

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Denisa Bovšková**

**Ekologické souvislosti mezi morfologií a výběrem prostředí u pěvců**

Ecological links between morphology and habitat selection in passerines

**Bakalářská práce**

**Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.**

Praha 2015

**Poděkování:**

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Davidu Hořákovi, Ph.D. za veškerou pomoc při vedení této práce, především za jeho neuvěřitelnou trpělivost a ochotu. Chtěla bych také poděkovat své rodině, přátelům a příteli, kteří mi byli oporou a po celou dobu mě podporovali.

**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:

Podpis:

## Obsah

1. Úvod .....	5
2. Ekologické souvislosti mezi velikostí těla a výběrem prostředí .....	6
3. Souvislosti mezi morfologií zobáku a výběrem prostředí .....	8
4. Výběr prostředí a lokomoční aparát .....	10
4.1. Křídlo a preference habitatu .....	10
4.1.1. Délka křídla a výběr prostředí .....	10
4.1.2. Tvar křídla ve vztahu k habitatu .....	12
4.1.3. Zatížení křídel a habitat .....	13
4.1.4. Obrás křídla a výběr prostředí .....	14
4.1.5. Vliv sezonality na morfologii křídla a habitatové preference .....	14
4.1.6. Extrémní podmínky a vztah k morfologii .....	15
4.1.7. Prostředí ostrovů a vliv na morfologii .....	15
4.2. Zadní končetina a habitatové preference .....	16
4.2.1. Délka zadních končetin a výběr prostředí .....	16
4.2.2. Pozemní způsob života vs. Pohyb ve větnoví, vliv morfologie .....	17
4.2.3. Preference travnatých ploch vs. rákosí .....	18
4.2.4. Morfologie a jemná habitatová variabilita .....	18
4.2.5. Morfologie a život na vertikálních strukturách .....	18
4.2.6. Morfologie zadních končetin v extrémních podmínkách .....	19
4.2.7. Ostrovy a morfologie končetin .....	19
4.2.8. Struktura chodidla a výběr prostředí .....	20
4.3. Morfologie ocasních per a preference prostředí .....	22
5. Závěr .....	24
6. Seznam použité literatury .....	26

## **Abstrakt**

Tato bakalářská práce pojednává o vztahu morfologie pěvců k výběru prostředí, ve kterém žijí. Jedná se o přehled komparativních studií zabývajících se tímto vztahem u blízce příbuzných skupin pěvců. Druhy můžeme rozdělit na hlavní skupiny na základě habitatových preferencí. Ty ovlivňují zejména morfologii pohybového aparátu. Druhy otevřených habitatů upřednostňují pohyb ve vzduchu nebo preferují pohyb po zemi. Liší se v morfologii křídel a běháku, kde mají vzdušné druhy prodloužená křídla a pozemní druhy naopak prodloužený běhák. Křídla odrážejí četnost pohybu ve vzduchu, prodloužený běhák pohyb po zemi. Ten měli delší i druhy pozemní, jedná se tak pravděpodobně o přizpůsobení k běhu a pedální lokomoci. Prodloužený běhák mají i pozemní druhy žijící ve vegetaci. Druhy upřednostňující vyšší vegetační patra mají zkrácené zadní končetiny, pravděpodobně jako přizpůsobení k pohybu ve větvích. Druhy se mezi sebou liší ve velkém množství jemných morfologických rozdílů, které vedou k preferencím jemných struktur prostředí v rámci výše zmíněných habitatových typů. Kromě těchto závislostí byly zjištěny i informace o novém náhledu na výběr prostředí odvíjející se od morfologie některých znaků. Například závislost ptačí habitatové preference na morfologii zobáku, která bývá spíše připisována velikosti a druhu potravy.

**Klíčová slova:** výběr habitatu, ekomorfologie, morfologie, ptáci

## **Abstract**

The thesis is focused on relations between avian morphology and habitat selection. This is a summary of comparative studies, dealing this problematics in closely related groups of passerines. Generally, we can classify species to two main groups according to habitat preferences. Aerial species have longer wings probably as a result of adaptation on move in the air and open spaces. In contrast, ground species have generally longer legs as adaptation for running on the ground and pedal locomotion. Longer tarsi are also documented in ground species living in vegetation cover. Species which prefer tall vegetation have short leg probably for better move in branches. Less pronounced morphological differences further reflect habitat preferences at smaller spatial scales within habitat types mentioned above. In addition, some studies reveal that morphological variation reported frequently as reflecting adaptations to feeding preferences shows some links to environmental variation (substrate structure) independent of diet composition, such as bill morphology.

**Key words:** habitat choice, ecomorphology, morphology, birds

## 1. Úvod

Mezi morfologií a výběrem prostředí je u ptáků mnoho ekologických souvislostí, nelze totiž popřít fakt, že jinak specializované druhy obývají jiné prostředí (Fretwell 1969). Rozdílný vzhled morfologických znaků je favorizován v odlišných ekologických podmínkách (Vanhooydonck et al. 2009) a každý druh je adaptován na lokální optimum, ve kterém žije a to umožňuje jeho efektivní přežívání (Van Valen 1965). Je mnoho faktorů, které jsou důležité pro výběr habitatu u ptáků, jako například dostupnost potravy (Schluter 1982), koexistence druhů (Landmann a Winding 1993,1995; Svårdson 1949; Terborgh 1971), potravní chování a zvyky (Norberg 1979; Martin 1988). Vlivná je i migrace druhů (Leisler a Winkler 2015) a predace (Mulvihill a Chandler 1990; Martin 1988).

Ekologická podobnost druhů se odráží v morfologickém vzhledu (Ricklefs a Travis 1980; Miles a Ricklefs 1984). Vztah ekomorfologie je obvykle zkoumán porovnáváním morfologie různých druhů, jejich výběrem prostředí a chováním v něm (Norberg 1979; Miles a Ricklefs 1984). Velký tlak je u většiny druhů obecně kladen především na pohybový aparát. Role znaků při soužití druhů a využívání habitatu se může lišit u jednotlivých skupin (Lu et al. 2011).

Studujeme-li vztah prostředí a morfologického vzhledu ptáků, je vhodné zaměřit se na rozdílnost v rámci užších příbuzenských skupin. Nejlepší výsledky poskytují studie, kde je tento vztah zkoumán u blízce příbuzných skupin nebo rodů. Porovnáváním blízce příbuzných druhů, poddruhů nebo pohlaví lépe odhalíme pravou podstatu vztahu mezi morfologií a volbou životního prostředí. Je tak odfiltrován vliv fylogeneze a tak můžeme porovnat, za kterými rozdíly stojí právě rozličné vlastnosti prostředí nebo způsob jeho využívání, než dlouhá cesta fylogenetického vývoje.

Cílem této práce je zjistit, jak se ekologická podobnost druhů odráží v morfologickém vzhledu právě u blízce příbuzných druhů pěvců, a zda je tento vztah shodný s obecnými znalostmi o vztahu prostředí a morfologie u ptáků. Dalším cílem je vytvoření přehledu o významu jednotlivých znaků a jejich vztahů k prostředí případně jejich závislosti mezi sebou.

## 2. Ekologické souvislosti mezi velikostí těla a výběrem prostředí

Velikost těla je spolu s tělesnou hmotností častou součástí výzkumů zaměřených na studium ekomorfologických vztahů. Tělesná velikost je obvykle měřena od špičky zobáku po kořen nebo špičku ocasu. Tělesná hmotnost může být ovlivněna aktuální kondicí jedince, ale je obecně používanějším a lépe měřitelným znakem. Rozrůzněnost z hlediska velikosti druhů je nápadným znakem, ve kterém se mohou ptáci lišit. Důvodem zkoumání rozměru druhů je to, že tato morfologická vlastnost je důležitým a nápadným prvkem ovlivňujícím volbu habitatu, ve kterém pták žije. Stejně jako všechny ostatní znaky je tělesná velikost ovlivněna mnoha faktory (Vanhooydonck et al. 2009). Kromě morfologických rozdílů v rámci blízké příbuzných skupin se (především) velikost těla odráží i v rámci pohlaví (Figuerola 1998).

Malé druhy pěvců jsou obecně vázanější na prostředí s větším množstvím vegetace různého druhu i struktury. Oproti svým příbuzným se menší druhy snáze pohybují ve spletité vegetaci. Také jejich nižší váha umožňuje pohyb v širším spektru vegetačních typů, kde jsou velké druhy omezeny na silnější struktury habitatu, které unesou jejich těžší váhu. Silnější struktury vegetace jsou zpravidla v nižších stromových patrech, stejně tak je pro těžké druhy stabilním podkladem většina substrátů na zemi. Vrchní stromová patra a konce větví jsou zpravidla tvořeny tenkými větvičkami, a tak udrží pouze nejlehčí druhy (Grant 1966). Uvedené rozdíly můžeme pozorovat např. u bělořitů. Menší druhy obývají vegetaci, zatímco větší druhy bělořitů žijí na stepích, kde upřednostňují pohyb po zemi (Kaboli et al. 2007). Vztah velikosti k stabilitě podkladu ukazují i dva himalájské druhy rehků, s překrývajícím se výskytem, lišící se velikostí těla. Rehek běločapkový (*Chaimarrornis leucocephalus*) je větší, pomocí pedální lokomoce se pohybuje po kamenitých plochách a balvany využívá jako rozhledny. Rehek modročelý (*Phoenicurus frontalis*), menší z obou druhů, používá k rozhlížení malé větvičky. Oba druhy taktéž volí i jinou potravní techniku. Menší rehek modročelý používá častěji pohyb ve vzduchu (Landmann a Winding 1993). Kaboli et al. (2007) potvrzuje přítomnost druhů s nízkou hmotností na malých větvičkách u bělořitů. Uvádí osobní pozorování větších druhů v takovéto vegetaci. Větší druhy v husté vegetaci sedaly na několik větviček najednou s široce rozkročenýma nohama pro lepší udržení stability, případně se ve vegetaci zdržovaly na větších a odumřelých větvích.

Stejný vztah lze předpokládat nejen mezi jednotlivými habitaty jako je například les a louka, ale i v rámci stavby vegetace, například vzhledem k výšce a typu stromů nebo keřů. V rámci vegetace najdeme mnoho habitačních typů, které stejně jako otevřené plochy mohou

mít různou strukturu. Druh *Oenanthe cypriaca* žije v lesních porostech, jiný druh je vázán na křoviny např.: *Oenanthe leucara*, to ukazuje preference v rámci typu porostu (Kaboli et al. 2007). Důležitost specifického habitatu ve vztahu k velikosti druhu prokazují budničci rodu *Phylloscopus*. Nejmenší druhy jsou vázány na vyšší patra vegetace, na tenčí a menší větvičky, zatímco jejich větší příbuzní obývají vegetační patra blízko u země (Forstmeier a Keßler 2001). Méně jasný je vztah druhů k délce jehličí. Zde menších druhů budničků byly častější na krátkém jehličí, u větších druhů naopak převládalo jehličí delší. Výskyt vázaný na jehličí je v práci diskutován i s možným zapříčiněním v potravní technice (Forstmeier a Keßler 2001). Možným vysvětlením může být právě velikost. Menší druhy se o delší jehlice mohou poranit nebo jim ztěžovat pohyb mezi nimi. Krátké jehličí je pro ně bezpečné, stejně tak jako větším druhům nevádí jehličí delší. Koncové větvičky mají často také kratší jehlice než části větví blíže ke kmeni. Menší druhy zároveň upřednostňují právě okrajové části větví, listoví a jehličí. Větší druhy poskakují blíže u kmene (Carrascal et al. 1990). Dalším druhem, který potvrzuje výskyt malých druhů na koncových částech větví je například sýkora uhelníček (*Parus ater*). Ta má vůči ostatním zkoumaným sýkorám (*P. cristatus*, *P. montanus*) nejmenší váhu a pohybuje se ve vnějších částech koruny, nejdále od kmene. Ostatní druhy s nízkou hmotností s modřinkou sdílejí její preference k tenkým koncovým větvím. Výrazně těžší sýkora parukářka (*P. cristatus*) a sýkora lužní (*P. montanus*) používají silnější části větví blíže ke kmeni, nebo tráví čas i na zemi (Norberg 1979). Alatalo a Moreno (1987) našli stejný rozdíl v habitatové preferenci sýkory uhelníčka (*Parus ater*) a sýkory lužní (*P. montanus*).

Větší druhy jsou zvýhodněny i z hlediska síly. Ta může sloužit k zvedání nebo odlamování kousků kůry, pod kterou se nalézá potrava (Norberg 1979). Zajímavá je i pozitivní korelace velikosti s mechovým porostem stromů zjištěná u poddruhů klouzálka klínzobého (*Glyphorhynchus spirurus*). Podruhy žijí na obou stranách pohoří And. Populace obou poddruhů se velikostně liší v závislosti na mechové pokrývce stromů. S větší mechovou pokrývkou je i velikost klouzálků větší (Milá et al. 2009). Pro největší druhy je pohyb ve vegetaci neefektivní. Upřednostňují proto volné habitaty s velkým množstvím prostoru, kde mohou využívat pohyb na zemi nebo ve vzduchu. Habitatů otevřeného charakteru je více typů, na ně jsou vázané druhy různých velikostí. Vliv této variability se ukazuje na bělořitech rodu *Oenanthe*. Na otevřených habitatech s krátkým travnatým porostem jsou druhy poměrně těžké (*Oenanthe leucura*, *O. monticola*), naopak na otevřených habitatech pouštního charakteru je váha druhů (*Oenanthe monacha*, *O. leucopyga*, *O. alboniger*) nízká

(Kaboli et al. 2007). Nízká váha druhů z pouštních lokalit je diskutována s častým pohybem ve vzduchu na velkých volných plochách a teritoriích. Důvodem může být vzhledem k vysokým teplotám i Bergmanovo pravidlo (Kaboli et al. 2007). Modráček alpínský (*Grandala coelicolor*) z opačných extrémních podmínek vysokopoložených himalájských luk a skal se vyznačuje vysokou hmotností (Landmann a Winding 1993). Větší váha pro něj může být výhodnější především z hlediska stability v silném větru. Významný vliv na hmotnost má rozdíl v protikladných podmínkách obou extrémních habitatů. Také druhy obývající volné plochy s kratším travnatým porostem (*Oenanthe monticola* a *O. bottae*) jsou menší než druhy, které nalezneme na plochách kamenitého rázu (Kaboli et al. 2007). Kamenitý charakter habitatu modráčka může být dalším zapříčiněním jeho vysoké váhy.

Druhy, které se vyznačují střední velikostí, se u rodu *Oenanthe* ukázaly být habitatově nespécializované se sklonem k občasným migracím. (Kaboli et al. 2007). Modropláštník nádherný (*Malurus cyaneus*) měl větší velikost ve spojitosti s širší nikou, a to především na ostrovech (Schlotfeldt a Kleindorfer 2006).

### 3. Souvislosti mezi morfologií zobáku a výběrem prostředí

Nejčastěji zkoumaným morfologickým znakem je u pěvců zobák, který ovlivňuje především rozdělení prostředí v rámci mikrohabitatu. Mnoho ekologických jevů je závislých na schopnosti efektivně získávat potravu a schopnosti být úspěšnější než ostatní. To se může odrážet v schopnosti se nejlépe přizpůsobit (Cody 1985). Pomineme-li tento vztah a zaměříme se pouze na souvislost mezi morfologií zobáku a daným prostředím (což nemusí být vždy jednoznačné), je informací výrazně méně, obzvláště při porovnávání příbuzných druhů.

Otevřenou vegetaci vyhledávají druhy budníčků (rod *Phylloscopus*) s velkým zobákem, pohybující se ve vzduchu, kde i loví. Zobák takovýchto druhů je široký a tlustý. Naopak druhy, které žijí v husté vegetaci, jako například v houští, mají zobák malý a krátký (Forstmeier a Keßler 2001).

Lesní druhy, které hledají potravu na zemi nebo na větvích střední velikosti mají tlustý a krátký zobák. Naopak sýkora uhelníček (*Parus ater*) osidluje krajnější konce větviček, než je typické vzhledem k jejím ostatním znakům (především dlouhému běháku). Má však na rozdíl od ostatních druhů, tenký dlouhý zobák, který umožňuje sběr potravy i mezi dlouhým

jehličím a větvičkami, kde druhy s krátkým tlustším zobákem nejsou potravně úspěšné (Carrascal et al. 1990). Elzen et al. (1987) našli také stejný vztah mezi běhákem a tvarem zobáku u afrických pěnkavovitých ptáků rodu *Carduelidae* (podle Carrascal et al. 1990). Preference mikrohabitatu z hlediska morfologie zobáků dvou druhů hýlu z oblasti Tibetu se ukázala jako významná pro jejich koexistenci ve zdejším prostředí. Hýl větší (*Carpodacus rubicilloides*) užívá svůj silný velký zobák k požírání luskovitých plodů, naproti tomu druh hýl růžovobřichý (*Carpodacus eos*), který má menší zobák, sbírá menší semena různých rostlin na zemi (Lu et al. 2011). Již zmíněná mechová pokrývka stromů má u klouzálků vliv nejen na velikost, ale i na morfologii zobáku. Klouzálci klínzobí s větším zobákem se vyskytovali v oblastech, kde byla na kmenech větší mechová pokrývka (Milá et al. 2009). Větší zobák je především z hlediska délky výhodný pro sběr potravy z mechu nebo jiných struktur. Morfologie zobáku koreluje právě se strukturou podkladu, na kterém druhy hledají potravu nebo s jejich potravní technikou. Obojí podle Carrascala et al. (1990) souvisí s preferovaným prostředím, nikoliv s velikostí kořisti.

Schlotfeldt a Kleindorfer (2006) uvádí, že větší zobáky mají druhy, které jsou více generalistické. Tyto závěry jsou odvozeny z porovnání ostrovních a pevninských populací australského modropláštěníka nádherného (*Malurus cyaneus*). Ostrovní populace byla více generalistická a měla právě větší zobák. S tímto tvrzením se shodují výsledky studie na rákosnících (*Acrocephalus* spp.), kde byly porovnávány rozdíly mezi ostrovy a pevninou. Druhy s dlouhými, vyššími zobáky byly více na ostrovech. Nejvíce výrazný byl tento rozdíl u malých druhů. Malé druhy s velkými zobáky měli širší niku (Leisler a Winkler 2015).

Součástí měření zobáku jsou často i hmatová pera. Jedná se o druh peří vlasovitého tvaru především v oblasti okolo zobáku. Mnoho autorů ho spojuje s vyhledáváním potravy a pohybem ve vzduchu. Význam této struktury zatím není příliš znám (Stettenheim 1974 podle Schulenberg 1983). Podle Leislera a Winklera (2015) mají tuto strukturu kratší ostrovní druhy, které se pohybují více na zemi. Kratší hmatová pera mají zemní druhy rákosníků (*Acrocephalus* spp.). Ptáci z čeledi Tyrannidae, jenž mají toto peří nejlépe vyvinuté, jsou charakteristicky útočící vzhůru na spodní stranu listů, naopak absence hmatového peří je u nich vázaná k posedávání a sběru potravy na větvičkách (Fitzpatrick 1985).

#### 4. Výběr prostředí a lokomoční aparát

Pohyb je nejdůležitější aktivitou, od níž se u pěvců odráží přežívání a ekologie druhu. Je základním parametrem pro veškeré životní aktivity, a proto je nejlepším ukazatelem vztahu mezi morfologií a prostředím. Právě u ptáků je významně rozdílný od většiny ostatních obratlovců celkově, a tak je pro studium obzvláště zajímavým objektem. Dolní i horní končetiny jsou běžně různě modifikované a dobře odrážejí rozdělování ekologického prostoru a preference prostředí. Nacházíme zde velké mezidruhové rozdíly. U rákosníků rodu *Acrocephalus* bylo 50,8% rozdílů mezi druhy dáno právě rozdílností v létacím aparátu (Leisler et al. 1989), což ukazuje velkou míru variability a význam průzkumu vlastností létacího aparátu ve vztahu k výběru prostředí, ve kterém druhy žijí. Velký význam má nejen celkový habitat, ale důležité a zajímavé jsou především mikrohabitatové preference.

##### 4.1. Křídlo a preference habitatu

Křídla jsou zkoumána především s ohledem na jejich délku, která dobře vypovídá o velikosti těla, a druhy jsou často porovnávány na jejím základě (Francis a Cooke 1986). Dalšími zkoumanými znaky je poměr stran a s ním i nosná plocha a zatížení křídla (Kaboli et al. 2007). Velkou roli hrají všechny vlastnosti křídla, které dohromady tvoří propracovaný funkční komplex (Forstmeier a Keßler 2001; Vanhooydonck et al. 2009). Křídlo je nejčastěji adaptované na strategii letu a četnost jeho užívání. Morfologii křídla také velmi ovlivňují vlastnosti peří. To může podléhat více sezónním změnám, než stálé skeletální struktury (Norberg 1979), a mít tak vliv na další ekologické vztahy.

##### 4.1.1. Délka křídla a výběr prostředí

Od délky a poměru stran křídla se odvíjí další morfologické jevy, jako je zatížení křídla a jeho tvar. Parametry křídla spolu většinou přímo souvisí, názvy jsou často pouze synonymy, ale nemusí se vždy shodovat ve významu nebo způsobu měření. Vzhled křídla je vázán k mnoha vlivům počínaje snahou pohybovat se ve svém životním prostředí, efektivně získávat potravu a konče potřebou migrovat na dlouhé vzdálenosti. Obecně známým jevem je prodlužování délky křídla s větším množstvím pohybu ve vzduchu a tím zároveň i výběr otevřenějšího prostředí. To vyplývá i z faktu, že dlouhá křídla jsou nepraktická pro pohyb v husté vegetaci (Norberg 1979). Vzhledem k malému množství prostoru může ve vegetaci dojít k poškození struktur křídla, nebo pohyb není efektivní. Neobratný pohyb může svojí hlasitostí přitahovat

predátory nebo plašit kořist. U budníčků rodu *Phylloscopus* je větší délka křídla vázána na druhy otevřené vegetace s častým pohybem ve vzduchu. Naopak krátká křídla mají druhy žijící v husté vegetaci u země (Forstmeier a Keßler 2001), stejně jak udává obecná predikce. Taktéž druhy himalájských rehků obývajících křovinaté houštiny (*Erithacus pectoralis*, *E. chrysaeus* a *Hodgsonius phoenicuroides*) mají většinou křídla krátká. Naopak rehci otevřenějších habitatů (*P. frontalis*, *C. chaimarrornis*, *Erithacus cyanurus*) mají křídla delší (Landmann a Winding 1993). Výsledky ukazují na pravdivost obecného tvrzení vlivu krátkých křídel na pohyb ve vegetaci nebo pozemní způsob života v rámci příbuzných druhů. Další uvedená práce poukazuje na možnost vlivu hustoty vegetace na populace u klouzálka klínozobého. Hustota vegetace je pro morfologickou strukturu křídla populací významnější než habitatový typ a struktura. U populací klouzálka vyskytujících se v Andách na lokalitách s nižší hustotou stromů žijí jedinci s delšími křídly, než v populaci obývajících hustší les (Milá et al. 2009).

Otevřené prostory s kamenitými nebo travnatými pláněmi jsou také výsadou krátkokřídlých druhů, vyjma druhů, které se pohybují převážně ve vzduchu nebo podnikají dlouhé migrační cesty. To potvrzuje studie na bělořitech rodu *Oenanthe*, kde je krátkokřídlost spojena i s hnízděním na zemi nebo v norách (Kaboli et al. 2007). Skupina himalájských rehků z čeledi drozdovití (Turdidae) obývajících vysoko položené oblasti je tvořena mnoha druhy s různým překrytím výskytů. Proto je tato skupina dobrým objektem pro studium preferencí ekologického prostoru pomocí morfologické rozrůzněnosti. Druhy žijící převážně v husté vegetaci a v podrostu nebo na zemi (*Hodgsonius phoenicuroides*, *Erithacus pectoralis*, a *E. chrysaeus*) mají krátká a kulatá křídla a jsou špatnými letci (Landmann a Winding 1993). Tyto druhy navštěvují husté houštiny a kamenité stráně nad hranicí lesa (Ali a Ripley 1987 podle Landmann a Winding 1993). Dlouhá křídla by jim neumožňovala dostatečný rozmach křídel v husté vegetaci (Norberg 1979; Landmann a Winding 1993). Obratnost zde u křovinných druhů (*Hodgsonius phoenicuroides* a *Erithacus chrysaeus*) nahrazuje dlouhý stupňovitý ocas (Landmann a Winding 1993).

Nejvýraznější vliv má na úrovni blízké příbuzných druhů jemná variabilita prostředí a výběr mikrohabitatu, kde dochází k rozdělení ekologického prostoru. U druhů, které žijí ve stejném prostředí i jeho stejných částech, jako například v této práci na jehličnatých stromech, tak dochází k vymezení prostoru, který využívají. Druhy využívající vertikální plochu kmene stromů jako například šoupálci dlouhoprstí (*Certhia familiaris*), kteří po kmenech šplhají s

hlavou vzhůru, mají nejdelší křídla ze zkoumané skupiny. Šoupálci nepotřebují přelétávat mezi větvemi, ale pouze mezi jednotlivými stromy, kde se snáší k spodní části stromů pod větve. Delší křídla mu při pohybu po holém kmeni nepřekáží, naopak někdy křídla používá jako oporu při šplhání vzhůru po kmeni. Sýkora lužní (*Parus montanus*) také využívá vertikální strukturu kmenů, ale oproti šoupálkovi je ovlivněna pohybem ve větvích a mezi jehličím, kde žije i sýkora parukářka (*Parus cristatus*). Tyto sýkory mají křídla kratší, (Norberg 1979), dlouhá křídla by jim v tomto prostředí neumožňovala obratný pohyb.

Možnou příčinou prodloužení křídel některých druhů je migrační chování, jako třeba u sýkory uhelníčka (*Parus ater*) a králíčka obecného (*Regulus regulus*). Norberg (1979) uvádí možné zapříčinění delších křídel těchto druhů v jejich částečném migračním chování, které ostatní zkoumané druhy nemají.

#### 4.1.2. Tvar křídla ve vztahu k habitatu

Šířka spolu s délkou křídla udává poměr stran, ten zároveň určuje zatížení křídla, od něž se odvíjí různé letové schopnosti a přizpůsobení spojená s pohybem v prostředí určitých parametrů. Druhy pěvců s širokými křídly se pohybují ve vyšší vegetaci, kde dochází například u rodu *Acrocephalus* k častějším přeletům. Kontrastem je nízká spletená vegetace, kde dochází spíše k hopsání a křídla jsou úzká (Leisler et al. 1989). Druhy lesních jehličnatých porostů mají obecně křídla spíše široká, přesto zde najdeme rozdíly v závislosti na upřednostňované habitatové struktuře (Norberg 1979). Vegetace udává i kulatost křídel, kde kulatá křídla lesních druhů přechází na otevřených lokalitách do špičatého tvaru. Skupina rehků dokazuje, že křovinné druhy jako například *Erithacus pectoralis* mají křídla kulatější než druh z otevřených habitatů (Landmann a Windings 1993). Budníčci rodu *Phylloscopus*, které zkoumali Forstmeier a Keßler (2001) tento jev dokazují také. Křídla špičatého tvaru mají spojitost s otevřeným prostorem, který je využíván k aktivitám ve vzduchu a naopak kulatost spojena s druhy obývajícími hustou vegetaci, kde let není snadný. Také zkoumané druhy, které se vyskytovaly blízko země v husté vegetaci, měly křídla kulatější oproti druhům z vegetace nižší hustoty nebo žijící ve vyšších vegetačních patrech (Forstmeier a Keßler 2001). Kulatější křídla měly i křovinné druhy bělořítů hnízdící na zemi a všechny zemní druhy. Zemní bělořiti měli kulatá křídla a byli z travnatých plání i kamenitých ploch, hnízdící na zemi nebo v norách. Jednalo se o druhy, které využívají především pedální lokomoce, a tak u nich nedošlo k výrazným adaptacím pro let. U tohoto rodu měly výrazně špičatá křídla

pouze druhy migrující (Kaboli et al. 2007), což tuto myšlenku potvrzuje, stejně jako názor dalších autorů, že špičatý tvar křídel je vázán k migraci (Kaboli et al. 2007; Leisler a Winkler 2015; Vanhooydonck et al. 2009). Ve vlhčích oblastech jsou rovněž křídla kulatější a vegetace má zde větší hustotu. Stejně tak jako v průběhu roku ve vlhkých obdobích, jak ukazuje pěnkavka prostřední (*Geospiza fortis*), která vykazovala tento jev. V sušších oblastech a v sušších obdobích měla křídla víc tvarovaná do špičky (Vanhooydonck et al. 2009).

#### 4.1.3. Zatížení křídel a habitat

Relativní plocha křídla (zatížení křídla) souvisí s frekvencí a délkou letu a vztahuje se tak k rozmístění zdrojů v habitatu (Vanhooydonck et al. 2009). Podle Norberga (1979) je relativní plocha křídla záležitostí především potravní techniky a techniky letu, druhy stejné geometrie těla s rozdílnou vahou se budou v zatížení křídel lišit. Zatížení křídel je tedy odvozené od plochy křídla vzhledem k váze, kterou křídlo nese. Rehci žijící v otevřených himalájských habitatech mají nižší zatížení křídel, než jejich příbuzní žijící ve vegetaci, především v houštinách a křovích. Nízká relativní plocha křídla je spojovaná i s vzdušným lovem z větviček (Landmann a Winding 1993), kde je let opět výraznou složkou. Druh jako je králíček obecný (*Regulus regulus*), který více využívá pohyb ve vzduchu, má nižší zatížení křídel. Králíček a šoupálek dlouhoprstý mají nízké zatížení křídel a používají pomalý a obratný let. Nízké zatížení křídel je podle Norberga (1979) adaptací pro pomalý let a plachtění. Druhy s nízkou relativní plochou křídla si tedy volí habitaty otevřených charakteristik, nebo svojí morfologii využívají při potravním chování.

Druhy s vysokou relativní plochou křídla preferují houštiny a keře (Landmann a Winding 1993). U druhů z jehličnatých lesů, kteří poskakují po zemi nebo větvičkách, jako například sýkora parukářka (*Parus cristatus*), je relativní plocha křídel je rovněž vysoká. Vysoké zatížení křídel křovinných druhů a druhů obývajících vegetaci souvisí s nízkým používáním letu, který je v husté vegetaci neobratný. Jak již bylo zmíněno, život ve vegetaci je spojen s kratšími křídly, což zvyšuje poměr váhy k nosné ploše křídla, a tak zvyšuje relativní plochu křídla. Sýkora lužní (*Parus montanus*) se pohybuje především po částech větví, kde nejsou jehlice, tedy blíže ke kmeni a přímo po něm v pozici hlavou nahoru. Má vysoké zatížení křídel, je více přizpůsobena pohybu po kmeni než k obratnému letu, což souhlasí s ekologií této sýkory (Norberg 1979).

#### 4.1.4. Obrys křídla a výběr prostředí

Některé studie uvádí i tvar obrysu křídel, který je u některých druhů vykrajovaný u jiných naopak hladký. Přítomností tohoto jevu se zabývala především studie na bělořitech. Vykrajovaná křídla se vyskytují u všech druhů žijících ve vegetaci nebo často se pohybujících na zemi. Výrazné vroubkování tedy měly druhy z travnatých plání, strání s kamenitou pokrývkou, dále také druhy žijící v křovinách a hnízdící na zemi nebo v norách. Naopak křídla bez drážek měly druhy migrující. Další druhy, které měly křídla nedrážkovaná, byly druhy pouštní, jenž byly sedentární. To může být zapříčiněno větší potřebou letu v extrémnějších podmínkách (Kaboli et al. 2007). Vykrajovanou linii křídla měly i ostrovní druhy rákosníků rodu *Acrocephalus* (Leisler a Winkler 2015). Podle těchto informací je obrys křídel závislý na četnosti letu stejně jako délka křídel, vliv má i letová technika (Dawson 2005).

#### 4.1.5. Vliv sezonality na morfologii křídla a habitatové preference

Některé morfologické znaky jsou ovlivněny i určitou sezonalitou. Vlastnosti křídla se mohou poměrně rychle měnit faktorům ovlivňujícím kvalitu opeření a přepeřování (Dawson 2005). Rozdíly mohou být sezónní nebo probíhat v průběhu roku. Pěnkava prostřední (*Geospiza fortis*) ukazuje na několika lokalitách na Galapágách oba druhy sezonality, především v souvislosti se suchem. Rozdíl může být zapříčiněn změnou potravy či její kvality a tak způsobit mít horší kvalitu peří anebo mít adaptivní funkci na pozměněné podmínky. Suché oblasti obývají jedinci pěnkavy s velkým poměrem stran, stejně tak jako v sušších letech byl poměr stran větší než v období, kdy byla lepší dostupnost vody a více vlhko. Přítomnost vody má přímou souvislost s hustotou porostu, která byla v suchých obdobích nižší, než zarostlá vegetace ve vlhčích částech roku. V sušší řidší vegetaci se zvětšuje i vzdálenost zdrojů a prodlužuje se přeletová vzdálenost mezi nimi (Vanhooydonck et al. 2009). To může být reálnou příčinou těchto změn. Zvláštní výsledky se týkaly zatížení křídla. Velké zatížení křídla bylo zaznamenáno v suchém lese i v suchých obdobích u pěnkavy prostřední (*Geospiza fortis*), kde měla být vegetace řidší. Naopak pěnkavy, jenž měly zatížení menší, žily na vlhčích lokalitách, a nižší zatížení bylo zaznamenáno i ve vlhčích letech. Ostatní autoři spojují vysoké zatížení křídla naopak s větší hustotou vegetace, která se zde vyskytuje právě ve vlhčích obdobích. Menší zatížení zde bylo vázané i na altitudu, což je také diskutováno jako související s hustotou vegetace (Vanhooydonck et al. 2009). Norberg (1979) jako jeden z určujících faktorů zatížení považuje váhu, která by tuto nesrovnalost mohla

vysvětlovat (Norberg 1979). Norberg (1979) považuje hmotnost za jeden z určujících faktorů zatížení, který by tuto nesrovnalost mohl vysvětlovat.

#### 4.1.6. Extrémní podmínky a vztah k morfologii

Extrémní podmínky se vyznačují podobnými charaktery morfologických znaků létacího aparátu. Jak pouštní, tak vysokohorské druhy se vyznačují dlouhými špičatými křídly (Landmann a Winding 1993; Kaboli et al. 2007). Druhy bělořitů žijící ve velmi suchých oblastech, často na pouštích (*Oenanthe monacha*, *O. leucopyga* a *O. alboniger*), mají vůči svým příbuzným prodloužená špičatá křídla, která připomínají spíše křídla jejich migrujících příbuzných, než křídla sedentárních druhů této skupiny (Kaboli et al. 2007). Modráček alpský (*Grandala coelicolor*) z vysokopoložených himalájských oblastí luk a skal se vyznačuje také dlouhými a špičatými křídly. Jemu příbuzný rehek modročelý (*P. frontalis*), který se v nejvyšší alpské zóně vyskytuje méně často než modráček, má také dlouhá křídla, vhodná k obratnému pohybu (Landmann a Winding 1993). Zapříčiněno to může být i vyšší potřebou pohybu v zhoršených podmínkách těchto habitatů, jako jsou například větší vzdálenosti zdrojů a tím i delší vzdálenosti přeletů mezi nimi (Kaboli et al. 2007; Landmann a Winding 1993). U horských oblastí může být délka křídla uzpůsobena silnému horskému větru (Landmann a Winding 1993). Špičatost křídla je obecně spojovanou vlastností typickou pro křídla vysokohorských ptáků (Kipp 1976 podle Landmann a Winding 1993). Délka křídla je také u mnoha skupin prodloužena s migračním chováním (Leisler a Winkler 2015; Vanhooydonck et al. 2009; Norberg 1979).

#### 4.1.7. Prostředí ostrovů a vliv na morfologii

U některých rodů může být velikost křídla ovlivněna i tím, zda se nachází na ostrově nebo zda se jedná o druhy pevninské. U rákosníků rodu *Acrocephalus* je délka křídel na ostrovech obecně větší, ale mezi jednotlivými ostrovy jsou velké rozdíly. To poukazuje na hlavní význam vlivu konkrétních habitatových podmínek daného ostrova na délku křídla. Druhy tohoto rodu mají na ostrovech oproti druhům z pevniny, obecně i široká křídla tupého tvaru. Odůvodnění nižší potřebou letu v hustším habitatu ostrovů potvrzují i další autoři (Leisler a Winkler 2015). Tato zjištění směřují k informaci, že prodloužená délka křídla se poměrně zvyšuje s potřebou pohybu ve vzduchu. Tato dedukce je podpořena mnoha studiemi. Důležitá z hlediska této práce je především informace, že i přes důležitost migračního chování, migrační vzdálenosti a

efektivity, je podle morfologie (v nejlepším případě kombinací několika znaků) možné určit v jaký typ prostředí druh využívá mimo dobu migrace (Kaboli et al. 2007). Širší nika je další faktor, který je například u modropláštníků nádherných (*Malurus cyaneus*) rovněž spojován s delšími křídly (Schlotfeldt a Kleindorfer 2006).

## **4.2. Zadní končetina a habitatové preference**

Zkoumáno je mnoho parametrů, nejvíce celková délka končetiny, rozměr náslapné plochy chodidla a jeho jednotlivých částí jako je délka prstů a drápů. Zadní končetiny jsou znakem, který je tvořen převážně pevnou skeletální strukturou (vyjma drápů), jsou tak stálou fenotypovou strukturou (Norberg 1979) odrážející preference a adaptace druhů nebo populací.

### **4.2.1. Délka zadních končetin a výběr prostředí**

Jednotlivé části končetin jsou měřeny v závislosti na jednotlivých autorech. Mnoho informací je podáváno (nějak jinak) například pod pojmem délka nohy, což je dáno měřením mnoha rozměrů každého znaku a statistickým zpracováním těchto dat. Významné pro tuto studii jsou především poměrové rozdíly mezi danými druhy a jejich vztah k prostředí, než přesné rozměry znaků a jejich částí. Stejně je tomu i u ostatních měřených morfologických znaků.

Nejčastější a nejlépe měřitelný znak vázaný k délce končetin je běhák (tarsometarsus, tarsus). Obecně lze říct, že krátký běhák mají druhy pohybující se po nepříliš stabilním podkladu, jako jsou například větvičky vegetace (Kaboli et al. 2007, Grant 1965, 1966). Ten mají druhy pohybující se ve vegetaci (Grant 1965, 1966; Leisler et al. 1989; Schön 1998). Naopak delší běhák mají druhy žijící v otevřených habitatech na zemi (Engels 1938 podle Fretwell 1969; Dilger 1956 podle Fretwell 1969; Kaboli et al. 2007). Závislost výběru prostředí je v souvislosti s morfologií běháku spjatá i s dalšími vlastnostmi končetin, které jsou specifické pro každý typ habitatu, jak je popsáno níže. Otevřené habitaty se vyznačují kombinací dlouhého běháku, dlouhých drápů a širokého rozpětí chodidla (Grant 1965, 1966; Leisler et al. 1989; Schön 1998). U zadních končetin nedochází k výraznému ovlivnění migračním chováním, jako je tomu u křídel, vztah morfologie a habitatu je tak zřetelnější. Shodné morfologické znaky najdeme u druhů obývajících stejné prostředí nezávisle na rozdílných migračních vlastnostech druhu. Naopak druhy, které se shodují v migračním chování, ale obývají různá prostředí, se v morfologii neshodují. Migrující druhy s dlouhým

běhákem, byly druhy běžající na stepích (*Oenanthe isabellina*, *O. oenanthe*), naopak migranti s krátkým běhákem (*O. pleschanka*, *O. hispanica*) žili ve vegetaci (Kaboli et al. 2007).

#### 4.2.2. Pozemní způsob života vs. Pohyb ve větroví, vliv morfologie

Rehek modročelý (*Phoenicurus frontalis*) často sedá na větvích a větvičkách vegetace, částečně sbírá potravu i na zemi v podrostu a má poměrně krátké a silné nohy. Naopak rehek běločapkový (*Chaimarrornis leucocephalus*), který se mnohem více pohybuje po zemi a kamenech často i v otevřené krajině, má končetiny prodloužené. Druhy využívající křoviny se pohybují převážně pomocí pedální lokomoce, u rehků mají nohy celkově silnější (Landmann a Winding 1993). U bělořitů se přítomnost krátkého běháku ve vegetaci potvrdila (*Oenanthe hispanica*, *O. picata* a *O. pleschanka*). Celkově větší rozměr běháku mají druhy otevřených habitatů. Druhy, které obývají stráně pokryté balvany (*Oenanthe leucura*, *O. leucopyga* a *O. alboniger*), mají běhák delší než jejich příbuzní obývající zarostlý habitat, ale zároveň kratší oproti druhům, které obývají otevřený habitat s krátkými travinami (*O. isabellina*, *O. oenanthe*, *O. pileata*), jako jsou stepy (Kaboli et al. 2007). Krátké traviny jsou místem, kde se druhy pohybují po zemi, která je stabilní a má jednoduchou skladbu, oproti tomu plochy s kamenitým podkladem jsou náročnější na pohyb mezi balvany nebo na udržování rovnováhy na nerovném povrchu skal. Podle Granta (1965) mají právě druhy pohybující se na stabilním podkladu delší běhák. Zástupci rehků se vyznačují delším běhákem v oblastech s krátkou hustou vegetací spojenou s pohybem po zemi (Landmann a Winding 1993). Větší délka zadních končetin je spojována s během po travnatém terénu (Grant 1965, 1966; Leisler et al. 1989; Schön 1998). Toto tvrzení potvrzují i další autoři (Keith et al. 1992 podle Kaboli et al. 2007; Panov 2005 podle Kaboli et al. 2007). Několik autorů uvádí, že příčinou může být větší výška ptáka, který má tak lepší rozhled po okolí (Grant 1965, 1966; Leisler et al. 1989; Schön 1998). V kamenitém terénu je toto nahrazeno rozhlížením se z vyvýšených objektů, především balvanů a skal. U otevřených habitatů jednalo o druhy, které se nejen po zemi pohybovaly, ale především na ní hnízily, případně hnízily v norách a dutinách (Kaboli et al. 2007).

#### 4.2.3. Preference travnatých ploch vs. Rákosí

U blízké příbuzných rákosníků lze zkoumat velké rozmezí struktury využívaného prostředí a tím i daná funkční přizpůsobení (Leisler 1975 podle Leisler et al. 1989, Forstmeier et al.

2001). Byl zde nalezen gradient horizontálních a vertikálních struktur prostředí, který utvářel přechod od travnaté plochy po vertikální stébla rákosí ve vodě. S ubývajícími vertikálními strukturami se prodlužovala délka tibiotarsu, což je adaptací těchto rákosníků k pozemnímu způsobu života a k běhu (Leisler et al. 1989).

Zajímavostí je, že běhák je u vodních druhů pěvců delší u populace žijících v oblasti s vyšší hloubkou vodního sloupce například u skorců vodních (*Cinclus cinclus*), zároveň se jeho délka zkracovala s teplotou a srážkami (Arizaga et al. 2009).

#### **4.2.4. Morfologie a jemná habitatová variabilita**

Kaboli et al. (2007) uvádějí, že delší běhák mají druhy, které se pohybují v křoví a vegetaci blízko země, ale hnízda mají zemní (*Oenanthe phillipsi*). Dlouhý tarsometatarsus souvisí i s hledáním potravy přímo mezi listy. Delší běhák umožňuje delší akční rádius pro pohyb mezi listy keřů a stromů (Fitzpatrick 1980; Schulenberg 1983). Druhy, které často sedají na tenkých větvičkách, mají kratší běhák (Palmgren 1932 podle Norberg 1979). Norberg (1979) potvrzuje, že sýkory, které na těchto větvičkách sedaly méně (*Parus cristatus* a *P. regulus*), měly běhák delší, než ty které je využívaly často (*P. ater* a *P. montanus*). Sýkora uhelníček (*Parus ater*), která má krátký tarsus, upřednostňuje okrajové konce větviček. Zde je zapříčinění diskutované i s tvarem zobáku, které se u těchto druhů liší a právě této sýkoře umožňuje sběr potravy mezi těmito větvičkami a jehličím (Carrascal et al. 1990). Výsledek souhlasí s tvrzením, že druhy z husté vegetace a koncových větviček mají tarsus krátký (Palmgren 1932 podle Norberg 1979; Kaboli et al. 2007). Kratší běhák působí v zarostlejších prostředí kompaktněji, což může mít vliv na snadnější proplétání hustým terénem. Králíček obecný má nejdelší relativní délku nohy oproti porovnávaným druhům, i přesto upřednostňuje koncové větvičky. Příčinou může být struktura větviček a jehličí, ve kterém se pohybuje, které nemusí zkrácení nohy již umožňovat (Norberg 1979), protože by přes jehličí nedosáhl na konstrukci větví. Malý rozměr běháku je diskutován s lepším udržováním rovnováhy (Grant 1965, 1966; Leisler et al. 1989; Schön 1998).

#### **4.2.5. Morfologie a život na vertikálních strukturách**

Stejně jako mají krátký běhák druhy sýkor upřednostňující koncové větvičky, stejnou vlastnost mají i druhy pohybující se po kůře kmene a větví blízko něj (Carrascal et al. 1990; Richardson 1942 podle Norberg 1979). Běhák krátkých rozměrů je spojen s pohybem po

vertikálním povrchu (Spring 1965 podle Carrascal et al. 1990; Lederer 1984 podle Carrascal et al. 1990; Winkler a Bock 1976). Krátké nohy jsou výhodnou strukturou pro pohyb na vertikálních nebo kolmých plochách jako jsou například kmeny stromů. Šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*) využívá vertikální plochy kmenů a má tak kratší tarsus než ostatní druhy, které využívají horizontální struktury větví. Krátké nohy slouží jako redukce vzdálenosti těla od kmene stromu, tím usnadňují pohyb po jeho povrchu, který vyžaduje méně energie (Norberg 1979).

Vyskytují se také rozdíly související s pokryvem povrchu vegetace. V oblastech bez mechového porostu na kůře stromů měla populace klouzálka klínobého běhák krátký, jeho délka se zvětšovala spolu se zaznamenanou mechovou pokrývkou kůry. Možné zapříčinění je prodloužení délky kroku a tak stabilnější držení podkladu i v mechové pokrývce (Milá et al. 2009).

#### **4.2.6. Morfologie zadních končetin v extrémních podmínkách**

Druhy, které často navštěvují habitaty pouštního typu (*Oenanthe monacha*, *O. leucopyga* a *O. alboniger*), vykazují pozměněné hodnoty oproti ostatním druhům. Přestože jsou pouště otevřené habitaty, druhy zde mají krátký běhák (Kaboli et al. 2007). U modráčka alpského (*Grandala coelicolor*) obývajících vysoko položené alpské louky a skalnaté plochy Himalájí byl také běhák poměrně krátký a to i přes jeho častý pohyb po zemi, kde převážně loví potravu (Landmann a Winding 1993). To je diskutováno s velkým prostorem a tím i častým a dlouhým pohybem ve vzduchu (Panov 2005 podle Kaboli et al. 2007), jenž je spojen i s částečným vzdušným lovem (Keith et al. 1992 podle Kaboli et al. 2007; Landmann a Winding 1993). Dlouhé nohy mají i pěvci rodu *Calamocichla* a *Acrocephalus*, jenž žijí na vertikální vegetaci. Rod *Calamocichla* žije oproti rodu *Acrocephalus* více na bažinné vegetaci v močálech a jeho nohy jsou delší než u rodu *Acrocephalus* (Leisler a Winkler 2015).

#### **4.2.7. Ostrovy a morfologie končetin**

Jedinci poddruhu modropláštníků nádherných (*Malurus cyaneus*), kteří vykazují víc generalistický způsob života na ostrovech, kde je k tomuto trendu větší tendence (Schlotfeldt a Kleindorfer 2006, Claramunt et al. 2012), mají rovněž větší délku tarsu. Větší byl na ostrovech i rozměr nášlapné plochy chodidla a především bylo zaznamenáno víc holé země a větší keře ve srovnání s pevninou. Na ostrovech je i více rozmanitější podklad, což délku

tarsometatarsu výrazně přetváří oproti pevninské populaci a může to mít vliv i na morfologii chodidla (Schlotfeldt a Kleindorfer 2006).

#### 4.2.8. Struktura chodidla a výběr prostředí

Rozpětí chodidlové části respektive celkové plochy chodidla je další významnou součástí ptáčích morfologie. Obvykle se jedná o rozpětí prstů měřené i s drápy nebo bez nich v závislosti na konkrétním výzkumu. Větší rozpětí chodidla spojujeme s pohybem po zemi (Grant 1965, 1966; Leisler et al. 1989; Schön 1998). Větší rozpětí je spojené s poskakováním a běháním po zemi a od toho odvozovaných potravních technik (Kaboli et al. 2007). Kaboli et al. (2007) u *Oenanthe* zaznamenal u zemních druhů široký rozměr plochy chodidla a to, ať už se jednalo o stepní druhy nebo druhy obývající kamenité stráně. Obě skupiny mají společný pohyb převážně po zemi, kde rovněž i hnízdí, jsou zde i druhy hnízdící v norách. Naopak druhy žijící v křoví blízko země měly rozměry malé a to i přesto že mají rovněž zemní hnízda. Velká chodidla mají rehci preferující otevřené lesní habitaty a vyšší vegetaci. Silná chodidla mají díky velkému využívání pedální lokomoce druhy žijící v křovinatých oblastech (Landmann a Winding 1993). Pro používání vertikálních struktur je větší rozměr chodidla dobrou podporou šetřící síly (Norberg 1979).

Hlavním faktorem rozpětí nášlapné plochy zadních končetin je poměr jednotlivých komponent, z nichž se skládá, těmi jsou především jednotlivé prsty a jejich drápy. Délka prstů je významným faktorem pro rozložení váhy, udržení rovnováhy, efektivní pohyb a celkový úchop daného podkladu. Na stepních lokalitách nebo lokalitách s krátkými travinami najdeme druhy (*Oenanthe isabellina* a *O. oenanthe*), které mají dlouhé prstové drápy, jenž dobře pomáhají v běhání v tomto prostředí. Druhy obývající vegetaci (*Oenanthe pleschanka*, *O. hispanica*, *O. cyprica* a *O. deserti*) mají dlouhé prostřední prsty a dlouhé drápy. Stejně vlastnosti chodidla mají i druhy kamenitých povrchů (*O. monticola*), kde mají také dlouhé prsty, ale drápy jsou krátké (Kaboli 2007). I rehci preferující vyšší vegetaci a otevřené lesní habitaty mají relativně delší prsty (Landmann a Winding 1993). Dlouhé prsty jsou praktické pro úchop podkladu, ať už se jedná o úchop větvíček nebo výčnělků skal. K stabilitě postoje je třeba aktivního úchopu, který delší prsty zajišťují. Délka drápů je u druhů obývajících skalnatý povrch zkrácena pravděpodobně obrušováním o tvrdý podklad (Kaboli 2007).

Nejmenší rozpětí prstů vzhledem k velikosti těla měla ve srovnání s ostatními druhy sýkora parukářka (*Parus cristatus*), která poskakuje po větvičkách nebo po zemi více než

ostatní druhy. Ostatní druhy využívají delších prstů pro držení se větviček a jehlic. Navíc jsou krátké prsty zde spojovány i s Allenovým pravidlem (Norberg 1979).

Nacházíme i velké odchylky na jednotlivých prstech, které bývají vázané na určitou vlastnost prostředí nebo její specifické využívání. Vlastnosti jednotlivých prstů jsou zkoumány například u rákosníků, kde je velké rozmezí používaných habitatových struktur, a u blízce příbuzných druhů najdeme velké morfologické rozdíly (Leisler 1975 podle Leisler et al. 1989). Byl zde nalezen gradient funkční morfologie jednotlivých prstů v závislosti na gradientu struktur prostředí. Prostředí se měnilo především v počtu vertikálních a horizontálních struktur s čímž korelovaly změny v délkách jednotlivých prstů rákosníků. Nejvýraznější adaptací pro pohyb po vertikální struktuře stébel rákosí byl dlouhý zadní prst. Naopak negativní vztah k takovýmto strukturám měla délka vnitřního prstu a délka tibiotarsu. U druhů využívajících horizontální povrch (především druhy pozemní) dochází k prodloužení vnitřního prstu, který je u ostatních druhů vodních rákosníků krátký (Leisler et al. 1989). U rákosníků je hlavní adaptací pro běh dlouhý prostřední prst, postranní prsty mají oba stejnou délku a jsou kratší než prst prostřední (Rüggeberg 1960 podle Leisler et al. 1989). Nejlépe adaptovaný druh na běhání je cvrčilka zelená (*Locustella naevia*). Oblasti s krátkou vegetací obývají druhy rehků (například *Erithacus pectoralis*, *Hodgsonius phoenicuroides*), které mají oproti křovinným druhům delší prostřední prst a postranní prsty stejné délky (Landmann a Winding 1993) stejně jako již zmínění zemní rákosníci. Pozemní způsob života pěvců má tedy výraznou spojitost s morfologií prstů, kde je nápadný dlouhý prostřední prst poskytující dobrou oporu při běhu.

Dlouhé prsty a zahnuté drápy jsou adaptací pro šplhání po kmenech jako například u šoupálka (*Certhia familiaris*). Naopak mále rozpětí prstů má vzhledem ke své velikosti sýkora lužní (*Parus montanus*) rovněž nejvíce (vyjma šoupálka) upřednostňující kmeny stromů (Norberg 1979).

U drápů je obvykle měřena pouze jejich délka, případně i tvar. Tento znak může být poměrně variabilní a může se částečně přetvářet, například obrušováním, přesto se zdá být poměrně dobrým ukazatelem vztahu k některým strukturám prostředí a životu v něm.

Stepní druhy bělořitů (*Oenanthe isabellina* a *O. oenanthe*) měly dlouhé drápy přizpůsobené k běhu. Naopak druhy obývající vegetaci měly dlouhé prostřední prsty a dlouhé drápy (*O. pleschanka*, *O. hispanica*, *O. cyriaca* a *O. deserti*). Dlouhé drápy umožňují lepší pohyb po větvích a pevnější uchopení větviček. Výsledek, že zemní druhy obývající

kamenité stráně měly dlouhé prsty a krátké drápy i přes pozemní způsob života (Kaboli et al. 2007), může být zapříčiněn například obrušováním o kameny, po kterých se pohybují. Zahnuté drápy na dlouhých prstech jsou adaptací pro šplhání po kmenech jako například u šoupálka, ty umožňují, aby se snadno udržel na povrchu kůry. Dlouhé zahnuté drápy má i sýkora lužní pohybující se rovněž po kmenech stromů (Norberg 1979).

### 4.3. Morfologie ocasních per a preference prostředí

Ocas je výrazná struktura k určení preferovaného prostředí daného druhu, můžeme ho považovat za součást létacího aparátu. Určuje jak možnost stability a rovnováhy, tak obratnost a směr letu. Krátký ocas najdeme u druhů, které žijí na pláních s nízkou travnatou vegetací. Pláně s výskytem balvanů a skal obývají druhy, jejichž ocas má delší rozměry, než u druhů preferujících travnaté pláně (Kaboli et al. 2007). Zemní druhy mají ocas krátký a to především ty, které hnízdí na zemi nebo v norách. Například druh *Oenanthe phillipsi*, který žije v křovinné vegetaci, ale oproti svým příbuzným žije více u země, a především na zemi hnízdí (Kaboli et al. 2007). Dlouhý ocas může pro zemní druhy být neobratný, nejvíce pak pro druhy hnízdící v norách, kde je nedostatek prostoru. Druhy preferující vyšší patra vegetace používají delší ocas pro udržení rovnováhy na nestabilním podkladu. Zemní druhy žijící na kamenitých stráních používají delší ocas stejným způsobem. Kamenitý terén je ve srovnání rovnou zemí také podkladem, který neposkytuje potřebnou stabilitu. Používání vyšší vegetace ve spojitosti s dlouhoocasými druhy bylo zjištěno na rehcích, kde druhy pohybující se v křoví měly ocas dlouhý, naopak druhy používající skály a balvany a pohybující se více po zemi měly ocas kratší než křovinní příbuzní (Landmann a Winding 1993). Druhy využívající vegetaci vykazují větší délky ocasů vzhledem ke svým rozměrům stejně jako jejich pouštní příbuzní (Kaboli et al. 2007). Dlouhé ocasy mohou na pouštních habitatech mít mnohá zapříčinění daná ztíženými podmínkami tohoto habitatu. Dlouhý ocas mají křovinné druhy himalájských rehků (*Hodgsonius phoenicuroides* a *Erithacus chrysaesus*), u nichž je kompromisem udržujícím schopnost obratného letu i přes přizpůsobení morfologie křídel spletité struktury vegetace (Landmann a Winding 1993), stejně tak jako u ostatních druhů preferujících nadzemní parta vegetace.

Specifickou skupinou jsou druhy preferující svislé plochy především v podobě kmenů stromů. Tyto druhy mají dlouhé ocasy a využívají je specifickým způsobem jako oporu při

pohybu po povrchu kmenů. Jako příklad můžeme uvést již zmiňovaného šoupálka dlouhoprstého. Pro ptáky, kteří po kmenech často pobíhají, v případě šoupálka směrem od paty stromu vzhůru v pozici hlavou nahoru, je opora ocasu energeticky výhodná (Norberg 1979). Obdobně je na tom sýkora lužní (*Parus montanus*), která kromě struktur holých horizontální větví využívá a vertikální plochu (Alatalo a Moreno 1987) jako šoupálek. Šplhá rovněž hlavou vzhůru, ale využívá vertikální struktury o něco méně, má tedy ocas o něco kratší. Sýkora lužní i šoupálek délkou ocasu předčí ostatní druhy zahrnuté v této studii, jenž využívají různé struktury horizontálních větví nebo zem (Norberg 1979). Podobné výsledky má i studie Winklera a Bocka (1976).

Podlouhlá vnější ocasní pera jsou znakem druhů pohybujících se v otevřených prostorech a druhů lovcích ve vzduchu. Tento znak umožňuje možnost určení směru letu a jeho rychlé změny. To ukazují některé rody čeledi Tyrannidae jako například *Contopus* nebo *Tyrannus*. Extrémní případ prodloužení okrajových ocasních per je u druhů tyrana savanového (*Tyrannus savana*) nebo tyrana vidloocasého (*Tyrannus forficatus*). Některé druhy naopak mají ocas zkrácený, například tyránek krátkoocasý (*Myiornis ecaudatus*), který se pohybuje uprostřed husté vinné révy. (Fitzpatrick 1985). U tyránka pravděpodobně došlo ke zkrácení délky ocasu kvůli snížení odporu vzduchu (Sherry 1982 podle Fitzpatrick 1985). Vztah vlastností habitatu a délky ocasu může být podle několika autorů zkusen migračním chováním. Migrující druhy mají hodnoty pro délku ocasu menší než druhy sedentární a délka ocasu se zkracuje s prodlužující se migrační vzdáleností (Francis a Cooke 1986; Winkler a Leisler 1992, 2005). Kratší ocas zlepšuje odolnost ve větru a snižuje tělesnou hmotnost (Maybury a Rayner 2001), ale podle Alerstama et al. (2003) může být ovlivněn množstvím dalších faktorů.

Informačně zajímavá jsou zjištění vztahu habitatu a ocasu vzhledem k jeho tvaru. Stupňovitý ocas mají pěnice na ostrovech, kde je hustší habitatová struktura a kde je snižená potřeba letu (Leisler a Winkler 2015). Stejně tak jako je stupňovitost ocasu ve vztahu k husté vegetaci nalezena u rehků (Landmann a Winding 1993). Druh *P. fuscatus*, který se pohybuje v husté vegetaci blízko země má ocas kulatý (Forstmeier a Keßler 2001). Hustota porostu stromů u populací klouzálka klínozobého ovlivňuje tvar ocasu víc než ostatní habitatové vlastnosti. Populace žijící v místech s větší hustotou stromů mají kulatější tvar ocasu než ty, kde je hustota stromů nízká (Milá et al. 2009).

## 5. Závěr

Morfologické znaky jsou nápadným a dobře měřitelným charakterem významným pro ekologii druhů. Vlastnosti morfologických struktur jsou často adaptací na daná specifika prostředí a ukazatelem zdrojů které druh využívá. To je důvodem, proč je prací na téma ekologických souvislostí mezi morfologií a preferencí habitatu mnoho. Vědeckých výzkumů, které jsou zaměřené na skupiny příbuzných druhů, kde se snižuje pravděpodobnost ovlivnění výsledků velkou vzdáleností druhů z hlediska fylogeneze, je velmi málo. Některé práce jsou podloženy i genetickou studií, kde tento faktor lze odfiltrvat úplně, tyto výzkumy jsou ale velmi vzácné. Problematikou vztahu morfologie a výběru habitatu se zabývá několik vybraných autorů, kteří publikují v této oblasti články na různých skupinách nebo naopak jednu skupinu zkoumají z několika hledisek. Problematická je spletnost ekologických vztahů, kde je často preference prostředí kombinovaná s potravními preferencemi a jinými ekologickými faktory, velké množství informačních zdrojů se ubírá právě tímto směrem. I přestože je článků správného zaměření celkově málo, výzkumy specializovaných autorů poskytují kvalitní a zajímavé výsledky.

Důležitým a základním faktorem ekologie druhů je informace, že rozdílný vzhled je favorizován v různých ekologických podmínkách stejně tak, jako jemná variabilita morfologie umožňuje soužití druhů ve stejných podmínkách. To je důležitým a základním faktem ekologie druhů. Hlavním a nejpatrnějším znakem prostředí pro jeho preferenci je absence vegetace nebo její hustota a struktura. Důležitá je provázanost znaků a kompromisy mezi nimi. Druhy s dlouhými křídly preferují otevřené habitaty a pohyb ve vzduchu, naopak druhy těchto habitatů s prodlouženým běhákem preferují pohyb po zemi. Druhy žijící ve vyšších vegetačních patrech mají zkrácené zadní končetiny, pravděpodobně jako přizpůsobení k pohybu ve větvích. Zajímavé informace o výběru prostředí plynou i z habitatové preference na základě morfologie zobáku, která bývá obvykle připisována potravním preferencím.

Autoři se shodují, že druhy se mezi sebou liší v jemných morfologických rozdílech, které vedou k preferencím jemných struktur prostředí. U druhů využívající stejné prostředí najdeme podobnější znaky, než u druhů, které jsou si příbuzné, ale využívají jiné prostředí nebo jeho jinou strukturu. Potvrzením tohoto vztahu poukazují na důležitost detailního

průzkumu ekologických vztahů u blízce příbuzných skupin druhů, které má pro jejich koexistenci velký význam.

Z výše uvedených informací a citovaných zdrojů vyplývá, že morfologie znaků je mozaikou odrážející ekologii druhů a jednotlivé samostatné znaky mají malou vypovídající hodnotu. Kombinace více morfologických znaků je dobrým ukazatelem života druhu a jeho habitatových preferencí, která díky kompromisu mezi adaptací jednotlivých znaků utváří komplex funkčních znaků.

## 6. Použitá literatura

\*sekundární citace jsou označeny hvězdičkou

**Alatalo, R. V., a Moreno, J.** (1987). Body size, interspecific interactions, and use of foraging sites in tits (*Paridae*). *Ecology*, 1773-1777.

**Alerstam, T., Hedenström, A., a Åkesson, S.** (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103(2), 247-260.

\* **Ali, S., Ripley, S. D., a Dick, J. H.** (1987). Compact handbook of the birds of India and Pakistan, 2nd edn. *Oxford University Press*, Delhi Oxford, New York.

**Arizaga, J., Hernández, M. Á., Rivas, J., a Miranda, R.** (2009). Biometrics of Iberian Dippers *Cinclus cinclus*: environmental sources of among-population variation. *Ardea*, 97(1), 23-30.

**Carrascal, L. M., Moreno, E., a Telleria, J. L.** (1990). Ecomorphological relationships in a group of insectivorous birds of temperate forests in winter. *Ecography*, 13(2), 105-111.

**Claramunt, S., Derryberry, E. P., Brumfield, R. T., a Remsen Jr, J. V.** (2012). Ecological opportunity and diversification in a continental radiation of birds: climbing adaptations and cladogenesis in the Furnariidae. *The American Naturalist*, 179(5), 649-666.

**Cody, M. L. (Ed.)**. (1985). *Habitat selection in birds*. Academic Press.

**Dawson, A.** (2005). The scaling of primary flight feather length and mass in relation to wing shape, function and habitat. *Ibis*, 147(2), 283-292.

**Dilger, W. C.** (1956). Adaptive Modifications and Ecological Isolating Mechanisms in the Thrush Genera " *Catharus* and *Hylocichla*". *The Wilson Bulletin*, 170-199.

\* **Engels, W. L.** (1938). Cursorial adaptations in birds. Limb proportions in the skeleton of *Geococcyx*. *Journal of Morphology*, 63(2), 207-217.

**Fitzpatrick, J. W.** (1980). Foraging behavior of Neotropical tyrant flycatchers. *Condor*, 43-57.

**Fitzpatrick, J. W.** (1985). Form, foraging behavior, and adaptive radiation in the Tyrannidae. *Ornithological Monographs*, 447-470.

**Forstmeier, W., Bourski, O. V., a Leisler, B.** (2001). Habitat choice in *Phylloscopus* warblers: the role of morphology, phylogeny and competition. *Oecologia*, 128(4), 566-576.

**Forstmeier, W., a Keßler, A.** (2001). Morphology and foraging behaviour of Siberian *Phylloscopus* warblers. *Journal of Avian Biology*, 32(2), 127-138.

**Francis, C. M., a Cooke, F.** (1986). Differential timing of spring migration in wood warblers (Parulinae). *The Auk*, 548-556.

**Fretwell, S.** (1969). Ecotypic variation in the non-breeding season in migratory populations: a study of tarsal length in some Fringillidae. *Evolution*, 406-420.

**Grant, P. R.** (1965). The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution*, 355-367.

**Grant, P. R.** (1966). Further information on the relative length of the tarsus in land birds, *Peabody Museum of Natural History, Yale University*, 1-13.

**Holmes, R. T., Bonney Jr, R. E., a Pacala, S. W.** (1979). Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology*, 512-520.

**Kaboli, M., Aliabadian, M., Guillaumet, A., Roselaar, C. S., a Prodon, R.** (2007). Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*). *Ibis*, 149(4), 792-805.

\* **Keith, S., Urban, E. K., a Fry, C. H.** (1992). *The birds of Africa*. Volume IV.

\* **Kipp, F. A.** (1976). Das Leben in Flugschwärmen und seine Auswirkungen auf den Flügelbau. *Vogelwarte*, 28, 171-180.

**Landmann, A., a Winding, N.** (1993). Niche segregation in high-altitude Himalayan chats (Aves, Turdidae): does morphology match ecology?. *Oecologia*, 95(4), 506-519.

**Landmann, A., a Winding, N.** (1995). Guild organisation and morphology of high-altitude granivorous and insectivorous birds: convergent evolution in an extreme environment. *Oikos*, 237-250.

\* **Lederer, R. J.** (1984). A view of avian ecomorphological hypotheses. *Okol. Vogel*, 6, 119-126.

\***Leisler, B.** (1975). Die Bedeutung der Fußmorphologie für die ökologische Sonderung mitteleuropäischer Rohrsänger (*Acrocephalus*) und Schwirle (*Locustella*). *Journal für Ornithologie*, 116(2), 117-153.

**Leisler, B., Ley, H. W., a Winkler, H.** (1989). Habitat, behaviour and morphology of *Acrocephalus* warblers: an integrated analysis. *Ornis Scandinavica*, 181-186.

**Leisler, B., a Winkler, H.** (2015). Evolution of island warblers: beyond bills and masses. *Journal of Avian Biology*.

**Lu, X., Gong, G., a Ma, X.** (2011). Niche segregation between two alpine rosetfinches: to coexist in extreme environments. *Evolutionary Biology*, 38(1), 79-87.

**Martin, T. E.** (1988). Habitat and area effects on forest bird assemblages: is nest predation an influence?. *Ecology*, 69(1), 74-84.

**Maybury, W. J., Rayner, J. M. V., a Couldrick, L. B.** (2001). Lift generation by the avian tail. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1475), 1443-1448.

**Milá, B., Wayne, R. K., Fitze, P., & Smith, T. B.** (2009). Divergence with gene flow and fine-scale phylogeographical structure in the wedge-billed woodcreeper, *Glyphorynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird. *Molecular Ecology*, 18(14), 2979-2995.

**Mulvihill, R. S., a Chandler, C. R.** (1990). The relationship between wing shape and differential migration in the Dark-eyed Junco. *The Auk*, 490-499.

**Norberg, U. M.** (1979). Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest, and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1019), 131-165.

\* **Palmgren, P.** (1932). Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus borealis* Selys: eine vergleichend-ökologische Untersuchung. *Acta zool. Fenn.* 14, 1-113.

\* **Panov, E. N.** (2005). Wheatears of the Palaearctic: Ecology, Behaviour and Evolution of the Genus *Oenanthe*. Moscow: Pensoft

**Ricklefs, R. E., a Travis, J.** (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, 321-338.

\* **Richardson, F.** (1942). *Adaptive modifications for tree-trunk foraging in birds*. University of California Press. *Publ. Zool.* 46:317-368.

\* **Rüggeberg, T.** (1960). Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. *Z. wiss. Zool.* 164: 1-118.

\***Sherry, T. W.** (1982). Ecological and evolutionary inferences from morphology, foraging behavior, and diet of sympatric insectivorous Neotropical flycatchers (*Tyrannidae*). *UCLA*.

**Schlotfeldt, B. E., a Kleindorfer, S.** (2006). Adaptive divergence in the Superb Fairy-wren (*Malurus cyaneus*): a mainland versus island comparison of morphology and foraging behaviour. *Emu*, 106(4), 309-319.

**Schön, M.** (1998). On the evolution of the northern and southern group of subspecies in the Great Grey Shrike superspecies (*Lanius excubitor*). *Shrikes of the World II: conservation implementation. International Birdwatching Center in Eilat, Eilat*, 9-13.

**Schluter, D.** (1982). Distributions of Galapagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply. *Ecology*, 1504-1517.

**Schulenberg, T. S.** (1983). Foraging behavior, eco-morphology, and systematics of some antshrikes. *Wilson. Bull.* 95(4), 505-521.

\* **Spring, L. W.** (1965). Climbing and pecking adaptations in some Northamerican woodpeckers. *Condor*, 67, 457-488.

\***Stettenheim, P.** (1974). The bristles of birds. *Living Bird*, 12, 201-234.

**Svärdson, G.** (1949). Competition and habitat selection in birds. *Oikos*, 1(2), 157-174.

**Terborgh, J.** (1971). Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 23-40.

**Travis, J., a Ricklefs, R. E.** (1983). A morphological comparison of island and mainland assemblages of Neotropical birds. *Oikos*, 434-441.

**\*Van den Elzen, R., Nemeschkal, H. L., a Classen, H.** (1987). Morphological variation of skeletal characters in the bird family Carduelinae. I. General size and shape patterns in African canaries shown by principal component analyses. *Bonn. Zool. Beitr*, 38, 221-239.

**Vanhooydonck, B., Herrel, A., Gabela, A., a Podos, J.** (2009). Wing shape variation in the medium ground finch (*Geospiza fortis*): an ecomorphological approach. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(1), 129-138.

**Winkler, H., a Bock, W. J.** (1976). Analyse der kräfteverhältnisse bei klettervögeln. *Journal für Ornithologie*, 117(4), 397-418.

**Winkler, H., a Leisler, B.** (1992). On the ecomorphology of migrants. *Ibis*, 134(s1), 21-28.