy, které by bylo potřeba k vyrovnání těchto tepelných ztrát. Brown et al. (1978) toto tvrzení ale nepřijímá a tvrdí, že toto je založeno na neověřených a tudíž nepřesvědčivých podkladech.

3. Délka a zakřivení zobáku

Podle Temelese et al. (2009) byl už Darwin (1876) ohromen tím, jak se zobáky ptáků a květy, které ptáci navštěvují, tvarově shodují. Zobák nektarivorů je prodloužený a má různý stupeň zakřivení, z čehož je patrná úzká spojitost mezi zobákem a tubulárními květy, které nektarivorní ptáci navštěvují (Gartrell 2000, Fleming a Muchhala 2008). Kolibříci a strdimilové mají zobáky dlouhé a různě zakřivené, někteří kolibříci i rovné či dokonce zakřivené nahoru, australští kystráčekové mají zobák prodloužený ale jen slabě zakřivený (Gartrell 2000).

Porovnání délky zobáku mezi těmito skupinami je však složité, protože pozorovatelé měří délku různými způsoby. Někteří měří zobák od špičky k hlavě, někteří od špičky k nozdram, aniž by uvedli, jaké měření použili (Paton a Collins 1989). Dostupné důkazy a studie mnoha autorů ale tvrdí, že dlouhé zobáky jsou primární evoluční odpovědí na dlouhé květy, zatímco krátké zobáky jsou odpovědí na kratší květy nebo ty, které jsou více otevřené a nejsou tudíž přímo určené k opylování ptáky (Paton a Collins 1989, Temeles et al. 2009). Např. Gill a Wolf (1978) pozorováním zjistili, že strdimilové s krátkým zobákem (průměrně 13,8 mm) získali z dlouhých (přibližně 20 mm) tubulárních květů rostliny *Leonotis nepetifolia* pouze v průměru 62 % nektaru, zatímco strdimilové s dlouhým zobákem (průměrně 20 mm) získali 80 % nektaru.

Objevuje se ale i mnoho studií (např. Temeles et al. 2002, Temeles et al. 2009), které informují o tom, že kolibříci navštěvují i květy delší nebo kratší než je jejich vlastní zobák. Např. již zmíněný Temeles et al. (2002) zjistil, že i když sedm z osmi druhů pozorovaných kolibříků vykazuje spojitost mezi délkou zobáku a navštěvovanými květy, všech osm druhů navštěvuje i květy delší nebo kratší. Podobné případy se vyskytují i mezi ostatními skupinami nektarivorů i co se zakřivení týče. Např. *Acanthorhynchus tenuirostris* má slabě zakřivený zobák a přesto je častým návštěvníkem rovných květů (Paton a Ford 1977, podle Collins a Paton 1989). Ve skutečnosti speciálně zakřivený zobák ptáky pravděpodobně nijak neomezuje na pouze podobně tvarované květy (Paton a Collins 1989).

Kolibříci ale nevybírají květy pouze na základě délky. Temeles (1996) ukázal, že schopnost kolibříků proniknout do květu záleží i na jeho šířce. Pokud je květ dlouhý, široké rozevření květu umožňuje proniknout i krátkozobým kolibříkům (Temeles 1996). S klesající šíří květu klesá i maximální hloubka extrakce nektaru (Temeles 1996). Při pokusu, který provedl Temeles (1996), může *Archilochus colubris* strčit do květu o šířce 1,6 mm pouze polovinu svého zobáku, zatímco do květu o šířce 6,6 mm může strčit nejen celý zobák, ale i hlavu, a tak nabrat mnohem více potravy. V úzkých květech také dělají kolibříci mnohem méně chyb vkládání, tzv. insertion errors (Temeles 1996). Insertion errors jsou chyby, které udělá pták při snaze dostat se do květu, např. minutí květu, proniknutí do květu, ve kterém už kolibřík byl (Temeles 1996). A s klesajícím průměrem květu roste i tzv. manipulační čas (handling time), což je čas potřebný k tomu, aby pták vložil svůj zobák do květu, extrahoval nektar a zase zobák z květu vyndal (Montgomerie 1984, podle Temeles 1996).

3.1 Vliv teritoriality na délku zobáku kolibříků

To, že tvar a délka zobáku odráží tvar a délku květu, ze kterého nektarivoři sbírají nektar, neznamená, že dlouhozobí ptáci získávají nektar rychleji z dlouhých květů a krátkozobí

z krátkých (Temeles 1996). Studie prováděné na umělých květech ukázaly, že sice dlouhozobí kolibříci získávají nektar z dlouhých květů rychleji než krátkozobí, ale krátkozobí už z krátkých ne (Hainsworth 1973, Temeles a Roberts 1993, podle Temeles 1996). Proč mají tedy někteří ptáci krátký zobák, když se zdá, že je vždy výhodnější ten dlouhý? Jednou z odpovědí může být dominantní hierarchie. Mnoho kolibříků, strdimilů i kystráček jsou teritoriální, hlídají si zdroje bohaté na nektar a agresivně vyhánějí všechny podřízené druhy (Paton a Ford 1983, podle Collins a Paton 1989). U všech třech skupin jsou podřízené samičky, které jsou pak nuceny využívat chudší a více rozptýlené zdroje nektaru (Wolf et al. 1976, Paton 1985, podle Collins a Paton 1989). Podle Patona a Collinse (1989) jsou květy navštěvované samičkami delší než květy navštěvované samečky a samičky tedy musely vyvinout delší zobák, aby dosáhly na nektar. To potvrzuje i Bleiweiss (1999, podle González-Gómez a Estades 2009), který toto pozoroval u druhu *Eulampis jugularis*. Naopak samečkové mají vždy přístup k nelimitovanému zdroji potravy, jejich zobák není pod takovým selekčním tlakem, proto nemusí být tak dlouhý, aby maximalizoval extrakci nektaru z květu (González-Gómez a Estades 2009).

3.2 Vliv potravy na délku zobáku

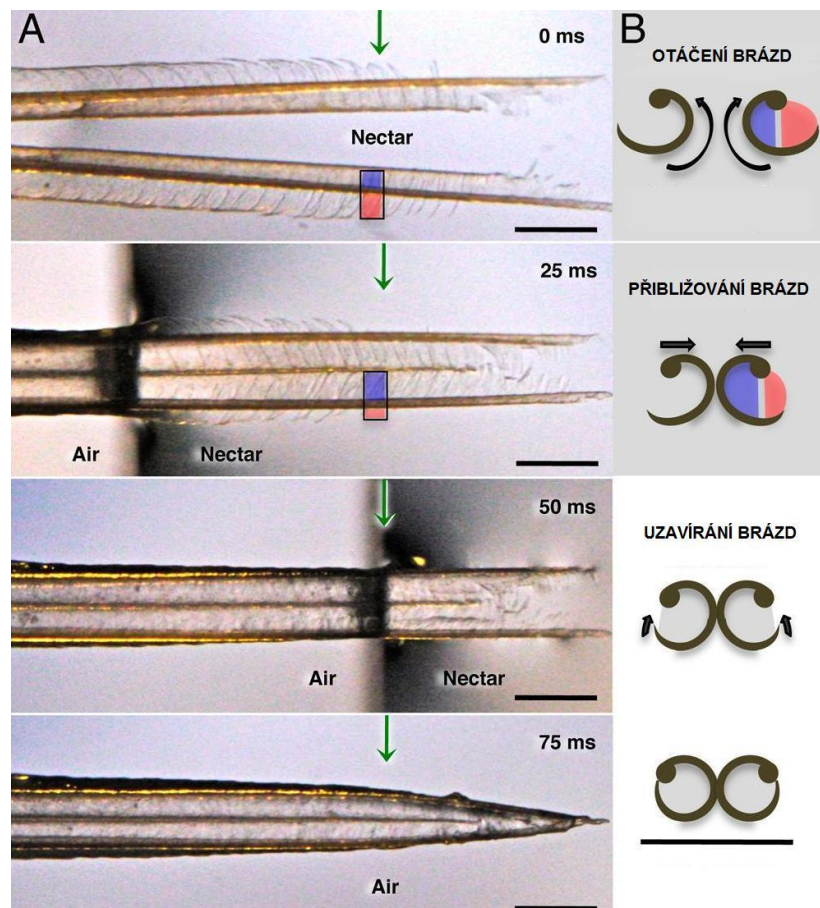
Druhé vysvětlení, proč mají nektarivorní ptáci krátký zobák je jejich potrava. Jak už bylo zmíněno výše, největší ptáci (např. kystráčekové) nejsou tolik specializovaní na sběr nektaru a aby uspokojili energetické požadavky, musí kvůli své velikosti obohacovat svou potravu o další složky jako jsou hmyz nebo ovoce (Brown et al. 1978, Gartrell 2000). Jako příklad uvádí Gartrell (2000) kystráčky *Anthochaera paradoxa* a *A. carunculata*, kteří váží průměrně přes 120 g a mají krátký zobák a jejich potrava obsahuje velké množství hmyzu.

4. Jazyk

Nektarivorní ptáci mají jazyk přeměněn na pomůcku ke sběru nektaru. Kolibříci a strdimilové mají jazyk tubulární, na konci rozvětvený na dvě větve, uvnitř se dvěma brázdami, které se u strdimilů proximálně spojují do jednoho žlabu. Naopak kystráčkové mají jazyk kartáčovitý (Gartrell 2000).

Podle Ewalda a Williamse (1982) se jazyk plní tak, že se ponoří do tekutiny a ta nateče do brázd vzlínavostí. Dokonce bylo zjištěno, že ptáci naberou najednou více nektaru než je objem brázd. Bylo zdokumentováno, že nektar se transportuje i na povrchu jazyka, ale protože je to méně než 7 %, je kapilarita pořád tím nejdůležitějším způsobem sběru nektaru (Kingsolver a Daniel 1983). Pak ale přišli Rico-Guevara a Rubega (2011) s novým výzkumem u kolibříků. Pokud je vzlínavost zodpovědná za plnění jazyka, pomocí gravitace by mohlo vzrůst plnění jazyka u visících květů, ale dosud žádné práce nic takového neuváděly. Rico-Guevara a Rubega (2011) zjistili, že naopak špička jazyka dynamicky lapá po nektaru. Jak už bylo dříve zjištěno, jazyk kolibříků je rozdělen na dvě brázdy. Uvnitř jsou zavínuté lamely, které jsou podepřeny podpurnými tyčemi a tato struktura může měnit svou polohu (Obr. 1). Při pozorování jazyka živých i mrtvých ptáků se zjistilo, že už před ponořením jazyka do nektaru, je jazyk mokrý s trochou nektaru uvnitř (nejspíš z toho důvodu, že pokud je jazyk suchý, ztrácí lamely a brázdy svůj tvar, Rico-Guevara a Rubega 2011) a lamely jsou uvnitř pevně svinuté do trubičky, špička jazyka není oddělená a tvoří tak špičatou strukturu. Při kontaktu s nektarem se lamely okamžitě rozvinou a špička jazyka se odděluje. Při plném ponoření se špička kompletně rozvětví a lamely se zcela rozšíří. A jak je jazyk zase odtahován, lamely se zpátky zavínají a tím je nektar lapán (obr 1, Rico-Guevara a Rubega 2011). K dokončení cyklu a zahájení procesu trávení musí kolibřík stáhnout jazyk zpět do zobáku a pak nektar nějakým způsobem z jazyka do zobáku přemístit. To je nejspíš provedeno zmáčknutím jazyka mandibulami, když je jazyk vysunován opět pro další nektar

(Rico-Guevara a Rubega 2011). Jak se ale dostane nektar dále do jícnu, zatím není známo (Ewald a Williams 1982, Rico-Guevara a Rubega 2011).



Obr. 1: Lapání nektaru jazykem kolibříků

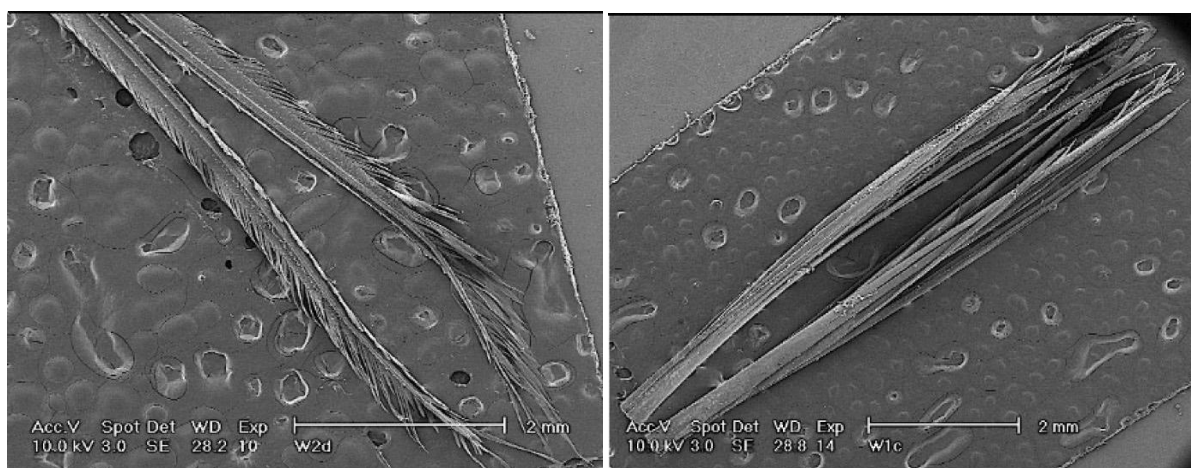
A) pohled ze strany, zelená šipka ukazuje stejné místo

B) průřez jazykem ukazuje, jak se mění postavení lamel (modrá a červená znázorňují točení lamel podél podpůrné tyče)

zdroj: Rico-Guevara, A. a Rubega, M. A. (2011)

Kystráček mají jazyk rozdělený distálně na dvě, čtyři nebo osm částí a každá z nich má kartáčovitý konec složený z mnoha jemných štětinek (Paton 1974, podle Paton a Collins 1989). Tyto štětinky jsou flexibilní, s rýhami, které se soustředí do široké brázdy, která pokračuje až k bázi jazyka. Délka kartáčovité části koreluje s hmotností těla a celkovou

délkou jazyka (Paton a Collins 1989). Množství štětinek je složité spočítat kvůli jejich vysoké hustotě, kvůli tomu, že se štětinky liší v délce a v šířce a někdy jsou podélně rozštěpené. Počet a délka štětinek se může lišit i kvůli opotřebování nebo kvůli změně v genotypu. I přes to je ale zřejmé, že se jazyky jednotlivých druhů kystráček mezi sebou liší, počet štětiček se přibližně pohybuje mezi 20 a 120 (Paton a Collins 1989). Štětinky se rozprostírají několika směry a mohou sbírat nektar z mnohem větší plochy než je tomu u kolibříků, když je třeba ve formě slabé vrstvy. Takový je příklad medovice, která je také důležitým zdrojem energie kystráček (Paton 1980, podle Paton a Collins 1989), a najdeme ji rozloženou na povrchu listů a kůry. Taky mohou fungovat jako vlásky štětce, kdy je tekutina zachycena mezi nimi (Paton a Collins 1989).



Obr. 2: Jazyk kystráčkovitých

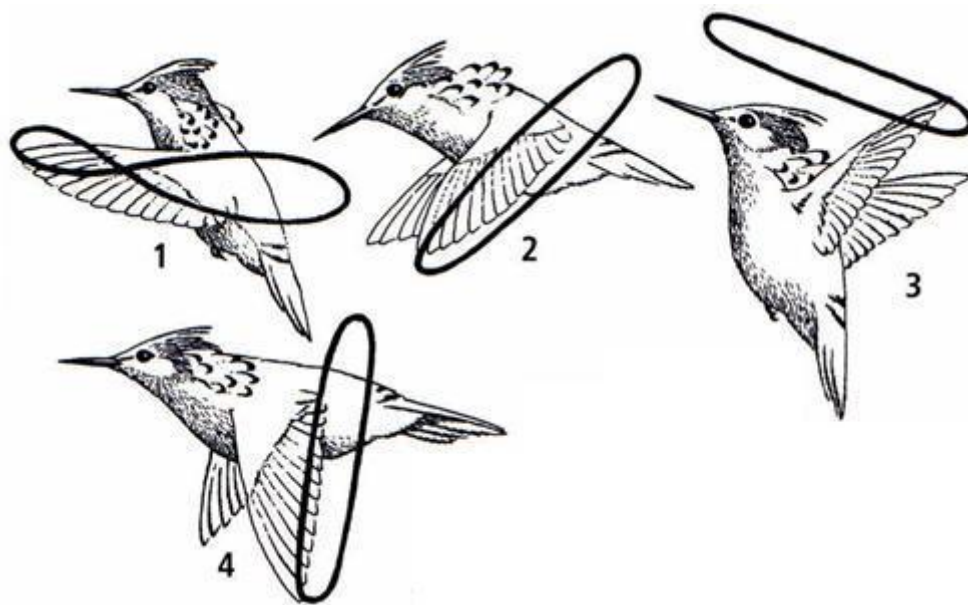
Obrázek kartáčovitého jazyka z elektronového mikroskopu.

Vpravo: *Phylidonyris novaehollandiae*, vlevo: *Acanthorhynchus superciliosus*
zdroj: Collins, B.G. (2008)

5. Vířivý let

Jak je uvedeno dále, vířivý let, kterým jsou známí především kolibříci, je výsledkem stavby květu, toho, jestli má pták možnost se při krmení posadit nebo ne. Vířivý let je energeticky nejnáročnějším způsobem letu. Kolibříci, na rozdíl od ostatních ptáků, kteří používají

přerušovaný let, mávají křídly nepřetržitě (Tobalske 2010). Přerušované fáze letu byly pozorovány pouze u *Calypte anna* během námluv (Clark a Dudley 2009). Vířivý let byl zaznamenán i u strdimilů, ti však nejsou schopni nepřerušovaného letu jako kolibříci a navíc pozorování strdimilů při vířivém letu je vzácné. Strdimilové ale nejsou schopni nepřerušovaného letu a pozorování strdimilů při vířivém letu je vzácné (Ley a Classe-Bockhoff 2009, podle Janeček et al. 2011). Při vířivém letu dokáží ptáci stát na místě a kolibříci dokáží jako jediní ptáci na světě dokonce letět i vzad, což jim umožňují dobře vyvinuté svaly pro pohyb křídel nahoru. Při zastavení ve vzduchu křídla opisují tolik známou osmičku, při letu dopředu elipsu, která je tím kolmější, čím je let rychlejší (Veselovský 2001). Při letu vzad opisují křídla vodorovnou elipsu nad tělem.



Obr. 3: Pohyb křídel při vířivém letu

1) při zastavení v letu, 2) při pomalém letu vpřed, 3) při letu vzad, 4) při rychlém letu vpřed
zdroj: Veselovský, Z. (2001)

Chai a Millard (1997) dokonce zjistili, že kolibříci mávají křídly tak silně, že se špičky v extrémní poloze dotýkají nebo dokonce kříží a že úhel mezi křídly při mávání je 190° . Při pohledu se zdá, že pohyb křídel kolibříků směrem nahoru a pohyb směrem dolů vykonávají

stejnou sílu a že tyto fáze cyklu přispívají k vynesení a udržení těla ve vzduchu stejným dílem. Ale ze 75 % udržuje tělo ve vzduchu pohyb křídel směrem dolů a jen z 25 % pohyb směrem nahoru (Warrick et al. 2005, Tobalske et al. 2010). U ostatních ptáků, a pravděpodobně i u předků kolibříků, je tělo udrženo ve vzduchu pouze pomocí pohybem křídel směrem dolů (Warrick et al. 2005). Kolibříci jsou také unikátní mezi ptáky tím, že dokáží skoro plně supinovat svá křídla během pohybu křídel nahoru stejně jako dolů (Stolpe a Zimmer 1939, podle Tobalske 2010). Supinace je rotace předloktí, kterou se končetina otočí dlaní dopředu, hřbetem dozadu (Tobalske et al. 2007, podle Tobalske 2010). Disponují taky několika vlastnostmi, které jim umožňují zlepšit supinaci. Zápěstní a distální elementy křídla jsou zakulacení nebo rovná, což pomáhá lepší rotaci kolem kloubu (Stolpe a Zimmer 1939, podle Tobalske et al. 2004). Navíc, ve srovnání s ostatními ptáky, jim ramenní kloub umožňuje větší rotaci kolem osy humeru (Warrick et al. 2005).

5.1 Upřednostňují nektarivoři při sběru nektaru sezení nebo vířivý let?

Způsob přijímání potravy je ovlivněn květní stavbou, např. květy opylované kolibříky neposkytují žádné místo k sezení a tak jsou kolibříci nuceni získávat nektar za letu (Miller 1985). To je ale výhodné pro samotné rostliny, protože tímto způsobem se ptáci pohybují mezi květy mnohem rychleji (Pyke 1980 podle Collins a Paton 1989, Pyke 1981). Způsoby, jak se mohou nektarivorní ptáci pohybovat mezi květy, jsou tři: 1) sezení na místě a pouhé otáčení hlavy, což je možné, pokud jsou sousední květy blízko sebe, 2) skákání z rostliny na rostlinu, které je možné pouze, pokud je k dispozici nějaké místo sezení a 3) létáním mezi rostlinami, když přístupu ke květu nebrání vegetace (Wolf et al. 1975, Collins 1983, podle Collins a Paton 1989).

K přelétáním mezi květy tíhnu spíše kolibříci a menší nektarivoři, protože se mezi květy dokáží rychleji pohybovat a energetický zisk je vzhledem k jejich malé velikosti větší. To už

by se velkým ptákům nevyplatilo a spíše by na přelétání trátili (Miller 1985). Pyke (1980, podle Collins a Paton 1989) dokonce navrhl, že 9 g je maximální hmotnost, kdy se ještě přelétání energeticky vyplatí. Ale toto tvrzení je založeno pouze na četnosti, s jakou byli vznášející se ptáci pozorováni (Collins a Paton 1989). Dalším důvodem, proč malí nektarivorní ptáci při získávání nektaru přelétají mezi květy, může být ten, že jednoduše nemají kde se posadit (Miller 1985). Toto tvrzení je podpořeno pozorováním několika kolibříků velikostí 2 – 20 g, kteří se při sběru nektaru posadí, pokud mají k dispozici bidlo (Lyon 1976, Wolf et al. 1976 podle Collins a Paton 1989). Feinsinger a Colwell (1978, podle Miller 1985) dokonce studovali čtyři druhy nektarivorů a zjistili, že pokud mají možnost, při krmení sedí. Miller (1985) se také pokusil tuto hypotézu podpořit a dokonce zjistil, že pokud jsou od sebe květy vzdáleny jen 0,1 m, skáčou mezi nimi kolibříci za pomoci několika mávnutí křídly, aby udrželi rovnováhu. Naopak kystráčkové skoro vždy sedí někde poblíž báze květu druhu *Lambertia* nebo na nejbližší větvi a při sběru nektaru pohybují jenom hlavou (Pyke 1981). Ale i Pyke (1981) při pokusech s odchycenými *Acanthorhynchus tenuirostris* zjistil, že pokud nemají k dispozici bidlo, u květu se vznášejí. Janeček et al. (2011) ve své studii ukazují, že i někteří strdimilové (*Cyanomitra oritis* a *Cinnyris reichenowi*) jsou díky stavbě květu odkázáni pouze na vířivý let. Například *Impatiens sakeriana* opylovaná těmito strdimily má květy orientované do prostoru a strdimilové by tak do květu ze sedu nedosáhly, proto jsou nuceni k vířivému letu (Janeček et al. 2011).

Z toho všeho vyplývá, že pokud se nektarivorní ptáci mohou při sběru nektaru posadit, posadí se. A to i kolibříci, u nichž se zdá, že nektar získávají pouze za letu. Podle Millera (1985) je to tím, že vířivý let kolibříků je velice efektivní a mnoho pozorovatelů se pak soustředí pouze na ptáky, kteří takto letí, a nevíšmají si toho, že i kolibříci se mohou při krmení posadit.

6. Závěr

V této práci byly uvedeny některé morfologické adaptace na nektarivorii u ptáků. Nejviditelnější z nich je podle mého uvážení velikost těla. Nejmenší nektarivorní ptáci mají 2 g a musí o potravu soupeřit i s hmyzem (Brown et al. 1978). Naopak ti největší už nejsou tolik přizpůsobeni k příjmu nektaru a s tím souvisí i přizpůsobení jejich zobáku. Malá velikost kolibříků může být jednou z věcí, která mohla být pro vědce vždy atraktivní, protože je o nich k dispozici velké množství informací na rozdíl od strdimilů a kystráčeků, kde je sice také k dispozici dost informací, ale s kolibříky se to nemůže rovnat.

Velký zvrat nastal v části, která pojednává o poznacích o jazyku a o tom, jak se jazyk kolibříků plní nektarem. Ewald a Williams (1982) a mnoho autorů po nich tvrdilo, že nektar nateče do jazyka vzlínavostí. Rico-Guevara a Rubega ale přišli v roce 2011 s úplnou novinkou, že jazyk není pasivně plněn vzlínavostí, ale že lamely v jazyku se aktivně stahují po ponoření jazyka do nektaru. Mimoto jsem zjistila, že jazyky jednotlivých skupin nektarivorních ptáků se liší. Zatímco strdimilové a kolibříci mají jazyk rozvětvený na dvě části, kystráčekové mají jazyk kartáčovitý, což jim pomáhá při sběru nektaru nebo při sběru medovice, které se rozprostírají ve slabé vrstvě na velké ploše (Paton 1980, podle Paton a Collins 1989).

Nejzajímavější adaptací na nektarivorii je podobnost zobáku a květu, ze kterého ptáci sají nektar. Zobáky nektarivorních ptáků jsou více či méně zakřiveny a prodloužené, podobně jako květy, které navštěvují. Jak bylo ale už řečeno, mnoho z těchto ptáků saje nektar i z delších nebo kratších květů, než na jaký je jejich zobák uzpůsoben, což znamená, že nejsou odkázáni pouze na jeden typ květu.

S květem také souvisí to, jak pták z květu nektar saje. Pokud je květ visící, pak ptákovi nezbyvá nic jiného než vyvinout něco, co by mu pomohlo se ke květu dostat. A tím něčím je vířivý let, o kterém už bylo v souvislosti s kolibříky tolik napsáno, ale o vířivém letu strdimilů

se najde jen pár informací. Vířivý let je znám tím, že když pták zastaví, křídla při něm opisují ležatou osmičku. Ale pokud pták letí, opisují křídla elipsu, která se liší podle toho, jestli pták letí dopředu nebo vzad a jakou rychlostí.

Na počátku jsem zamýšlela zařadit kapitolu o přizpůsobení trávicího traktu nektarivorů, protože jak naznačil Gartrell (2000), nektarivoři mají menší svalnatý žaludek a kratší střevo než hmyzožraví ptáci stejné velikosti. Informací o této adaptaci je ale velmi málo, čímž se otevírá možnost dalšího zkoumání a publikování.

Problém, na který jsem často narážela je ten, že se mnoho dostupných studií věnuje pouze konkrétnímu druhu a konkrétní vlastnosti, např. peří mladých jedinců *Augastes scutatus* nebo teritorialita *Selasphorus rufus*. Pokud tato data není s čím porovnat, pokud není zkoumána jedna vlastnost na více druzích, je velice obtížné vyvodit z tohoto jednoznačné závěry. Navíc, jak je naznačeno výše, i přestože někteří autoři zkoumají jeden znak, každý tak činí trochu jinak, např. při měření délky křídel měří jedni délku složeného křídla, jiní naopak křídla nataženého (Collins a Paton 1989). Problémem také bylo, jak už bylo naznačeno, vysvětlit, proč kolibříci upadají do torporu a strdimilové a kystráčkové ne. Sami autoři tvrdí, že toto téma je velice složité a dosud není zcela pochopeno (Schleucher 2004) a ani sami autoři nejsou zajedno v tom, kdy můžeme definovat torpor a kdy jde o hypotermii. Jisté však je, že tyto nektarivorní ptáci nějakým způsobem reagují na změnu okolní teploty a na nedostatek potravy.

V množství dostupných informací o nektarivorních ptácích je značný nepoměr. Některým skupinám je věnováno více pozornosti, naproti tomu jiné skupiny zůstávají opomíjeny. To je jeden z důvodů, proč jsem si vybrala právě kolibříky, strdimily a kystráčky. A i když je o těchto třech skupinách celkem dostatek informací, nejvíce studií je věnováno kolibříkům.

7. Literatura

- Berns, Ch. M. a Adams, D.C.** (2010): Bill Shape and Sexual Shape Dimorphism between Two Species of Temperate Hummingbirds: Black-Chinned Hummingbird (*Archilochus alexandri*) and Ruby-Throated Hummingbird (*A. Colubris*). *AUK* **127**, 626-635.
- Brown, J.H. a Calder, W.A. a Kodric-Brown, A.** (1978): Correlates and Consequences of Body Size in Nectar-Feeding Birds. *American zoologist* **18**, 687-700.
- Carpenter, F.L., Paton, D.C. a Hixon, M.A.** (1983): Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proceedings of national academy of sciences of United States of America* **80**, 7259-7263.
- Clark, Ch.J. a Dudley, R.** (2009): Flight costs of long, sexually selected tails in hummingbirds. *Proceedings of royal society b-biological sciences* **276**, 2109-2115.
- Colins, B.G.** (1981): Nectar intake and water balance for two species of Australian honeyeater, *Lichmera indistincta* and *Acanthorhynchus superciliosus*. *Physiological zoology* **54**, 1-13.
- Collins, B.G.** (2008): Nectar Intake and Foraging Efficiency: Responses of Honeyeaters and Hummingbirds to Variations in Floral Environments. *AUK* **125**, 574-587.
- Collins, B.G. a Paton, D.C.** (1989): Consequences of differences in body mass, wing length and leg morphology for nectar-feeding birds. *Australian Journal of Ecology* **14**, 269-289.
- Downs, C.T. a Brown, M.** (2002): Nocturnal heterothermy and torpor in the Malachite Sunbird (*Nectarinia famosa*). *AUK* **119**, 251-260.
- Driskell, A.C. a Christidis, L.** (2004): Phylogeny and evolution of the Australo-Papuan honeyeaters (Passeriformes, Meliphagidae). *Molecular phylogenetics and evolution* **31**, 943-960.
- Ewald, P.W. a Williams, W.A.** (1982): Function of the Bill and Tongue in Nectar Uptake by Hummingbirds. *AUK* **99**, 573-576.
- Fleming, T. H. a Muchhala, N.** (2008): Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of biogeography* **35**, 764-780.
- Gartrell, B. D.** (2000): The nutritional, morphologic, and physiologic bases of nectarivory in Australian birds. *Journal of avian medicine and surgery* **14**, 85-94.
- Gill, F.B. a Wolf, L.L.** (1978): Comparative foraging efficiencies of some montane sunbirds in Kenya. *Condor* **80**, 391-400.
- González-Gómez, P.L. a Estades, C.F.** (2009): Is natural selection promoting sexual dimorphism in the Green-backed Firecrown Hummingbird (*Sephanoides ephaniodes*)?. *Journal of ornithology* **150**, 351-356.
- Greenewalt, C.H.** (1960): Hummingbirds. Doubleday&Co., New York, 176s.
- Chai, P. a Millard, D.** (1997): Flight and size constraints: Hovering performance of large hummingbirds under maximal loading. *Journal of experimental biology* **200**, 2757-2763.
- Janeček, Š., Patačová, E., Bartoš, M., Padyšáková, E., Spitzer, L. a Tropek, R.** (2011): Hovering sunbirds in the Old World: occasional behaviour or evolutionary trend?. *Oikos* **120**, 178-183.
- Kingsolver, J.G a Daniel, T.L.** (1983): Mechanical Determinants of Nectar Feeding Strategy in Hummingbirds: Energetics, Tongue Morphology, and Licking Behavior. *Oecologia* **60**, 214-226.
- Miller, R.S.** (1985): Why Hummingbirds Hover. *AUK* **102**, 722-726.

- Myers, S. a Brown, G. a Kleindorfer, S.** (2010): Divergence in New Holland Honeyeaters (*Phylidonyris novaehollandiae*): evidence from morphology and feeding behavior. *Journal of ornithology* **151**, 287-296.
- Paton, D. C. a Collins, B. G.** (1989): Bills and tongues of nectar-feeding birds: A review of morphology, function and performance, with intercontinental comparisons. *Australian journal of ecology* **14**, 473-506.
- Pyke, G.H.** (1981): Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. *Animal behaviour* **29**, 861-867.
- Rico-Guevara, A. a Rubega, M. A.** (2011): The hummingbird tongue is a fluid trap, not a capillary tube. *Proceedings of national academy of sciences of United States of America* **108**, 9356-9360.
- Schlamowitz, R. a Hainsworth, F.R. a Wolf, L.L.** (1976): On the tongue of sunbirds. *Condor* **78**, 104-107.
- Schleucher, E.** (2004): Torpor in birds: Taxonomy, energetics and ecology. *Physiological and biochemical zoology* **77**, 942-949.
- Stiles, F.G. a Altshuler, D.L. a Dudley, R.** (2005): Wing morphology and flight behavior of some North American hummingbird species. *AUK* **122**, 872-886.
- Suarez, R.K., Lighton, J.R.B, Brown, G.S. a Mathieu-Costello, O.** (1991): Mitochondrial respiration in hummingbird flight muscles. *Proceedings of national academy of sciences of United States of America* **88**, 4870-4873.
- Temeles, E.J.** (1996): A new dimension to hummingbird - Flower relationships. *Oecologia* **105**, 517-523.
- Temeles, E.J., Linhart, Y.B., Masonjones, M. a Masonjones, H.D.** (2002): The role of flower width in hummingbird bill length-flower length relationships, *Biotropica* **34**, 68-80.
- Temeles, E.J., Koulouris, C.R., Sander S.E. a Kress, W.J.** (2009): Effect of flower shape and size on foraging performance and trade-offs in a tropical hummingbird. *Ecology* **90**, 1147-1161.
- Tobalske, B.W. a Altshuler, D.L. a Powers, D.R.** (2004): Take-off mechanics in hummingbirds (Trochilidae). *Journal of experimental biology* **207**, 1345-1352.
- Tobalske, B.W.** (2010): Hovering and intermittent flight in birds. *Bioinspiration&Biomimetics* **5**,
- Veselovský, Z.** (2001): *Obecná ornitologie*. Academia, Praha, 360s.
- Warrick, D.R a Tobalske, B.W. a Powers, D.R.** (2005): Aerodynamics of the hovering hummingbird. *Nature* **435**, 1094-1097.
- Wells, D.J.** (1993): Ecological correlates of hovering flight of hummingbirds. *Journal of experimental biology* **178**, 59-70.
- Wolf, L.L.** (1975): Mechanism of Feather Replacement in a Hummingbird. *AUK* **92**, 152-152.
- Bent, A.C.** (1940): Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds, and their allies. United States National Museum, Bulletin 176.
- Bleiweiss, R.** (1999): Joint effects of feeding and breeding behaviour on trophic dimorphism in hummingbirds. *Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences* **266**, 2491-2497.

- Collins, B.G.** (1983): A first approximation of the energetics of Cape Sugarbirds (*Promerops cafer*) and Orange-breasted Sunbirds (*Nectarinia violacea*). *South African journal of zoology* **18**, 363-369.
- Collins, B.G. a Briffa, P.** (1984): Nocturnal energy expenditure by honeyeaters experiencing food shortage and low environmental temperatures. *Comparative biochemistry and physiology* **78A**, 77-81.
- Collins, B.G., Gary, G. a Packard, G.** (1980): energy assimilation, expenditure and storage by the Brown Honeyeater, *Lichmera indistincta*. *Journal of Comparative Physiology* **137**, 157-163.
- Darwin, Ch.** (1876): Effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom. John Murray, London, 524s.
- Earls, K.D.** (2000): Kinematics and mechanics of ground take-off in the starling *Sturnis vulgaris* and the quail *Coturnix coturnix*. *Journal of experimental biology* **203**, 725-739.
- Epting, R.J.** (1980): Functional dependence of power for hovering on wing disc loading in hummingbirds. *Physiological zoology* **53**, 347-357.
- Feinsinger, P. a Colwell, R.K.** (1978): Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American zoologist* **18**, 779-795.
- Feinsinger, P., Colwell, R.K., Terborg, J. a Chaplin, S.B.** (1979): Elevation and the morphology, flight energetics and foraging ecology of tropical hummingbirds. *American naturalist* **113**, 481-497.
- Ford, H.A., Paton, D.C. a Forde, N.** (1979): Birds pollinators of Australian plants. *New Zealand journal of botany* **17**, 509-519.
- Hainsworth, F.R.** (1973): On the tongue of the hummingbird: its role in the rate and energetics of feeding. *Comparative biochemistry and physiology* **46A**, 65-78.
- Hainsworth, F.R.** (1978): Feeding: models of costs and benefits in energy regulation. *American zoologist* **18**, 701-714.
- Heppner, F.H. and Anderson, J.G.T.** (1985): Leg thrust important in flight take-off in the pigeon. *Journal of experimental biology* **114**, 285-288.
- Hixon, M.A., Carpenter, F.L. a Paton, D.C.** (1983): Territory area, flower density and time budgeting in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. *American naturalist* **122**, 366-391.
- Cheke, R.A.** (1971): Temperature rhythms in African montane sunbirds. *Ibis* **113**, 500-506.
- Keighery, G.J.** (1982): Bird-pollinated plants in Western Australia. In: **Armstrong, J.A., Powell, J.M. a Richards, A.J.**: Pollination and evolution. Royal botanic garden, Sydney, 108s.
- Kodric-Brown, A., Brown, J.H., Byers, G.S. a Gori, D.F.** (1984): Organization of a tropical island community of hummingbirds and flowers. *Ecology* **65**, 1358-1368.
- Lanyon, W.E.** (1963): Biology of birds. Natural History Press, New York, 186s.
- Ley, A.C. a Classen-Bockhoff, R.** (2009): Pollination syndromes in African Marantaceae. *Annals of botany* **104**, 41-56.
- Lyon, D.L.** (1976): A montane hummingbird territorial system in Oaxaca, Mexico. *Wilson Bulletin* **88**, 280-299.
- Maddocks, T.A. a Geiser, F.** (1997): Energetics, thermoregulation and nocturnal hypothermia in Australian Silver-eyes. *Condor* **99**, 104-112.
- Montgomerie, R.D.** (1984): Nectar extraction by hummingbirds: response to different floral characters. *Oecologia* **63**, 229-236.

- Paton, D.C.** (1974): Pollination by birds in some native plants. BSc (Hons) thesis. University of Adelaide.
- Paton, D.C.** (1980): The importance of manna, honeydew and lerp in the diet of honeyeaters. *Emu* **80**, 213-226.
- Paton, D.C.** (1985): Food supply, population structure and behaviour of New Holland Honeyeaters *Phylidonyris novaehollandiae* in woodland near Horsham, Victoria. In: **Keast, A., Recher, H.F., Ford, H. a Saunders, D.:** Birds of eucalypt forest and woodland, Surrey Beatty, Sydney, 384s.
- Paton, D.C., Dorward, D.F. a Fell, P.** (1983): Thiamine deficiency and winter mortality in Red Wattlebirds *Antochaera carunculata* in suburban Melbourne. *Australian journal of zoology* **31**, 147-154.
- Paton, D.C. a Ford, H.A.** (1977): Pollination by birds of native plants in South Australia. *Emu* **77**, 73-85.
- Paton, D.C. a Ford, H.A.** (1983): The influence of plant characteristics and honeyeater size on levels of pollination in Australia plants. In: Jones, C.E. a Little, R.J.: Handbook of experimental pollination biology. Van Nostrand Reinhold, New York, 558s.
- Pyke, G.H.** (1980): The foraging behaviour of Australian honeyeaters: a review and some comparisons with hummingbirds. *Australian Journal of Ecology* **5**, 343-369.
- Reinertsen, R.E.** (1996): Physiological and ecological aspects of hypothermia. Avian energetics and nutritional ecology. Chapman and Hall, New York,
- Schoener, T.W.** (1968): Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* **49**, 123-141.
- Stiles, F.G.** (1980): The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis* **122**, 322-343.
- Stolpe, V.M. a Zimmer, K.** (1939): Der Schwirrflug des Kolibri im Zeitlupenfilm. *Journal of ornithology* **87**, 136-155.
- Temeles, E.J. a Roberts, W.M.** (1993): Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds. *Oecologia* **94**, 87-94.
- Tobalske, B.W., Warrick, D.R., Clark, C.J., Powers, D.R., Hedrick, T.L., Hyder, G.A. a Biewener, A.A.** (2007): Threedimensional kinematics of hummingbird flight. *Journal of experimental biology* **210**, 2368-2382.
- Weymouth, R.D., Lasiewski, R.C a Berger, A.J.** (1964): The tongue apparatus in hummingbirds. *Acta Anatomica* **58**, 252-270.
- Wolf, L.L., Hainsworth, F.R. a Gill, F.B.** (1975): Foraging efficiency and time budgets in nectar-feeding birds. *Ecology* **56**, 117-128.
- Wolf, L.L., Stiles, F.G. a Hainsworth, F.R.** (1976): Ecological organization of a tropical, highland hummingbirds community. *Journal of animal ecology* **45**, 349-379.