



Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

**Potravní chování a struktura gild
ve společenstvech ptáků**

Bakalářská práce

Adam Uličný

B1501 – Biologie a ekologie

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

Olomouc 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. Mgr. Vladimíra Remeše, Ph.D. a s použitím literárních zdrojů uvedených v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne:

Podpis:

Poděkování

Tímto bych rád poděkoval doc. Mgr. Vladimíru Remešovi, Ph.D. za vedení mé práce, podnětné rozhovory, zaučení v metodách pozorování ptáků a mnoho zapůjčených knih a poskytnutých článků. Dále děkuji svým spolužákům za příjemné roky studia a v neposlední řadě také svým blízkým za podporování mých akademických a tvořivých zájmů.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Adam Uličný

Název práce: Potravní chování a struktura gild ve společenstvech ptáků

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

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

Rok obhajoby práce: 2022

Počet stran: 24

Jazyk: Český

Abstrakt

Uvnitř ptačích společenstev dochází k zajímavým ekologickým procesům. Mezi ptáky, kteří obývají stejné habitaty musí dle principů teorie ekologické niky docházet k efektivnímu dělení sdílených zdrojů. Jednou z oblastí, kde k těmto procesům dochází, je rozdělování potravních zdrojů. Ptáci patří ke zvířatům s vysokým metabolismem, efektivita získávání potravy je pro ně proto obzvláště důležitá. Druhy ptáků se mezi sebou liší v morfologických adaptacích, metodách a substrátech, kterých využívají k získávání potravy. Tyto zdánlivě drobné rozdíly v chování a morfologii vedou k rozdělení potravních zdrojů, k minimalizaci interspecifické kompetice a dovolují více druhům ptáků koexistovat. Pomocí dat o potravním chování lze druhy ptáků seskupovat do potravních gild, které jsou užitečné pro práci ekologů. Faktory jako výška vegetace a její komplexnost dále ovlivňují složení ptačích společenstev a druhovou bohatost daných habitatů.

První část této práce tvoří literární rešerše, která shrnuje teorii ekologické niky, různé evoluční důsledky mezidruhové kompetice, ekomorfologické adaptace ptáků k získávání potravy a jejich potravní chování v lesních habitatech. Druhou část práce představuje analýza dat o potravním chování ptáků získaných pozorováním v CHKO Český Kras.

Klíčová slova: ptáci, pěvci, gildy, vegetace, potravní chování, kompetice, ekologická nika

Bibliographical identification

Name of the author: Adam Uličný

Thesis title: Foraging behaviour and guild structure in avian communities

Thesis type: Bachelor's thesis

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology

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

Year of presentation: 2022

Number of pages: 24

Language: Czech

Abstract

Interesting ecological processes occur within bird communities. According to the principles of ecological niche theory, there must be efficient sharing of common resources between birds that inhabit the same habitat. One area where these processes occur is in the allocation of food resources. Birds are animals with a high metabolism, so the efficiency of food acquisition is particularly important for them. Bird species differ in their morphological adaptations, methods and substrates used to obtain food. These seemingly subtle differences in behaviour and morphology lead to the partitioning of food resources, minimising interspecific competition and allowing multiple bird species to coexist. Factors such as vegetation height and complexity further influence the composition of bird communities and the species richness of a given habitat.

The first part of this thesis consists of a literature survey that summarizes the ecological niche theory, various evolutionary consequences of interspecific competition, ecomorphological adaptations of birds for foraging, and their foraging behavior in forest habitats. The second part of this thesis is an analysis of data on bird foraging behaviour obtained by observation in the Bohemian Karst Protected Landscape Area.

Keywords: birds, guilds, vegetation, foraging behaviour, competition, ecological niche

Obsah

1 Cíle práce	1
2 Kompetice a struktura společenstev	2
2.1 Kompetiční vyloučení a koexistence druhů	2
2.2 Ekologická nika	3
2.2.1 Šíře niky a ekologická specializace	3
2.2.2 Překryv nik	4
2.2.3 Rozlišení nik	4
2.3 Ekologické a evoluční důsledky kompetice	4
3 Potravní chování ptáků	5
3.1 Potravní zdroje využívané ptáky	5
3.1.1 Trofické gildy	6
3.2 Potravní chování a ekomorfologie	6
3.2.1 Ekomorfologie ptačích křídel	6
3.2.2 Ekomorfologie ptačích končetin	7
3.2.3 Ekomorfologie ptačích zobáků	8
3.3 Potravní chování ve společenstvech pěvců	10
3.3.1 Potravní chování pěvců a mezidruhová kompetice	10
3.3.2 Potravní chování pěvců v závislosti na pohlaví	11
3.3.3 Vztah potravního chování a vegetace	12
4. Metody	12
4.1 Oblast výzkumu a vegetace	13
4.2 Sběr dat o potravním chování	14
4.3 Analýza dat	15
5. Výsledky	15
5.1 Potravní chování	15
5.2 Specializace	17
5.3 Trofické gildy	18
6. Diskuze	19
7. Závěr	19
8. Zdroje	20

1 Cíle práce

- Shrnutí literatury formou rešerše o ekologických a evolučních důsledcích mezidruhové kompetice, teorii ekologické niky a dělení potravních zdrojů se zaměřením na společenstva pěvců (Passeriformes) obývající lesní habitaty.
- Sběr, analýza a prezentace dat o struktuře ptačích společenstev v lesích ČR se zaměřením na potravní chování a uspořádání potravních gild pěvců.

2 Kompetice a struktura společenstev

Kompetice je interakce, k níž dochází, pokud organismy nebo druhy soupeří o sdílené ekologické zdroje, které jsou v nedostatku (Begon et al., 1996). Soutěžení o zdroje negativně ovlivňuje oba zúčastněné organismy a má vliv na jejich natalitu a mortalitu. Důsledky kompetice ve velké míře ovlivňují strukturu populací i společenstev a jsou jednou z hlavních hybných sil přírodního výběru. Existuje mnoho způsobů, jakými může mezi organismy docházet ke kompetici. Mezi základní členění typů kompetice patří kompetice exploatační (dochází k vyčerpávání zdrojů bez střetu kompetitorů) a interferenční (dochází k přímému střetu při soutěži o zdroje). Dále dělíme kompetici na mezidruhovou a vnitrodruhovou (Vance, 1984).

Vnitrodruhová kompetice formuje dynamiku populací. Pro populace druhů je vnitrodruhová kompetice závislá na denzitě, kdy se zvyšující se denzitou roste efekt kompetice. Vztah populační denzity a vnitrodruhové kompetice významně ovlivňuje dva populační parametry – mortalitu a fekunditu. S rostoucí hustotou populace ve většině případů stoupá mortalita a klesá fekundita (Rinkevich & Loya, 1985). Při takové hustotě populace, kdy se tyto parametry navzájem kompenzují, hovoříme o nosné kapacitě prostředí K , která je členem logistické rovnice růstu populací (Taylor et al., 1990). Vliv kompetice má rozsáhlé evoluční důsledky, například podporuje selekci konkurenceschopnějších jedinců a ovlivňuje disperzi druhů. Dynamika populací a společenstev je silně spjatá a působí oběma směry. Na rozdíl od kompetice vnitrodruhové je prokazatelnost mezidruhové kompetice metodicky složitější a interpretace výsledků vyžaduje širší znalosti o zkoumaném společenstvu. K modelování efektů mezidruhové kompetice je nejčastěji užíván model kompetice Lotka-Volterra, který je založen na logistické rovnici populačního růstu a bere v potaz rozdílnou vzájemnou kompetiční sílu dvou a více druhů (Schoener, 1976).

2.1 Kompetiční vyloučení a koexistence druhů

Dle výše popsaných principů kompetice vyvstává otázka týkající se koexistence druhů: Jakým způsobem spolu mohou koexistovat druhy s podobnými ekologickými nároky, aniž by kompetičně silnější druh kompletně vytlačil druh slabší? Tento problém popisuje pravidlo kompetičního vyloučení formulované různými způsoby již Charlesem Darwinem nebo Josephem Grinnellem (Grinnell, 1904). Pravidlo kompetičního vyloučení ve zkrácené podobě tvrdí, že „úplní kompetitoři spolu nemohou koexistovat“ (Hardin, 1960). Většina formulací tohoto principu počítá se stabilním prostředím, které zpravidla zaručí jen laboratorní podmínky. Ve stabilním prostředí poklesy a nárůsty populací odpovídají modelům mezidruhové kompetice Lotka-Volterra. Tak tvrdí i mnohé experimentální studie, například Gauseovy pokusy s nálevníky *Paramecium caudatum* a *P. aurelia* (Gause et al., 1934). Díky heterogenitě přírodního prostředí a častým disturbancím spolu mohou koexistovat druhy, mezi kterými by ve stabilním prostředí brzy došlo k úplnému vyloučení slabšího druhu (Paine, 1979). Pro organismy je nejvýhodnější kompetici minimalizovat, neboť nedostatek zdrojů má negativní vliv na jejich fitness. Negativní vliv kompetice na populace druhů dokazují manipulační experimenty, při kterých byl odstraněn jeden z kompetitorů na pokusné ploše. U populace druhu, který byl zbaven konkurence, byl pozorován nárůst počtu jedinců. Takový jev se označuje pojmem „kompetiční uvolnění“ (Brown et al., 1979). Ekologickými nároky

organismů a jakým způsobem se liší příbuzné a koexistující druhy se zabývá teorie ekologické niky.

2.2 Ekologická nika

Ekologická nika je termín, který je stěžejní pro ekologii společenstev a bývá mnohdy používán nesprávně. Pro tuto práci je ekologická nika zásadním pojmem. V první polovině dvacátého století popisovala ekologická nika vztah habitatu a jemu odpovídajících adaptací organismu. Tento význam ekologické niky poprvé použil Joseph Grinnell v roce 1917 ve své práci o drozdci kalifornském (Grinnell, 1917). Později termín nika vyjadřoval roli organismu v trofickém řetězci (Elton, 1927, s. 63). Základy moderního chápání ekologické niky byly formulovány v roce 1957 britským ekologem Georgem E. Hutchinsonem. Na rozdíl od předchozích výkladů se nejedná o konkrétní habitat ani o roli organismu v daném společenstvu. Hutchinsonova teorie ekologické niky popisuje souhrn zdrojů a environmentálních faktorů, které ovlivňují životaschopnost, růst a rozmnožování organismu nebo druhu (Holt, 2009). Fundamentální niku tak tvoří abstraktní n -rozměrný hyperprostor, v jehož mezích je možná „trvalá“ existence a rozmnožování organismu nebo druhu, přičemž každý relevantní ekologický faktor tvoří jeden z jeho n rozměrů (Hutchinson, 1957).

V přírodních podmínkách se takřka nikdy nesetkáme s případem, kdy by druh dokázal využít svou fundamentální niku v plné šíři. Niky organismů se překrývají a důsledkem kompetice a dalších biotických interakcí vznikají realizované niky. Zdroje a faktory, které je druh schopen využít za přítomnosti jiných druhů tvoří realizovanou niku (Hutchinson, 1957). Teorie niky byla dále rozvíjena pojmy jako šíře niky, překryv nik a rozlišení nik (MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1968; Colwell a Futuyma, 1971).

2.2.1 Šíře niky a ekologická specializace

Šíře niky (anglicky niche breadth) udává v jaké míře je organismus schopen využít sledovaný zdroj nebo tolerovat daný faktor. Koncept šíře niky funguje jako míra ekologické specializace. Širší nika zpravidla znamená menší míru specializace (Colwell a Futuyma, 1971). Richard Levins zavedl v roce 1968 index pro míru šíře niky:

$$1/B = \sum p_i^2$$

Kde p_i značí proporci p , s jakou druh využívá daný zdroj nebo prostředí i (Levins, 1968). Úpravou této rovnice získáme Levinsův index specializace (Devictor et al., 2010):

$$B = 1/\sum p_i^2$$

Ekologická specializace bývá výhodou ve stabilním prostředí, avšak právě druhy s úzkou fundamentální nikou jsou nejčastěji ohroženy vyhynutím během rychlých změn prostředí (McKinney, 1997). Jak napovídá výše zmíněná rovnice pro výpočet indexu šíře niky, šíře není zpravidla omezena na jeden parametr niky. Rozsahy různých parametrů niky daného druhu spolu jsou mnohdy v pozitivní kovarianci. Druhy, které mají například širokou toleranci k jednomu faktoru jako je teplota, bývají také široce adaptované k využívání širšího spektra potravních zdrojů (Brown, 1984; McKinney, 1997). Pro mnoho druhů platí, že šíře niky je v pozitivní korelaci s geografickým rozšířením druhu (Slatyer et al., 2013).

2.2.2 Překryv nik

Sdílením jednoho a více ekologických zdrojů dochází k překryvu nik (anglicky „niche overlap“). Čím větší množství společných ekologických zdrojů dva druhy využívají, tím více se jejich niky překrývají (Abrams, 1980). Ke zkoumání překryvu nik bývá ze získaných dat vytvořena matice využití zdrojů pro sledované druhy, s jejíž pomocí lze překryv vypočítat (Colwell a Futuyma, 1971). Pokud je překryv nik větší, je pravděpodobné, že bude mezi druhy silnější kompetice. Míra překryvu nik, jejíž překročení zamezuje koexistenci druhů se označuje termínem limitující podobnost (anglicky „limiting similarity“). Koncept limitující podobnosti udává tedy limity překryvu nik, při nichž jsou druhy stále schopny koexistovat. Je založen na pravidlu kompetičního vyloučení a modelech Lotka-Volterra (MacArthur & Levins, 1967). Překryv nik není jediný faktor ovlivňující míru mezidruhové kompetice. Kritici teorie překryvu nik tvrdí, že interspecifická kompetice závisí spíše na hustotě populací, množství zdrojů a proměnlivosti prostředí. Překryv nik a limitující podobnost tak nelze považovat za hlavní zdroj mezidruhové kompetice (Abrams, 1980). Silný překryv nik doprovázený velkou mírou kompetice má však nesporně evoluční důsledky. Mezi efekty překryvu nik patří rozdělení zdrojů, posun znaku, mezidruhová teritorialita, nebo úplné vytlačení kompetičně slabšího druhu z daného habitatu (Wiens, 1989).

2.2.3 Rozlišení nik

Dva druhy soutěžící o společný zdroj mohou trvale koexistovat, pokud je tlak kompetice vyšší vnitrodruhově než mezidruhově (Vance, 1984). Rozlišení nik (anglicky „niche differentiation“) je proces, který vede ke snížení mezidruhové kompetice a dovoluje druhům s podobnými nároky koexistovat. Jedním ze způsobů, jakým může dojít k rozlišení nik, je rozdělení zdrojů. Může se jednat o rozdílné prostorové využití habitatu, času (noční a denní živočichové) a nejčastěji o rozdělení potravních zdrojů například dle způsobu sběru potravy či velikosti sbírané potravy (Kent & Sherry, 2020).

2.3 Ekologické a evoluční důsledky kompetice

Potřeba vyhnout se kompetici má rozsáhlé ekologické a evoluční důsledky. Proces diferenciacce nik musí být provázen odpovídajícími fenotypickými změnami. Tyto změny se v případě příbuzných druhů nazývají obecně posun znaku a mohou být morfologické, ekologické, behaviorální nebo fyziologické (Brown a Wilson, 1956). Přítomnost posunu znaků je patrná, pokud se mezi znaky podobných druhů objeví výrazná změna v částech jejich areálů, které obývají sympatricky. Mezi známé příklady posunu znaku patří změny ve velikosti ústních aparátů (Hutchinson, 1959) nebo velikosti těla (Losos, 1990; Simberloff et al., 2000). Posun znaku není u těchto druhů přítomen v částech areálů, které obývají alopatricky. Zda se v těchto případech jedná o efekt posunu znaku vyvolaný sympatricky žijícími podobnými druhy není vždy jasné, a je nutno brát v potaz další možné důvody vzniku pozorovaných fenotypových změn (Grant, 1972).

Snížený kompetiční tlak dává vzniknout kompetičnímu uvolnění. Pokud z jakéhokoliv důvodu vymizí jeden ze dvou druhů soutěžících o zdroj, zbývající druh zpravidla obsadí větší část své fundamentální niky. Kompetiční uvolnění lze dobře ilustrovat pomocí experimentů, při

kterých byl odstraněn jeden ze dvou podobných druhů. Příkladem jsou pokusy Josepha Connella s rozšířením svijonožce *Chthallamus stellatus* v přílivové zóně. Po odstranění konkurenčně úspěšnějších svijonožců *Balanus balanoides* došlo díky kompetičnímu uvolnění ke značnému rozšíření realizované niky druhu *C. stellatus* (Connell, 1961). Kompetiční uvolnění lze sledovat i mezi evolučně velmi vzdálenými taxony, například mezi semenožravými mravenci a hlodavci v pouštích Arizony (Brown et al., 1979).

3 Potravní chování ptáků

Dobrým modelovým systémem pro výzkum mezidruhové kompetice a s ní souvisejících jevů jsou ptáci, protože využívají široké spektrum potravních zdrojů, k jejichž získávání využívají mnoho strategií a vyvinuli rozličné morfologické adaptace. Metabolismus ptáků, obzvláště řádu pěvců, patří mezi nejvyšší ze všech teplokrevných živočichů (McNab, 1988). Ptáci jsou proto často subjektem výzkumu etologů a behaviorálních ekologů při zkoumání optimálních strategií získávání potravy (Krebs et al., 1977; MacArthur & Pianka, 1966). K vyhledávání a získávání potravy vynakládají ptáci energii a získaná potrava pro ně musí být energeticky výhodná. Důsledkem energetických nároků ptáků vedl selekční tlak k vytvoření mnoha strategií získávání potravy a rozličných morfologických adaptací. V následujících podkapitolách ilustruji potravní zdroje, ekomorfologii a strategie získávání potravy ptáků.

3.1 Potravní zdroje využívané ptáky

Ptáci jakožto taxon čítají asi 11 000 druhů a jsou velmi rozmanitou skupinou živočichů. Druhovátá diverzita ptáků je doprovázena velkou diverzitou způsobů života a získávání potravy, které jim dovolují téměř globální areál rozšíření (Davies et al., 2007). Ptáky lze rozdělit do několika skupin dle potravy, kterou preferují. Většina literatury rozděluje ptáky zhruba do těchto potravních skupin: herbivorní, omnivorní, insektivorní a karnivorní. Tyto kategorie lze členit ještě jemněji, býložravce například na druhy granivorní, frugivorní a nektarivorní. Insektivorní ptáky členíme na aeriální, arboreální nebo terestrické, a masožravce například na piscivorní, moluscivorní či na mrchožrouty (De Graaf et al., 1985). Největší diverzita potravních zdrojů je k nalezení v tropech, kde se také nachází největší druhová diverzita ptáků. Nalezneme zde také největší množství frugivorních druhů. Nejčastěji přijímanou potravou ptáků je však hmyz, který tvoří hlavní složku potravy více než 50% všech druhů ptáků (Kissling et al., 2012).

Globální abundanci a diverzitu hmyzu nepředčí žádný jiný suchozemský živočišný taxon, není proto překvapivé, že je přítomen v potravě tolika druhů ptáků a dalších zvířat (Bar-On et al., 2018). Hmyz je pro ptáky energeticky výhodným zdrojem potravy mimo jiné kvůli relativně snadnému lovu. Bylo navrhováno, že diverzita a rozšíření hmyzu přispěli k velké diverzitě a rozšíření ptáků (Morse, 1971). Pokles biomasy hmyzu zaznamenaný za poslední století, který v některých oblastech převyšuje 75% (Hallmann et al., 2017), je z velké části způsoben lidskou činností a vede mimo jiné ke zmenšování ptačích populací, což má mnoho negativních dopadů na ekosystémy (Rosenberg et al., 2019).

3.1.1 Trofické gildy

Ptáci využívají mnoho různých zdrojů potravy a překryv potravních nik druhů není vždy vyšší s vyšší fylogenetickou příbuzností druhů. Pro potřeby ekologů je proto vhodné rozdělit druhy ptáků v daném společenstvu do potravních gild. Ekologická gilda je skupina druhů, které využívají společné zdroje podobným způsobem. Druhy spadající do jedné gildy nemusí být příbuzné (Root, 1967). Jeden druh může patřit k více různým gildám a jeho příslušnost k dané gildě se může měnit například během migrace či ročních období (Podlesak & McWilliams, 2006). Potravní gildy lze tvořit na základě různých kritérií, nejčastěji dle typu potravy, substrátu, ze kterého pták potravu získává, a nakonec způsobem samotného lovu či hledání potravy (De Graaf et al., 1985).

Gildy lze stanovit na základě předchozích pozorování, dat z literatury a subjektivních klasifikací (a priori) nebo až po analýze získaných dat (a posteriori). Předem stanovené gildy jsou kupříkladu vhodné pro porovnání trendů napříč kontinenty a využívají dat z literatury (De Graaf et al., 1985; Kissling et al., 2012). Gildy stanovené a posteriori jsou vhodné pro zkoumání společenstev a dovolují jemnější členění gild. Využívají statistických metod jako PCA (analýza hlavních komponent) a shlukové analýzy (Holmes & Recher, 1986). Stanovení mezi gild je značně subjektivní i při použití statistických analýz a závisí na rozlišení, které je praktické pro daný výzkum.

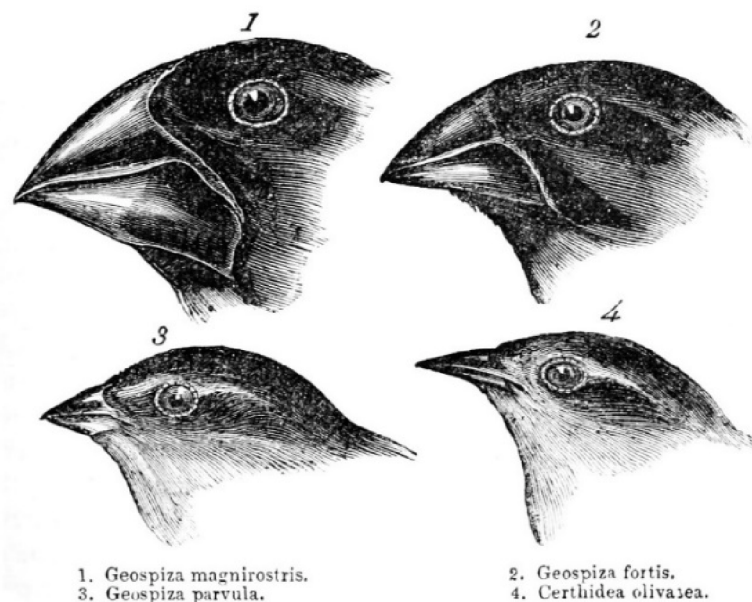
3.2 Potravní chování a ekomorfologie

Z morfologie živočichů lze vydedukovat mnoho informací o jejich způsobu života. Studium vztahů mezi morfologií živočichů a jejich ekologií se nazývá ekomorfologie. Většina ekomorfologických úsudků vychází z pozorování, měření a následného porovnání ekologie druhů, fenotypů či poddruhů sledovaných organismů (Norton et al., 1995). Ekomorfologické studie přinesly důkazy o korelaci mezi ekologickými a morfologickými rozdíly sledovaných druhů (Miles et al., 1987). Úvahy o ekomorfologii organismů přivedly již Charlese Darwina k prvním formulacím evoluční teorie v jeho knize „O původu druhů“ (Darwin, 1859). Mimo jiné to byla morfologie zobáků tzv. Darwinových pěnkav, skupiny ptáků čeledi Tangarovitých (Thraupidae) žijících na Galapázkých ostrovech, která přispěla k jeho myšlenkám o speciaci. Darwinovy pěnkavy jsou klasickým příkladem adaptivní radiace (Podos & Nowicki, 2004), a jsou dodnes předmětem studia mnoha disciplín evoluční biologie. Například velikost a zašpičatění zobáků granivorních a frugivorních druhů této skupiny pozitivně korelují s velikostí a tvrdostí požíraných plodů nebo semen (Grant, 1981; obrázek 1).

3.2.1 Ekomorfologie ptačích křídel

Jedním ze znaků, dle něhož lze usuzovat na prostředí, které pták obývá, jsou křídla. Poměr délky a šířky křídel (anglicky „aspect ratio“) a poměr hmotnosti ptáka ku ploše křídel (anglicky „wing loading“) jsou dva hlavní faktory determinující jejich funkci (Winkler & Leisler, 1992). Například dlouhá a úzká křídla, tedy křídla s vysokým poměrem stran, jsou vhodná pro ptáky překonávající velké vzdálenosti, neboť dovolují energeticky efektivnější let. Mezi jejich nevýhody patří energeticky náročný a pomalý vzlet (Tucker, 1993). Tento typ křídel je typický pro mořské ptáky jako je albatros stěhovavý. Naopak křídla kratší a zakulacená jsou vhodná

k manévrování a ke kratším přeletům, které jsou typické pro ptáky pohybující se mezi stromy při získávání potravy. Tento typ křídel má mnoho druhů pěvců (U. M. Norberg, 1979). Relativně krátká a zašpicatělá křídla s vyšším poměrem hmotnosti ku ploše křídel náleží například sokolům nebo rorýsům, druhům ptáků, kteří se pohybují velmi rychle v otevřeném prostranství (Dhawan, 1992), což jim umožňuje ulovit rychle se pohybující kořist na volném prostranství. Křídla dravců, kondorů a dalších ptáků, pro které je typický krouživý let, nemají vysoký poměr stran jako je tomu u křídel mořských ptáků a jejich širší křídla jim dovolují snazší vzletání. Ruční letky těchto ptáků také tvoří typické zářezy, které pomáhají snižovat tření způsobené šířkou jejich křídel. Tato adaptace jim dovoluje efektivní krouživý let bez ztrát na možnostech manévrování (Tucker, 1993). Díky těmto adaptacím neztrácejí příliš mnoho energie během kroužení a hledání potravy na rozlehlých prostranstvích. Ptákům, kteří se za potravou potápějí, plní křídla funkci ploutví pro efektivní pohyb pod vodou například během lovu. U tučňáků a několika dalších druhů ptáků tato adaptace dospěla až ke ztrátě schopnosti létat (Townsend, 1909).



Obrázek 1. Ilustrace znázorňující rozdíly ve velikosti a tvaru zobáků několika druhů ptáků ze skupiny Darwinových pěnkav. Číslo 1 a 2 jsou granivorní druhy se silným zobákem určeným k otevírání semen, číslo 3 a 4 jsou primárně insektivorní druhy s tenčím zobákem vhodným k jemnější manipulaci s potravou.

(zdroj: wikimedia commons, public domain).

3.2.2 Ekomorfologie ptačích končetin

Délka nohou, tvar a uspořádání prstů ptáka vypovídá mnoho o jeho potravě a prostředí, ve kterém ji loví. Končetiny ptáků jsou zpravidla opatřeny čtyřmi prsty v anisodaktylním uspořádání (tři prsty směřují dopředu a jeden dozadu) a od končetin savců se nejvýrazněji liší srůstý kostí nártních a zánártních, které u ptáků tvoří běháky (latinsky tarsometatarsus). Stehna ptáků bývají kryta peřím a viditelnými částmi jsou proto běháky a holeně (Abourachid & Höfling, 2012). Většina ptáků patří mezi prstochodce, a jedním z nápadných znaků poukazujících na habitat, který pták obývá, je přítomnost nebo absence blán mezi prsty.

Ptáci, kteří se pohybují ve vodě nebo v bahně mají mezi prsty blány, které zvyšují plochu jejich chodidel a tímto zvyšují efektivitu plavby a lovu potravy. Blánami opatřená chodidla jsou typická například pro řady Anseriformes, Pelecaniformes, Phoenicopteriformes a Sphenisciformes (Townsend, 1909; Abourachid & Höfling, 2012). Výrazné ostré a zahnuté drápy mají na nohách ptáci živící se lovem obratlovců. Slouží k uchopení a občas i k usmrcení oběti (Csermely & Gaibani, 1998; Goslow, 1971). Drápy také mohou asistovat při porcování potravy. Ptáci, kteří primárně chodí nebo běhají po zemi mají výrazně delší běháky oproti dalším částem kostry spodních končetin (Abourachid & Höfling, 2012), což jim umožňuje buď efektivně rozhrabávat substrát a dobývat z něj potravu nebo ulovit i vysoce pohyblivou nelétavou kořist (ještěři, hady apod.). Pro podtřídu Paleognathae je typická redukce počtu prstů ze čtyř na tři, v případě pštrosů dokonce na dva prsty (Widrig & Field, 2022). Ze letců jsou to hlavně Galliformes, kteří tráví většinu života na zemi a potravu si obstarávají hrabáním. Pro tyto účely mají silné nohy, které jim také asistují při rychlém vzletu během úniku před predátory. Při vzletu generují hrabaví až 90% potřebné energie pomocí nohou, nikoliv křídel (Abourachid & Höfling, 2012). Zygodaktylní uspořádání prstů na chodidle (dva prsty směřují dopředu a dva dozadu) nalezneme zejména u řádů Piciformes, Psittaciformes a Cuculiformes. Tento typ uspořádání chodidla je výhodný pro pevný úchop při sezení a pohybu na větvích stromů. Šplhavci během vertikálního šplhání po kmenech čtvrtý prst vyklání do boku a zvyšují si tak stabilitu při agresivním dobývání potravy zpod kůry (Bock, 1999). Zygodaktylní uspořádání chodidla tedy není primárně adaptací ke šplhání, nýbrž slouží k pevnému úchopu, kterého využívají například papoušci pro manipulaci s plody (Carril et al., 2014). Ptáci, kteří hledají potravu na kmenech a větvích stromů mají také relativně krátké běháky oproti druhům, které hledají potravu na zemi (Wiens, 1989).

Pěvci ve většině případů disponují anisodaktylním uspořádáním chodidel a pohybují se v daném habitatu krátkými skoky. Například drozdi (rod *Turdus*) často hledají potravu na zemi, kde několika skoky a pomocí zobáku rozhazují substrát a pronásledují bezobratlé (Shukshina, 2019). U menších druhů pěvců lze sledovat vztah délky prstů a končetin s konkrétním způsobem získávání potravy. Menší druhy sýkor, jako je například sýkora uhelníček (*Parus ater*), často visí za krátké větvičky a potravu sbírají ze spodků listů nebo se rychlými pohyby křídel vznášejí vedle listů, ze kterých sbírají potravu. Větší sýkory jako je sýkora parukářka (*Lophophanes cristatus*) využívají silnější větve, na kterých se přemisťují poskakováním a sbírají potravu z povrchu větví (U. M. Norberg, 1979). Šoupálci (rod *Certhia*) se při získávání potravy pohybují po kmenech stromů podobně jako šplhavci a k těmto účelům vyvinuli příslušné morfologické adaptace. Jejich prsty jsou dlouhé a disponují delšími drápy pro dobrý úchop kůry, při lezení si navíc pomáhají ocasioními pery jako mnoho ptáků z řádu Piciformes (R. A. Norberg, 1986).

3.2.3 Ekomorfologie ptačích zobáků

Vedle rozmanité škály potravních zdrojů nalezneme u ptáků také rozličné tvary zobáků, jimiž potravu přijímají a ve většině případů jich využívají i k jejímu získávání. Zobáky ptákům však slouží nejen k získávání potravy. Mezi jejich další funkce patří například krmení mláďat, stavba hnízd, manipulace s nástroji, sebeobrana nebo čištění peří. Velikost a tvar zobáku ovlivňují hlasové projevy ptáků (Podos & Nowicki, 2004) a mají také dopady na termoregulaci

(Friedman et al., 2017). Potrava proto není jediným faktorem, který ovlivňuje evoluci morfologie zobáků. Zde se však soustředím na funkci zobáku v kontextu získávání potravy.

Tvar zobáku úzce souvisí s druhem potravy, kterou daný pták přijímá. Druhy ptáků živící se masem disponují ostrými zahnutými zobáky, které slouží k trhání masa a usmrcení kořisti. Ptáci získávající potravu sondováním dutin mají dlouhé a tenké zobáky. Mezi tyto ptáky patří například kolibříci (čeleď Trochilidae), kteří sají nektar z dlouhých trubkovitých květů, k čemuž jim slouží také patřičně adaptovaný jazyk (Temeles & Roberts, 1993). Podobnou adaptaci k sání nektaru nalezneme u medosavek z čeledi Meliphagidae (Wooller & Richardson, 1988). Podobný způsob získávání potravy však nalezneme i u pobřežních ptáků, kteří svými dlouhými zobáky dobývají měkkýše v písku nebo v bahně. Špičaté a širší zobáky mají ptáci živící se lovem ryb, mezi tyto patří například volavky (Ardeidae), ledňáčci (Alcedinidae) a také mnoho mořských ptáků. Tyto skupiny používají zobáky k preciznímu uchopení kořisti nebo jako harpunu (Molina-Bolívar et al., 2018). Zvláštní adaptaci k lovu ryb mají pelikáni (Pelecanidae), jejichž spodní čelist je opatřena vakem, který jim umožňuje pozřít větší kořist. Vodní ptáci s plochým zobákem se zpravidla živí sběrem měkkýšů ze dna anebo jsou herbivorní (Olsen, 2017). Plameňáci živící se filtrací korýšů mají zvláštní zobáky opatřené lamelami pro oddělení bahna od drobné kořisti (Zweers et al., 1995).

V řádu pěvců nalezneme zpravidla menší zobáky adaptované na přijímanou potravu. Zástupci pěvců, jejichž hlavní složku potravy tvoří hmyz, mají tenké zobáky, které používají pro precizní lov malé kořisti. Z naší fauny jsou to třeba budníčci (Phylloscopidae), nebo rákosníci (Acrocephalidae). Granivorní druhy mají širší a mohutnější zobáky určené k otevírání semen, k těmto ptákům patří například pěnkavy (Fringillidae). Křivky (*Loxia*) disponují překříženými špičkami zobáku, které jim pomáhají rozevírat šupiny semen jehličnatých stromů, kterými se živí. Jednotlivé populace tohoto rodu se navíc liší ve velikosti zobáku v závislosti na druhu jehličnanů, na kterém se daná populace živí (Gómez-Blanco et al., 2019). Druhy pěvců živící se na kmenech stromů drobnými bezobratlými mají zobáky delší a tenké, uzpůsobené k získávání potravy ze záhybů kůry stromu. V našich lesích jsou takto adaptovaní například šoupálci a brhlíci (rod *Sitta*; Adamik & Korňan, 2004). Dle výše zmíněných příkladů lze v mnoha případech popsat silný vztah mezi tvarem zobáku ptáků a jejich primárním způsobem získávání potravy. I přes související kompetiční výhody, jen málo druhů ptáků je úplnými potravními specialisty. V proměnlivém prostředí jsou evolučně výhodnější adaptace k příjmu širší škály potravních zdrojů. Například insektivorní ptáci přezimující v mírném pásu v zimě jedí častěji semena a plody kvůli nedostatku snadno ukořistitelného hmyzu (Lewke, 1982). Dalším příkladem výhod širší potravní niky mohou být již zmiňované Darwinovy pěnkavy z Galapážských ostrovů. V období sucha vznikl na jednom z ostrovů poměrně rychle nedostatek malých semen. Z tamních granivorních pěnkavek prostředních (*Geospiza fortis*) proto přeživali jedinci se silnými a velkými zobáky. Dokázali využít i velkých a tvrdých semen, o něž byla menší konkurence, a proto jich byl dostatek i přes období sucha (Boag & Grant, 1981). Podobné vztahy mezi velikostí zobáku a šíří potravní niky lze pozorovat u frugivorních ptáků. Velikost zobáku u nich do jisté míry limituje maximální velikost potravy. Větší frugivorní ptáci s většími zobáky mohou využívat širší spektrum plodů, na rozdíl od menších ptáků, kteří jsou omezeni na příjem menších plodů mnohdy chudších na zdroje lipidů a dalších živin (Moermond & Denslow, 1985).

3.3 Potravní chování ve společenstvech pěvců

Popsat rozdíly mezi nikami druhů ptáků s odlišnou morfologií a rozšířením je poměrně jednoduché. Mezi druhy s dostatečně odlišnými nikami je kompetice o zdroje minimální, jak předpovídá Hutchinsonova teorie niky (Hutchinson, 1957). Ekology zkoumající společenstva ptáků však více zajímá otázka minimalizace kompetice mezi organismy, jejichž niky jsou zdánlivě identické. V rámci ornitologie se jedná o ptáky, kteří obývají alespoň po část roku tytéž habitaty, sdílí potravní zdroje a jsou podobně velcí. Jedním ze zakladatelů tohoto směru ekologie ptačích společenstev byl Robert H. MacArthur, který na přelomu dvacátého století zkoumal společenstva pěvců lesňáčků (čeleď Parulidae) ve státě Maine, USA. Jeho studie zahrnovala pět druhů lesňáčků náležejících během hnízdní sezóny ke stejné potravní gildě, tedy k arboreálním insektivorům obývajícím jehličnaté lesy. MacArthur strávil dvě hnízdní sezóny sběrem dat o potravním chování těchto ptáků. Stromy pomyslně rozdělil na několik výškových pater a dále daná patra rozdělil do pásem dle vzdálenosti od kmene. Zaznamenával kolik sekund strávil pták v daném sektoru a jakým způsobem potravu sbíral. Výsledná data ukázala, že lesňáčci s podobnými ekologickými nároky diferenciovali své niky dle prostorového využití stromů a tímto minimalizovali interspecifickou kompetici o zdroje. Například lesňáčci skvrnití (*Setophaga tigrina*) sbírali potravu na vnějších okrajích větví blíže vrcholků stromu, zatímco lesňáčci žlutoskvrní (*Setophaga coronata*) preferovali oblasti blíže kmeni v nižších patrech stromu. Rozdílné využití mikrohabitatů bylo doprovázeno odlišnými technikami sběru potravy (MacArthur, 1958). Další výzkumy v podobném prostředí prováděl i Douglas H. Morse, který potvrdil zjištěné mikrohabitaty některých druhů ptáků z MacArthurovy studie, a navíc popsal rozdíly ve výšce sběru potravy v závislosti na pohlaví ptáka. Samci zpravidla získávali potravu výše než samice, a za původ těchto rozdílů je považována vazba samců na vyšší stanoviště za účelem zpěvu a vazba samic na nižší patra kvůli umístění a stavbě hnízda (Morse, 1968). V následujících desetiletích bylo provedeno mnoho výzkumů v rozličných habitatech a byly pozorovány podobné způsoby diferenciací nik ve společenstvech ptáků. Většina studií se soustředila na společenstva pěvců, ale podobné rozdíly byly nalezeny například mezi mořskými ptáky a ve způsobu, jakým využívají vodní hladinu (Eriksson, 1985).

3.3.1 Potravní chování pěvců a mezidruhová kompetice

V Evropě byla zájmem ekologů nejčastěji společenstva pěvců z čeledi sýkorovitých (Paridae). Zde stojí za zmínku studie z Norska, v nichž byly nalezeny možné důkazy rozlišení nik a kompetičního uvolnění. V habitatech, které sdílela sýkora lužní (*Poecile montanus*) se sýkorou parukářkou byla méně kompetičně silná sýkora lužní vytlačována větší sýkorou parukářkou do méně výhodných částí stromu, z preferované vnější části větví. Naopak v areálech, které sýkora lužní obývala bez přítomnosti sýkory parukářky, rozšířila svou realizovanou niku na preferované části stromu (Hogstad, 1978). Pozdější studie na společenstvech těchto dvou druhů dále poukazovaly na přítomnost mezidruhové kompetice a rozlišení nik, například v Belgii preferovaly sýkory lužní části stromu kryté před silnými větry, pravděpodobně kvůli minimalizaci energetických ztrát. Pokud však sdílely areál se sýkorou parukářkou, byly nuceny využívat periferních částí stromu a trpět energetické ztrátou, které pravděpodobně vedly ke snižování fitness těchto jedinců (Lens, 1996). Tento typ závěrů na základě pozorování měl

mnoho kritiků, kteří považovali rozdíly v potravním chování za nedostatečný důkaz vlivu mezidruhové kompetice na jeho evoluci (Wiens, 1977).

Další důkazy o přítomnosti mezidruhové kompetice přinesly studie porovávající míru posunu niky mezi příbuznými a ekologicky podobnými druhy sýkor. Největší posuny niky byly zaznamenány mezi druhy s vyšší vzájemnou morfologickou podobností. Závěry o přítomnosti posunu niky byly tvořeny na základě rozdílů v potravním chování u alopatrických a sympatrických populací těchto druhů sýkor (Alatalo et al., 1986). Zajímavé poznatky přinesly švédské studie podobných společenstev. Studie poukazyvaly na kompetiční vyloučení sýkory uhelníčka většími druhy jako sýkora parukářka, sýkora lužní a dalšími malými pěvci. V areálech obývaných sympatricky byla sýkora uhelníček nucena využívat vnější okraje stromů. Mezitím na ostrovech, které neobývaly zbylé dva druhy sýkor využívala sýkora uhelníček více vnitřních částí stromu a tato populace měla větší hustotu než v jižním Švédsku (Alerstam et al., 1974). Sýkory uhelníček na ostrově Gotland byly rovněž větší než jejich příbuzné ve Švédsku, což poukazuje na posun znaku v nepřítomnosti konkurence (Gustafsson, 1988). Nebyl však známý důvod, proč se ostatní druhy sýkor nevyskytovaly na ostrovu Gotland. Nebyl důvod předpokládat geografickou ani jinou bariéru. Možné vysvětlení tohoto jevu přišlo v roce 2000. Bylo zjištěno, že více druhů sýkor spolu koexistuje na ostrovech, které obývají zároveň s kulíškem nejmenším (*Glaucidium passerinum*). Ostrovy, které kulíšek neobývá jsou osídleny téměř výhradně sýkorou uhelníčkem, a další druhy sýkor na nich nehnízdí (Kullberg & Ekman, 2000). Kulíšek nejmenší se specializuje na lov ptáků a sýkory živící se na periferních částech stromu jsou pro něj snadnou kořistí (Ekman, 1986). Experimentální studie dokázaly, že sýkora uhelníček je ve svém sběru potravy efektivnější než zmíněné dva druhy sýkor, a také produkuje průměrně větší snůšky vajec (Alatalo & Moreno, 1987). Jeví se tedy, že v nepřítomnosti predátora kulíška nejmenšího drobnější sýkora uhelníček kompetičně vyloučila své příbuzné a větší kompetitory sýkoru parukářku a sýkoru lužní. V lesích, které obývají tyto sýkory společně pravděpodobně limituje populaci sýkory uhelníčka přítomnost kulíška nejmenšího, který v těchto společenstvech tvoří klíčový druh (Kullberg & Ekman, 2000). Tato hypotéza není jediným vysvětlením tohoto jevu a nevylučuje přítomnost mezidruhové kompetice mezi těmito ptáky v lesích, které obývají společně. Dává nám však ucelenější pohled na dynamiku těchto společenstev a více možných důvodů pro pozorované vztahy než pouze vytlačení fyzicky slabšího druhu do méně výhodných mikrohabitátů.

3.3.2 Potravní chování pěvců v závislosti na pohlaví

Rozdíly v potravním chování lze pozorovat i mezi pohlavími téhož druhu. Již zmíněné rozdíly mezi lesňáčky, kteří se liší ve výšce, kterou zpravidla obývají (Morse, 1968), jsou oproti některým druhům triviální. Muchálek ozdobný (*Arses telescopthalmus*) z čeledi Monarchidae obývající lesy Papui Nové Guiney se vyznačuje právě opačným prostorovým využitím stromových pater. Samci tohoto druhu se pohybují v podrostu pod hranicí 6 metrů, zatímco samice se pohybují ve vyšších stromových patrech nad hranicí 8 metrů. Během hnízdění sezóny se obě pohlaví častěji vyskytují někde mezi těmito pomyslnými hranicemi pravděpodobně kvůli umístění hnízda. Samec preferuje sběr potravy z kmenů stromů, k čemuž má také patřičné adaptace jako delší drápy a prsty podobně jako ptáci rodu *Certhia* (Bell, 1982; R. A. Norberg, 1986). Samci také disponují užším zobákem vhodným pro získávání potravy ze záhybů kůry.

Samice získávají potravu častěji za letu, a proto mají také širší zobák podobně jako jiné druhy ptáků živící se tímto způsobem. Také morfologie jejich ocasů jim umožňuje snazší manévrování (Bell, 1982). Důvody, kvůli kterým došlo k tak výraznému pohlavnímu dimorfismu nejsou zcela objasněné, předpokládá se, že jde o mechanismus snižující intraspecifickou kompetici mezi pohlavími. Jihoafričtí dudkovci stromoví (*Phoeniculus purpureus*) se také vyznačují pohlavním dimorfismem. Na rozdíl od muchálků ozdobných z Nové Guiney ale sbírají potravu ve vzájemné blízkosti. K minimalizaci mezipohlavní kompetice dochází odlišnými způsoby sběru potravy a díky rozdílům ve velikosti těla a zobáku (Radford & Du Plessis, 2003). Na základě těchto a dalších studií lze tvrdit, že k minimalizaci mezipohlavní kompetice u ptáků dochází buď prostorovým oddělením obou pohlaví nebo pomocí různých využití substrátů a metod sběru potravy. V populacích lesních ptáků mírného pásma se samci a samice liší nejčastěji ve výšce, kde potravu sbírají (Holmes, 1986).

3.3.3 Vztah potravního chování a vegetace

Vztah vegetace, heterogenity prostředí a struktury zvířecích společenstev je dobře prozkoumané téma (Tews et al., 2004). Je dobře známo, že silně heterogenní prostředí jako tropické deštné lesy obývá velké množství druhů zvířat, a samozřejmě i ptáků (Kikkawa, 1982). Naopak monotónní zemědělská krajina či podobné homogenní habitaty jsou obývány poměrně malým množstvím druhů ptáků (Šálek et al., 2021). Výška vegetace a její vertikální heterogenita je považována za prediktor množství potenciálních nik v daném habitatu, lze tedy předpokládat, že s vyšší vegetační komplexností bude stoupat druhová diverzita v daném habitatu. Toto tvrzení platí pro druhovou bohatost hmyzu, kde lze sledovat silnou pozitivní korelaci mezi komplexností vegetace a druhovou bohatostí (Lawton, 1983). Vyšší druhová diverzita hmyzu dále pozitivně ovlivňuje druhovou diverzitu zvířat na vyšších pozicích v trofickém řetězci, mezi něž patří i ptáci (Scherber et al., 2010). Pro mnohá ptačí společenstva platí, že vyšší prostorová (výšková) heterogenita vegetace je pro druhovou diverzitu ptáků podstatnější, než druhová diverzita vegetace (MacArthur & MacArthur, 1961). Existují výjimky z tohoto pravidla, například druhová diverzita ptáků v některých oblastech jihoamerické Patagonie často tento trend nenásleduje (Estades, 1997). V mnoha případech však lze sledovat pozitivní vztah výšky a komplexnosti vegetace s druhovou diverzitou ptáků na lokálním i kontinentálním měřítku. S větším množstvím potravních nik lze dokumentovat také více rozdílných strategií získávání potravy a morfologických adaptací. Tyto aspekty funkční diverzity ptačích společenstev jsou v pozitivní korelaci s druhovou diverzitou daných habitatů (Remeš et al., 2021).

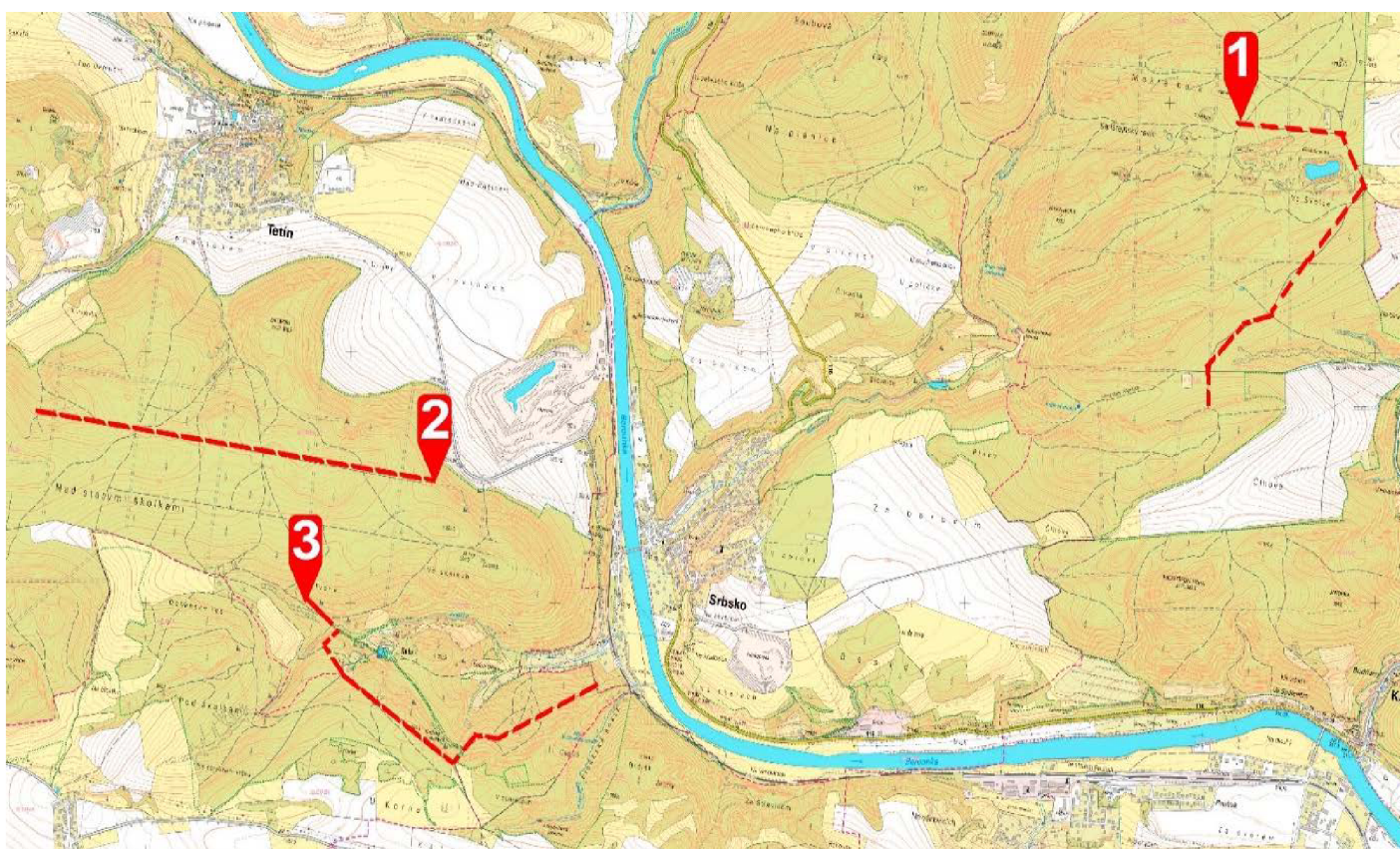
4. Metody

Metodika této práce z větší části kopírovala postup týmu Katedry zoologie a ornitologické laboratoře Univerzity Palackého z expedic ve východní Austrálii (Remešová et al., 2020).

4.1 Oblast výzkumu a vegetace

Pracoval jsem na třech liniích v lesích CHKO Český Kras během hnízdní sezóny převážně v červnu 2021. Oproti jiným rokům byla kvůli vytrvalým mrazům hnízdní sezóna značně opožděná. Pozorování probíhala od 31.5. do 12.6.2021, celkem 12 dní. Každému transektu byly věnovány 4 dny pozorování. Vybíral jsem otevřenější listnaté lesy mimo frekventované turistické trasy. Bylo poměrně složité najít ideální přímé trasy, musel jsem proto udělat několik kompromisů a dvě ze tří linií obsahují více zatáček ve prospěch vyšší homogenity vegetace. Linie se nacházejí na území NPR Koda a NPR Karlštejn a každá je cca 2 km dlouhá a 50 m široká. Každou linii jsem rozdělil na pravou a levou stranu (v datech značeno „A“ a „B“). Umístění tří linií je vyznačeno na mapce (obrázek 2).

Za účelem získání dat o vegetaci jsem na každých 200 m transektu udělal zastávku, proměřil výšku a odhadl pokryvnost a olistění jednotlivých vegetačních pater. Měření byla prováděna v půlkruhu o poloměru cca 25 m a strany transektu jsem pravidelně střídal. Výška vegetačních pater byla zjišťována pomocí laserového dálkoměru Nikon Forestry Pro II. Pro zjištění výšky koruny stromů byly vybrány průměrné a dobře měřitelné reprezentativní stromy pro danou lokalitu. Záznamy o pokryvnosti byly odhadovány a umístěny na stupnici 0–10 odpovídající pokryvnosti 0 až 100 %. Na každý transekt připadalo 10 stanovišť pro měření vegetace, celkem bylo tedy provedeno 30 záznamů o charakteru vegetace. Záznamy o vegetaci byly přímo zapisovány do zápisníku.



Obrázek 2: Linie 1, 2 a 3 vyznačené na mapě okolí obce Srbsko, CHKO Český kras. Zdroj mapových podkladů: ČÚZK.

4.2 Sběr dat o potravním chování

Každý transekt jsem prošel celkem čtyřikrát, dvakrát jedním směrem a dvakrát v opačném směru, pokaždé střídajíc levou a pravou stranu. Tento postup jsem následoval, protože jsem pozorování prováděl sám a chtěl jsem zaručit kvalitní vzorkování po celé délce transektu. S pozorováním jsem většinou začínal okolo sedmé hodiny ranní a jedna cesta po celé délce transektu mi zabrala přibližně čtyři hodiny. Snažil jsem se dodržovat podobnou rychlost chůze po celou dobu a nezvýhodňovat místa s vyšší koncentrací ptáků oproti úsekům chudším na ptačí aktivitu. Zaznamenával jsem všechny pozorované potravní akce pěvců (Passeriformes) a šplhavců (Piciformes). Během chůze jsem se snažil rovnoměrně sledovat celou škálu vegetačních pater. Ptáky jsem se snažil identifikovat na základě vizuálního pozorování, ne podle zpěvu, což se mi kvůli jarní výrazné vokalizaci ptáků nedařilo příliš úspěšně. Většina mých pozorování byla iniciována hlasovými projevy ptáka nebo zpěvem ($n = 193$), z toho 73 ptáků bylo nalezeno díky jejich zpěvu a 120 díky jiným hlasovým projevům. Menší část pozorování vznikla čistě na základě spatření ptáka ($n = 166$). Po lokalizaci ptáka jsem vyčkal několik sekund, než jsem začal zaznamenávat potravní akce. Tento postup byl zvolen za účelem minimalizace tíhnutí k vizuálně výrazným typům chování ptáka. Celkem byly zaznamenávány maximálně 3 potravní akce pro jednoho ptáka. Pokud byl pták nečinný po dobu jedné minuty, upustil jsem od jeho pozorování a pokračoval dále. Většinou jsem ale získal 3 pozorování na ptáka anebo pták zmizel z dohledu dříve, než stihl být nečinný. Pro každého pozorovaného ptáka jsem zaznamenával, o jaký druh nebo rod se jedná a způsob, jakým jsem ho našel. Dále jsem zaznamenal postavení ptáka na stromě při začátku sledování a výšku ve které se nacházel. Pro jednotlivé potravní akce jsem zaznamenal způsob, jakým potravu získal a substrát, na kterém k této akci došlo. Rozeznával jsem osm různých typů potravních akcí na základě práce Remešová et al. (2020). V mém pozorování jsem však zaznamenal jen 7 typů potravních akcí. Názvy potravních akcí jsou v angličtině a nemají přesné české obdoby, hodlám tedy vysvětlit o jaký typ chování se jedná.

- a) Gleaning – jedná se o sběr potravy z povrchu substrátu, na kterém se pták nachází nebo v jeho těsné blízkosti. Například pták sezobne potravu z povrchu větve, po které se pohybuje
- b) Hang-gleaning – podobný typ sběru potravy jako gleaning s tím rozdílem, že pták visí za nohy hlavou dolů a sbírá potravu například ze spodní strany listu.
- c) Snatching – pták sbírá potravu z daného substrátu během krátkých přeletů.
- d) Hover-snatching – pták třepetá křídly a vznáší se v blízkosti substrátu, ze kterého sbírá potravu.
- e) Probing – sondování. Pták zasunuje zobák do dutin nebo štěrbin odkud získává potravu.
- f) Manipulation – získávání potravy pomocí manipulace se substrátem. Pták například rozhrabává hlínu nebo odhrnuje listí za účelem získání potravy.
- g) Pouncing – pták slétne ze svého stanoviště a přímo polapí svou kořist, typicky na zemi.
- h) Flycatching – chytání létající potravy za letu.

Substráty jsem rozděloval na tyto kategorie: zem, bylina, list, kůra, vzduch a „jiné“. Další typy substrátu jako květy nebo plody jsem v českých lesích nezaznamenal. Substráty jsem dále děлил

jemněji. Zem například na holou zem, spadané listí a zem pokrytou vegetací. Listy jsem dělil na malé a velké a substrát „kůra“ jsem členil na kmen, větev menší, větev větší a větvičku. Nakonec jsem změřil výšku samotného stromu, na kterém jsem ptáka našel a hustotu olistění okolo ptáka (nízká, střední a vysoká). Ke zjištění výšky stromu a ptáka byl opět používán laserový dálkoměr Nikon Forestry Pro II. Data byla zaznamenávána pomocí diktafonu.

4.3 Analýza dat

Data jsem analyzoval ve statistickém programu R v prostředí Rstudio. Tvorba grafů a transformace dat byla z větší části provedena pomocí knihoven Tidyverse a ggplot2. Pro tvorbu dendrogramu jsem nejprve vytvořil matici rozdílností (dissimilarity matrix) založenou na Bray-Curtisově vzdálenosti. Pro tyto výpočty jsem použil knihovnu vegan, funkci vegdist. Dendrogram byl vytvořen funkcí hclust s argumentem ward.D2. Můj důvod pro využití těchto parametrů byl jednoduchý – stejné byly použity v práci Remešová et al. (2020), jejíž metodiku jsem do jisté míry kopíroval.

Vypočítal jsem Levinsův index specializace pro porovnání míry specializace jednotlivých druhů. Proměnná p_i zde značí proporční využití dané kategorie.

$$B = 1 / \sum p_i^2$$

Index jsem dále standardizoval dle vzorce z práce Remešová et al. (2020) pro porovnání specializace na substrátu a metodách sběru potravy nezávisle na počtu kategorií. B ve vzorci značí Levinsův index specializace a n značí počet kategorií.

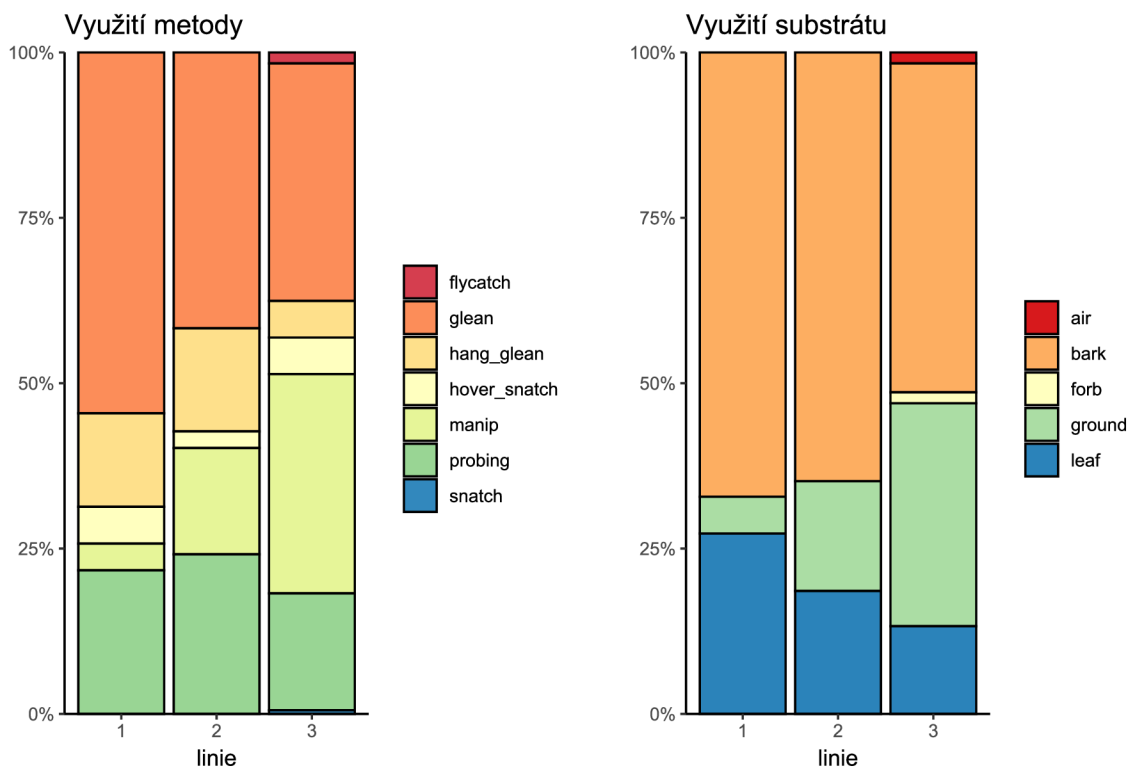
$$B_A = 1 - (B - 1) / (n - 1)$$

5. Výsledky

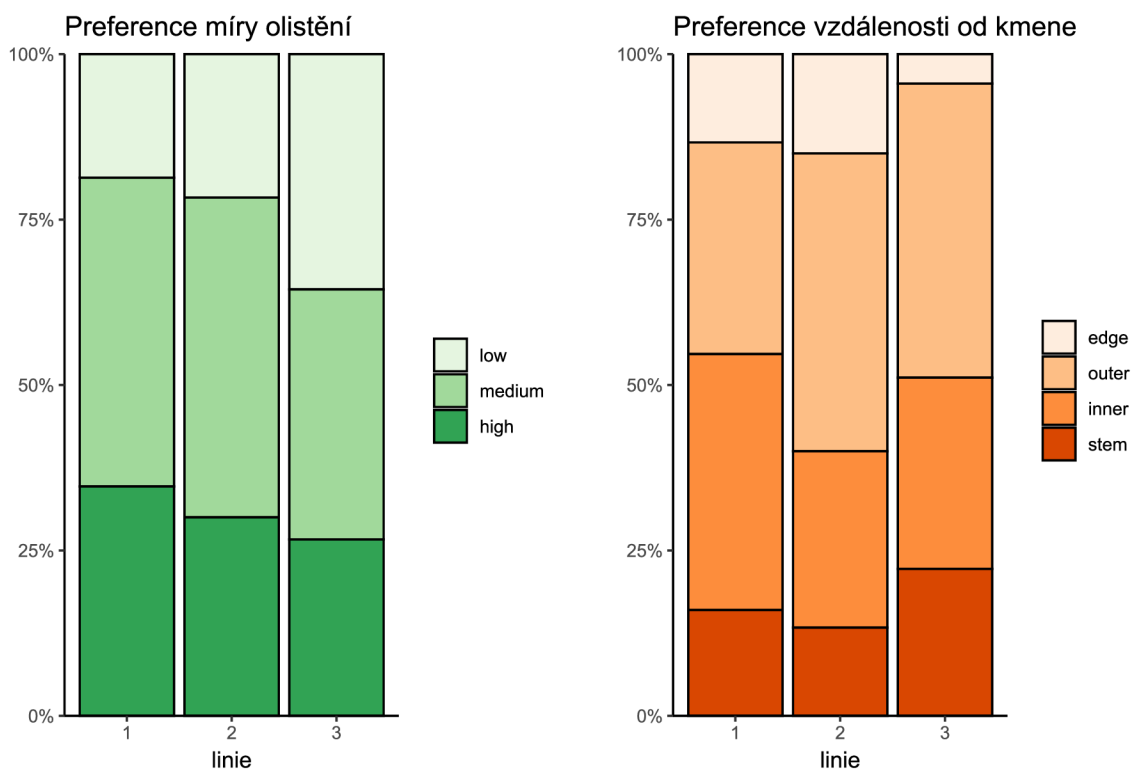
5.1 Potravní chování

Zaznamenal jsem celkem 578 potravních akcí 225 jedinců ptáků z řádu Passeriformes. Na třech liniích jsem pozoroval celkem 18 druhů pěvců, z nichž jen dva jsem nedokázal zařadit do druhu (*Certhia sp.* a *Phylloscopus sp.*). Data o potravním chování Piciformes jsem pro účely této práce vynechal. Nejčastěji ptáci k získávání potravy využívali techniku gleaning (44,3 %), probing (21,3 %) a manipulation (17,3 %; obrázek 3). Nejčastěji používaným substrátem byla kůra stromů (60,9 %) následována listím (19,9 %) a zemí (18,2 %; obrázek 3).

Ptáci preferovali části větví vzdálenější od kmene (39,4 %) ale i větve blíže kmeni byly často využívány (32,2 %). Nejméně preferované pak byly úplné okraje větví (11,7 %; obrázek 4). Z celkového počtu pozorování se celkem 20 % ptáků vyhýbalo sběru potravy na stromech. Většina ptáků získávajících potravu na stromech preferovala místa se střední hustotou olistění (40,9 %; obrázek 4).



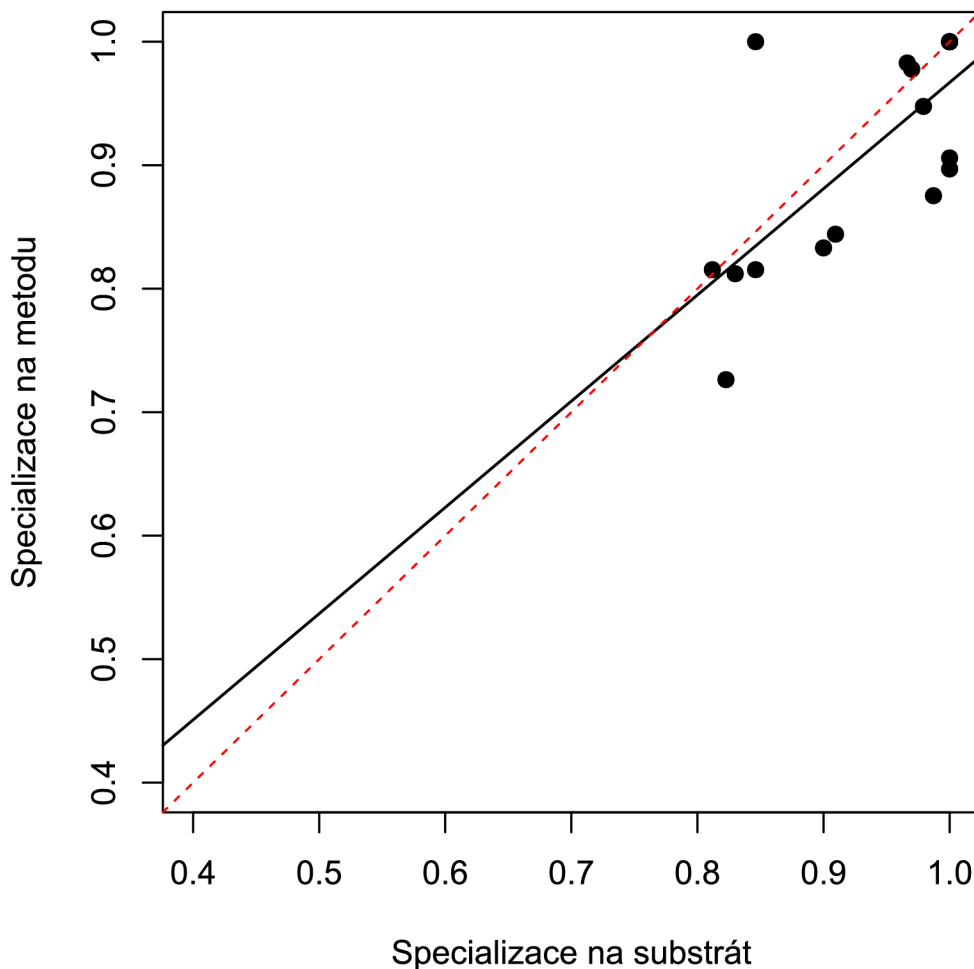
Obrázek 3: Proporční využití metod a substrátů, jakými ptáci řádu Passeriformes sbírali potravu na třech liniích v lesích v CHKO Český kras.



Obrázek 4: Preference hustoty olistění a vzdálenosti od kmene během získávání potravy na třech liniích v lesích v CHKO Český kras. Průměrná výška stromů na liniích 1, 2 a 3 činí 15,4 m, 17,5 m a 18,1 m.

5.2 Specializace

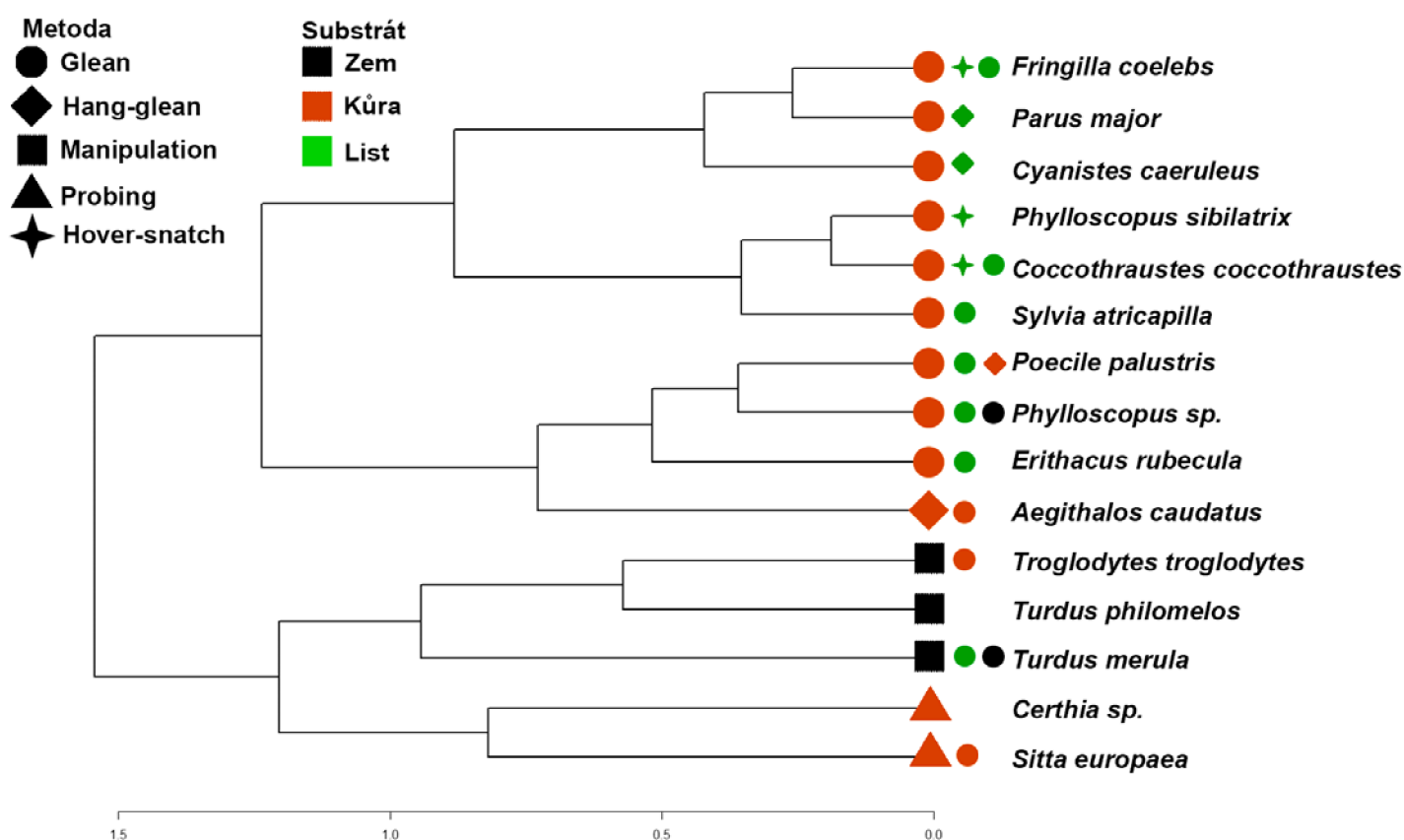
Dle indexů specializace byla vypočítána korelace mezi specializací na substrát a metodu využívanou ke sběru potravy. Všechny sledované druhy byly ve svých metodách sběru potravy a preferenci k substrátům poměrně silně specializované. Druhy se častěji specializovaly na substrát spíše než na metodu (obrázek 5). Standardizovaný Levinův index specializace byl u všech pozorovaných druhů vyšší než 0,7. Specializace na substrát a na metodu sběru potravy byly dále v pozitivní korelaci (Pearsonův korelační koeficient $r = 0,72$, p -hodnota = 0,0008). Pět nejméně vzorkovaných druhů ptáků (*Certhia sp.*, *Turdus philomelos*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Muscicapa striata* a *Ficedula albicollis*) mělo kvůli malému počtu pozorování ($n < 5$) index specializace roven 1.



Obrázek 5: Korelace mezi specializací na substrát a metodu sběru potravy. Měřítka pod osou značí míru specializace dle standardizovaného Levinova indexu. Černou barvou je vyznačena přímka lineární regrese. Červená přerušovaná čára dělí graf diagonálně pro snadné rozeznání míry specializace na metodu nebo substrát. Minimální hodnota 0,4 byla zvolena pro snadnější srovnání s grafy v práci Remešová et al. (2020).

5.3 Trofické gildy

Z dat o využití substrátů a metod získávání potravy 15 lépe vzorkovaných druhů pěvců (min. počet záznamů potravního chování = 5) byla vytvořena distanční matice a s její pomocí následně dendrogram dělící druhy dle podobnosti v potravním chování (obrázek 6). Identifikoval jsem tři základní potravní gildy. Velká skupina ptáků se živila primárně sběrem potravy z povrchu kůry větví stromů. Tyto ptáky lze dále dělit na menší skupiny dle kombinací metod sběru potravy. Menší skupina tří druhů ptáků v čele s kosem černým (*Turdus merula*) hledala potravu primárně manipulací ve spadném listí na zemi. Nakonec brhlíci (*Sitta europaea*) a šoupálci spolu tvořili gildu živící se na kmenech stromů sondováním dutin a záhybů v kůře.



Obrázek 6: Dendrogram značící potravní gildy založené na metodách a substrátech pro sběr potravy. Stupnice pod dendrogramem značí Bray-Curtisovu vzdálenost. Větší značky zobrazují primární substrát a metodu sběru potravy daných ptáků. Menší značky zobrazují druhé nejčastější metody a substráty pro sběr potravy.

6. Diskuze

Porovnáme-li má data o společenstvech pěvců v lesích CHKO Český Kras s poznatky o ptačích společenstvech eukalyptových lesů východní Austrálie (Remešová et al, 2020), lze pozorovat hned několik výrazných rozdílů. Oproti datům o využití substrátů z práce Remešová et al. (2020), jsem v lesích CHKO Český Kras pozoroval výrazně častější využití kůry stromu k získávání potravy. Možný důvod těchto rozdílů připisuji hladké struktuře kůry blahovičníků (*Eukalyptus*). Blahovičník tvoří hlavní složku lesů východní Austrálie a jeho hladká kůra nenabízí mnoho úkrytu pro bezobratlé. Předpokládám tedy, že bezobratlí vyhledávají jiná stanoviště, a proto i méně Australských ptáků hledá potravu na kůře stromů.

Další výrazný rozdíl mezi společenstvy australských a českých pěvců je menší počet gild v českých listnatých lesích. Tento rozdíl je očekávatelný. Důvodem mohou být faktory jako menší komplexnost vegetace, většinou chybějící patro nižších stromů (subcanopy), případně chybějící skupiny specializované na květy (medosavky). Tyto faktory pak zřejmě vedou nejen k menší druhové ale i funkční diverzitě zdejších ptačích společenstev.

V porovnání s daty z práce Remešová et al. (2020) se pěvců v listnatých lesích Českého krasu lišili od australských pěvců eukalyptových lesů v míře specializace na substrát (ta byla v Austrálii vyšší), a v těsnosti korelace mezi metodou sběru potravy a substrátem (Pearsonův korelační koeficient $r = 0,72$ v mé studii vs $r = 0,47$; Remešová et al., 2020).

7. Závěr

Ptačí společenstva jsou vhodným modelovým systémem pro studium mechanismů nutných pro soužití ekologicky podobných druhů. Jednou z hlavních otázek jejich koexistence ve stejném prostředí je způsob, jakým dochází k rozdělení potravních zdrojů za účelem minimalizace kompetice mezi druhy. Jednotlivé druhy ptáků se mezi sebou často liší v morfologických adaptacích pro získávání potravy a také v technikách a místech jejího sběru. Druhy, které si jsou v potravním chování podobné lze seskupit do potravních gild na základě různých kritérií. Prostředí, které nabízí více možných nik, bude pravděpodobně obývat také více druhů ptáků. Dva významné faktory ovlivňující druhovou bohatost jsou výška a komplexnost vegetace na dané lokalitě. V habitatech, které nabízejí širší škálu potravních zdrojů nalezneme také větší funkční diverzitu uvnitř ptačích společenstev.

Na základě dat získaných pozorováním jsem byl schopen ověřit, zda tyto trendy platí i ve společenstvech ptáků obývajících lesy v ČR a porovnal jsem výsledky s daty z lesů východní Austrálie. V lesích CHKO Český Kras jsem pozoroval podobné členění ptáků do potravních gild. Tyto skupiny se blížily očekávání, a ptáci v nich často sbírali potravu metodami, které odpovídaly jejich ekomorfologii.

8. Zdroje

- Abourachid, A., & Höfling, E. (2012). The legs: a key to bird evolutionary success. *Journal of Ornithology*, 153(S1), 193–198.
- Abrams, P. (1980). Some Comments on Measuring Niche Overlap. *Ecology*, 61(1), 44–49.
- Adamík, P., & Korňan, M. (2004). Foraging ecology of two bark foraging passerine birds in an old-growth temperate forest. *Ornis Fennica*, 81(1), 13–22.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L., & Lundberg, A. (1986). Interspecific Competition and Niche Changes in Tits (*Parus* spp.): Evaluation of Nonexperimental Data. *The American Naturalist*, 127(6), 819–834.
- Alatalo, R. V., & Moreno, J. (1987). Body Size, Interspecific Interactions, and Use of Foraging Sites in Tits (Paridae). *Ecology*, 68(6), 1773–1777.
- Alerstam, T., Nilsson, S. G., & Ulfstrand, S. (1974). Niche Differentiation during Winter in Woodland Birds in Southern Sweden and the Island of Gotland. *Oikos*, 25(3), 321.
- Bar-On, Y. M., Phillips, R., & Milo, R. (2018). The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(25), 6506–6511.
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1996). *Ecology : individuals, populations, and communities*. 1068.
- Bell, H. L. (1982). Sexual differences in the foraging behaviour of the frill-necked flycatcher *Arses telescopthalmus* in New Guinea. *Australian Journal of Ecology*, 7(2), 137–147.
- Boag, P. T., & Grant, P. R. (1981). Intense Natural Selection in a Population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science*, 214(4516), 82–85.
- Bock, W. J. (1999). Functional and evolutionary morphology of woodpeckers. *Ostrich*, 70(1), 23–31.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat*, 124(2), 255–279.
- Brown, J. H., Davidson, D. W., & Reichman, O. J. (1979). An Experimental Study of Competition Between Seed-eating Desert Rodents and Ants. *American Zoologist*, 19(4), 1129–1143.
- Brown, W. L., & Wilson, E. O. (1956). Character Displacement. *Systematic Zoology*, 5(2), 49.
- Carril, J., Mosto, M. C., Picasso, M. B. J., & Tambussi, C. P. (2014). Hindlimb myology of the monk parakeet (Aves, Psittaciformes). *Journal of Morphology*, 275(7), 732–744.
- Colwell, R. K., & Futuyma, D. J. (1971). On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 52(4), 567–576.
- Connell, J. H. (1961). The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42(4), 710–723.
- Csermely, D., & Gaibani, G. (1998). Is Foot Squeezing Pressure by Two Raptor Species Sufficient to Subdue Their Prey? *The Condor*, 100(4), 757–763.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*.
- Davies, R. G., Orme, C. D. L., Storch, D., Olson, V. A., Thomas, G. H., Ross, S. G., Ding, T. S., Rasmussen, P. C., Bennett, P. M., Owens, I. P. F., Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (2007). Topography, energy and the global distribution of bird species richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1614), 1189–1197.
- De Graaf, R. M., Tilghman, N. G., & Anderson, S. H. (1985). Foraging guilds of North American birds. *Environmental Management*, 9(6), 493–536.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., & Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1), 15–25.
- Dhawan, S. (1992). Bird flight. *Sadhana*, 17(3–4), 473.

- Ekman, J. (1986). Tree Use and Predator Vulnerability of Wintering Passerines. *Ornis Scandinavica*, 17(3), 261.
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. Macmillan co.
- Eriksson, M. O. G. (1985). Prey Detectability for Fish-Eating Birds in Relation to Fish Density and Water Transparency. *Ornis Scandinavica*, 16(1), 1.
- Estades, C. F. (1997). Bird-Habitat Relationships in a Vegetational Gradient in the Andes of Central Chile. *The Condor*, 99(3), 719–727.
- Friedman, N. R., Harmáčková, L., Economo, E. P., & Remeš, V. (2017). Smaller beaks for colder winters: Thermoregulation drives beak size evolution in Australasian songbirds. *Evolution*, 71(8), 2120–2129.
- Gause, G. F., Nastukova, O. K., & Alpatov, W. W. (1934). The Influence of Biologically Conditioned Media on the Growth of a Mixed Population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia*. *The Journal of Animal Ecology*, 3(2), 222.
- Gómez-Blanco, D., Santoro, S., Borrás, A., Cabrera, J., Senar, J. C., & Edelaar, P. (2019). Beak morphology predicts apparent survival of crossbills: due to selective survival or selective dispersal? *Journal of Avian Biology*, 50(12), 1–10.
- Goslow, G. E. (1971). The Attack and Strike of Some North American Raptors. *The Auk*, 88(4), 815–827.
- Grant, P. R. (1972). Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society*, 4(1), 39–68.
- Grant, P. R. (1981). Speciation and the adaptive radiation of Darwin's finches. *American Scientist*, 69(6), 653–663.
- Grinnell, J. (1904). The Origin and Distribution of the Chestnut-Backed Chickadee. *The Auk*, 21, 364–382.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433.
- Gustafsson, L. (1988). Foraging behaviour of individual coal tits, *Parus ater*, in relation to their age, sex and morphology. *Animal Behaviour*, 36(3), 696–704.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hørrén, T., Goulson, D., & De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12(10).
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131(3409), 1292–1297.
- Hogstad, O. (1978). Differentiation of Foraging Niche Among Tits, *Parus* Spp., in Norway During Winter. *Ibis*, 120(2), 139–146.
- Holmes, R. T. (1986). Foraging Patterns of Forest Birds : Male-Female Differences. *Wilson Ornithological Society Stable*, 98(2), 196–213.
- Holmes, R. T., & Recher, H. F. (1986). Determinants of Guild Structure in Forest Bird Communities: An Intercontinental Comparison. *The Condor*, 88(4), 427–439.
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(SUPPL. 2), 19659–19665.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist*, XCIII(870).
- Kent, C. M., & Sherry, T. W. (2020). Behavioral niche partitioning reexamined: Do behavioral differences predict dietary differences in warblers? *Ecology*, 101(8), 1–10.
- Kikkawa, J. (1982). Ecological association of birds and vegetation structure in wet tropical forests of Australia. *Austral Ecology*, 7(4), 325–345.

- Kissling, W. D., Sekercioglu, C. H., & Jetz, W. (2012). Bird dietary guild richness across latitudes, environments and biogeographic regions. *Global Ecology and Biogeography*, 21(3), 328–340.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., Webber, M. I., & Charnov, E. L. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, 25(PART 1), 30–38.
- Kullberg, C., & Ekman, J. (2000). Does predation maintain tit community diversity? *Oikos*, 89.
- Lawton, J. H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, Volume 28, 23–39.
- Lens, L. (1996). Wind Stress Affects Foraging Site Competition between Crested Tits and Willow Tits. *Journal of Avian Biology*, 27(1), 41.
- Levins, R. (1968). *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press.
- Lewke, R. E. (1982). A Comparison of Foraging Behavior among Permanent, Summer, and Winter Resident Bird Groups. *The Condor*, 84(1), 84.
- Losos, J. B. (1990). A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean Anolis lizards. *Evolution*, 44(3), 558–569.
- MacArthur, R. H. (1958). Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology*, 39(4), 599–619.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42(3), 594–598.
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603–609.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385.
- McKinney, M. L. (1997). Extinction vulnerability and selectivity: Combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 495–516.
- McNab K., B. (1988). Food habits and the basal rate of metabolism in birds. *Oecologia*, 77(3), 343–349.
- Miles, D. B., Ricklefs, R. E., & Travis, J. (1987). Concordance of ecomorphological relationships in three assemblages of passerine birds. *American Naturalist*, 129(3), 347–364.
- Moermond, T. C., & Denslow, J. S. (1985). Neotropical Avian Frugivores: Patterns of Behavior, Morphology, and Nutrition, with Consequences for Fruit Selection. *Ornithological Monographs*, 63(36), 865–897.
- Molina-Bolívar, G., Aldana-Ardila, O., & Jimenez-Pitre, I. (2018). Trophic activities of herons (Family: Ardeidae) in the coastal wetland in Buenavista, La Guajira (Colombia). *Indian Journal of Science and Technology*, 11(18), 1–8.
- Morse, D. H. (1968). A Quantitative Study of Foraging of Male and Female Spruce-Woods Warblers. *Ecology*, 49(4), 779–784.
- Morse, D. H. (1971). The Insectivorous Bird as an Adaptive Strategy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 177–200.
- Norberg, R. A. (1986). Treecreeper Climbing; Mechanics, Energetics, and Structural Adaptations. *Ornis Scandinavica*, 17(3), 191.
- 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 of London. B, Biological Sciences*, 287(1019), 131–165.
- Norton, S. F., Luczkovich, J. J., & Motta, P. J. (1995). The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44(1–3), 287–304.

- Olsen, A. M. (2017). Feeding ecology is the primary driver of beak shape diversification in waterfowl. *Functional Ecology*, *31*(10), 1985–1995.
- Paine, R. T. (1979). Disaster, catastrophe, and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *Science*, *205*(4407), 685–687.
- Podlesak, D. W., & McWilliams, S. R. (2006). Metabolic routing of dietary nutrients in birds: Effects of diet quality and macronutrient composition revealed using stable isotopes. *Physiological and Biochemical Zoology*, *79*(3), 534–549.
- Podos, J., & Nowicki, S. (2004). Beaks, adaptation, and vocal evolution in Darwin's finches. *BioScience*, *54*(6), 501–510.
- Radford, A. N., & Du Plessis, M. A. (2003). Bill dimorphism and foraging niche partitioning in the green woodhoopoe. *Journal of Animal Ecology*, *72*(2), 258–269.
- Remeš, V., Remešová, E., Friedman, N. R., Matysioková, B., & Rubáčová, L. (2021). Functional diversity of avian communities increases with canopy height: From individual behavior to continental-scale patterns. *Ecology and Evolution*, *11*(17), 11839–11851.
- Remešová, E., Matysioková, B., Turčoková Rubáčová, L., & Remeš, V. (2020). Foraging behaviour of songbirds in woodlands and forests in eastern Australia: resource partitioning and guild structure. *Emu*, *120*(1), 22–32.
- Rinkevich, B., & Loya, Y. (1985). Intraspecific competition in a reef coral: effects on growth and reproduction. *Oecologia*, *66*(1), 100–105.
- Root, R. B. (1967). The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs*, *37*(4), 317–350.
- Rosenberg, K. V., Dokter, A. M., Blancher, P. J., Sauer, J. R., Smith, A. C., Smith, P. A., Stanton, J. C., Panjabi, A., Helft, L., Parr, M., & Marra, P. P. (2019). Decline of the North American avifauna. *Science*, *366*(6461), 120–124.
- Šálek, M., Kalinová, K., Daňková, R., Grill, S., & Žmihorski, M. (2021). Reduced diversity of farmland birds in homogenized agricultural landscape: A cross-border comparison over the former Iron Curtain. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, *321*(August).
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E. D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Beler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L. W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., ... Tscharnkte, T. (2010). Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, *468*(7323), 553–556.
- Schoener, T. W. (1968). Sizes of Feeding Territories among Birds. *Ecology*, *49*(1), 123–141.
- Schoener, T. W. (1976). Alternatives to Lotka-Volterra competition: Models of intermediate complexity. *Theoretical Population Biology*, *10*(3), 309–333.
- Shukshina, M. S. (2019). Foraging Behavior Features of the Blackbird *Turdus merula* L. and Fieldfare *Turdus pilaris* L. (Turdidae, Passeriformes) in Kaliningrad. *Biology Bulletin*, *46*(10), 1308–1312.
- Simberloff, D., Dayan, T., Jones, C., & Ogura, G. (2000). Character displacement and release in the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus*. *Ecology*, *81*(8), 2086–2099.
- Slatyer, R. A., Hirst, M., & Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, *16*(8), 1104–1114.
- Taylor, D. R., Aarssen, L. W., & Loehle, C. (1990). On the Relationship between r/K Selection and Environmental Carrying Capacity: A New Habitat Templet for Plant Life History Strategies. *Oikos*, *58*(2), 239.
- Temeles, E. J., & Roberts, W. M. (1993). Effect of sexual dimorphism in bill length on foraging behavior: an experimental analysis of hummingbirds. *Oecologia*, *94*(1), 87–94.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, *31*(1), 79–92.

- Townsend, C. W. (1909). The Use of the Wings and Feet by Diving Birds. *The Auk*, 26(3), 234–248.
- Tucker, V. A. (1993). Gliding birds: Reduction of induced drag by wing tip slots between the primary feathers. *Journal of Experimental Biology*, 180(1), 285–310.
- Vance, R. R. (1984). Interference Competition and the Coexistence of Two Competitors on a Single Limiting Resource. *Ecology*, 65(5), 1349–1357.
- Widrig, K., & Field, D. J. (2022). The Evolution and Fossil Record of Palaeognathous Birds (Neornithes: Palaeognathae). *Diversity*, 14(2), 105.
- Wiens, J. A. (1977). John A. Wiens On Competition and Variable Environments. *American Scientist*, 65(5).
- Wiens, J. A. (1989). *The ecology of bird communities Vol. 1: Foundations and patterns*. Cambridge University Press.
- Winkler, H., & Leisler, B. (1992). On the ecomorphology of migrants. *Ibis*, 134(Zar 1984), 21–28.
- Wooller, R. D., & Richardson, K. C. (1988). Morphological relationships of passerine birds from Australia and New Guinea in relation to their diets. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 94(2), 193–201.
- Zweers, G., de Jong, F., & Berkhoudt, H. (1995). Filter Feeding in Flamingos (*Phoenicopterus ruber*). *The Condor*, 97(2), 297–324.
- Ornitologická nomenklatura: *The World Bird Database*. Avibase. Retrieved March 29, 2022, <https://avibase.bsc-eoc.org/avibase.jsp?lang=EN>