

TOMÁŠ GRIM
VLADIMÍR REMEŠ

Opeřený průšvih

Víme vůbec něco o ptačí ekologii obecně?



Zatímco ve střední Evropě se nočnímu lovu hmyzu na plný úvazek věnuje pouze náš lelek lesní (*Caprimulgus europaeus*; Vesmír 79, 463, 2000/8), v tropech najdeme nejen desítky druhů lelků (Vesmír 83, 542, 2004/10), ale i několik dalších příbuzných čeledí s podobnou potravní strategií. Samička lelkouna cejlonského (*Batrachostomus moniliger*) přes den odpočívá po náročné noční šichtě v indické rezervaci Thattekad. Jen je škoda, že se velmi kreativní tvůrci českého ptačího názvosloví odchýlili od latinského (*Batrachostomus*) i anglického názvu (frogmouth) tohoto rodu – „žábotlamec“ by byl přece jen kouzelnější než lelkoun. Ostatně i starší jméno lelka lesního, totiž kozodoj, dosvědčuje břitkou jazykovou potenci našich předků. Západní Ghát, Kerala, Indie. Snímek © Tomáš Grim.

Vlaštovka je pták. Docela typický pták. Jeden až dva hnízdní pokusy jsou soustředěny do několika málo jarních měsíců. Sameček je se svým dlouhým ocasem nápadnější než samice, je dominantní, agresivnější kvůli sezonně zvýšené hladině testosteronu, zpívá (zatímco jeho partnerka drží zobák), má tendenci k polygynii a k záletům. Téměř určitě zplodil mláďata i „u sousedů“ (a jemu také jistě někdo parohy nasadil). Také vnitrodruhový hnízdní parazitizmus je u vlaštovek docela běžný. Materiál na hnízdo přináší více samička a téměř bez další samcovy pomoci jej i staví. Na vejcích, kterých je typicky 4 až 5, pak sedí už jen ona. Výrazná „nespravedlnost“ (nerovnoměrná reprodukční dělba práce) přetrvává i po vylíhnutí vajec: nejdříve samec mláďata nekrmí vůbec, později málo.

„Docela nudný přehled známých faktů, které obecně platí u všech ptáků,“ řekne si každý, kdo četl nějakou učebnici ptačí biologie či behaviorální ekologie. Za vlaštovku bychom si mohli dosadit kteréhokoli jiného pívce...

Tak si vezmeme třeba nějakého hrnčířika, mravenčika či jiného typického tropického ptáka. Každoročních pět hnízdních pokusů je u nich rozprostřeno do celého roku. Sameček je svým nenápadným zbarvením a velikostí u většiny druhů neodlišitelný od samice, není dominantnější ani agresivnější, hladina testosteronu se mu během roku téměř nemění, zpívá – ovšem v duetu se samicí. Pochopitelně nemá sklon k polygynii ani k záletům. Samička „u sousedů“ ho vůbec nezajímá (a ani jemu nikdo parohy nenasadil). Neznámý je zde i vnitrodruhový hnízdní parazitizmus. Materiál na hnízdo přináší samec stejně jako samice a spolu je také stavějí. Na vejcích, která jsou typicky jen dvě, sedí oba partneři. Výrazná „spravedlnost“ (vyrovnaná reprodukční dělba práce) přetrvává i po vylíhnutí vajec: oba rodiče krmí mláďata stejným dílem.

Hlubiny neznalosti

Vlaštovka, hrnčířík či mravenčík jistě patří mezi ptáky: mají peří, dvě křídla, jeden zobák, stavějí hnízda, kladou vejce. To je ale asi tak vše, co mají společné. Mezi způsobem života ptáků mírného a tropického pásu je téměř nemožné najít znak, ve kterém by se zásadně nelišili. To by nebyl zas takový problém, kdyby většina ptáků žila v mírném pásu – pak bychom ty tropické mohli považovat za zajímavé výjimky, které jsou průběžným kamenem obecných zákonů ptačí ekologie.¹ Bohužel je to ale naopak: v první aproximaci můžeme jednoznačně tvrdit, že téměř všichni ptáci žijí v tropech a v mírném pásu téměř žádní. Pak je ovšem standardem ptačí biologie chování opeřenců v tropech, zatímco těch pár druhů v mírném pásu jsou prostě jen bizarní výjimky okrajového významu.

Ani to by nebyl žádný zvláštní problém, kdyby o tropických ptácích existovalo řekněme čtyřikrát více literatury než o ptácích severních (což by odpovídalo jejich početní převaze). Průšvih je ovšem v tom, že téměř všichni ornitologové pobývají a bádají v mír-

ném pásu (viz Vesmír 85, 140, 2006/3). Jak hluboká je naše nevědomost o tropech a jejich obyvatelích, vidíme nejlépe na tom, že o každém z nejprozkoumanějších druhů mírného pásu, jako jsou např. vlhovec červeno-křídlatý (*Agelaius phoeniceus*), sýkora koňadra (*Parus major*) nebo vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*), bylo publikováno více prací než o všech těch tisících tropických druhů dohromady.

Problém zdaleka nekončí naší zkreslenou znalostí (či spíše neznalostí) opeřenstva. Jak říká starý bonmot, ekologie chování je téměř jen ekologií chování ptáků. Vzhledem k tomu, že zastoupení ptáků v ekologickém výzkumu je neúměrně vyšší, než odpovídá jejich druhovému zastoupení mezi ostatními živočichy, zůstává otázkou, co tedy o (nejen) ptačí ekologii vůbec víme obecně. Extrémní fixace ornitologů na ptáky mírného pásu a skutečnost, že tropičtí ptáci se od těch „mírných“ liší úplně ve všem, na co si vzpomenete, vede k zřejmému závěru: obecná evoluční a ornitologická „fakta“ učebnic („Pták je tehdy, když ...“) jsou v lepším případě polopravdami, v horším – a reálnějším – extrémně zkresleným obrazem ptačí ekologie. Přestože jsou ptáci všeobecně pokládáni za nejprozkoumanější skupinu obratlovců, víme toho o jejich životě žalostně málo.

Proč je všechno, ale úplně všechno jinak?

Než si něco řekneme o ekologických a evolučních příčinách rozdílů mezi ptačí biologii v různých zeměpisných šířkách, je třeba se detailněji seznámit s celou šíří těchto odlišností (viz také tabulku dole uprostřed na dvoustraně 468–469). Především, že za „mírné“ nebo „severní“ ptáky pokládáme opeřence mírného pásu severní polokoule, zatímco do „tropických“ druhů řadíme i ptáky mírného pásu jižní hemisféry. Ekologie posledně jmenovaných totiž neodpovídá způsobu života jejich severských protějšků, ale ptáků tropických. Vysvětlení této bizarnosti snad spočívá v mnohem mírnějším oceánštějším klimatu jižního mírného pásu, ale to je pouze neověřená hypotéza.

Nejdříve se zamysleme nad jednou ze zmíněných nepodobností. Na severu najdeme především druhy s nápadným pohlavním dimorfizmem, zatímco v tropickém deštném lese² většinou nepoznáme, zda máme co do činění se samečkem či samičkou. Proč? Na severu je hnízdění ptáků silně omezeno podnebí – v zimě není čím krmit mláďata a zahřívání je lze opravdu jen stěží (rodič má co dělat s vlastní termoregulací). Proto je hnízdění severních ptáků synchronizováno – většina párů daného druhu začíná klást během kratičké doby, typicky během několika málo dnů až týdnů. Pokud jste ovšem ptačí sameček a máte ve svém okolí spoustu dalších oplodnitelných samiček, bylo by čiré bláznovství zůstat věrný své partnerce. Není divu, že mezi ptáky mírného pásu najdete spoustu druhů monogamních – ale téměř všechny pouze sociálně, nikoli geneticky. Jen u mizivého procenta najdete levobočky. Pak se ovšem nemůžeme divit ani vysoké hladině testosteronu, intenzivnímu zpěvu a malé (či žádné) otcovské

První věc, která udeří do očí nováčka, jenž navštíví lesy na horním povodí Amazonky, je všeobecná nouze o ptačtvo: skutečně jsem často během celodenní procházky těmi nejbohatšími a nejrozmanitějšími částmi lesa nepotkal jediného ptáka.

Henry Walter Bates
(1892) [1]

1) Skutečně. Většina tropických ptáků se zkoumala pro nezvyklou biologii. Jenže kooperativní hnízdění nebo společný tok více samců (lek) jsou atypické nejen pro ptáky mírného, ale i tropického pásu. O ptácích v tropech toho tedy víme ještě mnohem méně, než by se zdálo z již dosti chabého počtu článků jim věnovaných, protože „obyčejní“ tropičtí ptáci se jaksí nezkoumají. Další rovinou problému je fakt, že většina informací pochází z Latinské Ameriky, ptáci afričtí a jihoasijské jsou známi ještě méně.

2) V zájmu udržení přehlednosti se v textu soustředíme na ptáky lesní; jednak je jich většina, jednak by se diskuse o ptačích obyvatelích různých biotopů v tropech a v mírném pásu výrazně zkomplikovala uváděním znaků specifických pro konkrétní biotopy.

RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.,
viz Vesmír 85, 141, 2006/3.

Mgr. Vladimír Remes,
Ph.D., (*1976)
vystudoval Systematickou biologii a ekologii na Přírodovědecké fakultě UP v Olomouci. V Ornitologické laboratoři téže fakulty se zabývá evoluční ekologií ptáků.



Evropští ptáci introdukovaní na jižní polokouli se svým životním stylem blíží původním druhům opeřenců. Např. vrabcům domácím (*Passer domesticus*, vlevo samec, vpravo mládě) introdukovaným na Nový Zéland se za sto let zmenšila velikost snůšky oproti jejich zdrojové populaci ve Velké Británii. Albert Park, Auckland, Nový Zéland. Snímky © Tomáš Grim.

péči. Pokud jste totiž na „služební cestě“, nemůžete si nikdy být jisti, zda vaši partnerku nenavštívil soused. Vysoká selekce na časté mimopárové kopulace nevyhnutelně vede k snížené jistotě otcovství, která opět vede k snížené investici do samčího rodičovského úsilí a zvýšené investici do pářičího úsilí. Takové zpětnovazebné odlišení pohlavních rolí je pak spojeno s větším rozdílem mezi samcem a samičkou.

A co tropičtí ptáci? Jak jsme si již řekli, zpívají minimálně, hladina testosteronu bývá téměř neměřitelná a na zálety se skoro nevzdávají. Jedna z hypotéz autorů dosud jediné monografie věnované ekologii chování tropických ptáků [2] praví, že celoroční potravní nabídka nevytváří žádný tlak na synchronizaci hnízdění. Většina samců ve svém okolí buď oplodnitelné samice jednoduše nemá, nebo nemá podle čeho zjistit, že se právě chystají zahrnout (v mírném pásu je tímto signálem hnízdění samotného záletníka).

Souvislost míry synchronizace hnízdění s celým souborem uvedených znaků je v souladu s některými pozorováními, například s tím, že zpěvná aktivita ptáků kontinuálně roste od rovníku na sever. Nejlepší způsobem jak tento scénář otestovat je podívat se na tropický druh, který hnízdí synchronizovaně. Třeba latinskoamerický drozd hnědý (*Turdus grayi*) – samci zpívají jen krátkou dobu během hnízdění, zbytek roku mlčí, mají vysokou hladinu testosteronu a mimopárové kopulace jsou časté. Celý komplex znaků se mění společně, což podporuje synchronizační hypotézu.

Rádi bychom ovšem zdůraznili, že různí autoři podporují různá vysvětlení nejen v tomto případě, ale i v řadě dalších níže diskutovaných [3]. My zde dáváme přednost studiím z posledních let nabourávajícím tradiční pohledy. V každém případě oblast bádání o tropických opeřencích teprve čeká na svůj rozmach a můžeme se nadít nejednoho překvapení.

Teritoria na hektar versus hektary na teritorium

Jednou z prvních zkušeností při návštěvě tropického lesa je obrovské zklamání: nikde nic nehyří barvami, hlasy, rejem motýlím – živáčka abys pohledal. Není problém procházet celé hodiny nejzachovalejšími deštnými lesy na světě, onou „kolébkou diverzity“, a nevidět

z ptačí říše jediného zástupce (kdo nevěří, ať se podívá do tropického deštného lesa). Pokud pak nějaký druh potkáte a nějakým zázrakem se vám jej podaří určit, můžete si být téměř jisti, že ho v daný den už nejspíš nevidíte.

Tuto podivnost osvětluje asi nejslavnější práce o tropických ptácích, kterou publikoval John Terborgh spolu s dalšími známými postavami tropické ornitologie [4]. Cílem jejich výzkumu bylo největší sčítání ptáků deštného lesa na lokalitě Cocha Cashu v jihoperuánském Národním parku Manu. Terborgh přizval ke spolupráci čtyři tropické veterány, kteří měli za sebou léta terénní práce v jižním Peru a dokázali podle hlasu určit téměř všechny druhy, se kterými se tam mohli setkat.³ Po tři měsíce sčítali ptáky na ploše 97 ha a chytali je do sítí. Získali tak dosud nejdetailnější informace o složení společenstva ptáků v tropickém deštném lese.

Jedním z šokujících objevů bylo, že ptáci deštného lesa mají v průměru 10krát větší teritoria než lesní ptáci mírného pásu (a tedy asi 10krát nižší hnízdní hustotu), takže ornitologovi dá pořádnou fušku dohrabat se k dalšímu teritoriu. S trochou nadsázky a nezbytného zjednodušování pak můžeme říci, že zatímco v mírném pásu sčítáme páry na hektar, v tropech počítáme hektary na pár.

Prvním faktorem odpovědným za tento paradox je mnohem větší počet druhů v tropech [6]. A tak zatímco počet jedinců (resp. biomasa) všech druhů ptáků dohromady je na určité ploše lesa podobný, větší počet druhů je v tropech kompenzován menší hustotou. Druhým faktorem je dostupnost potravy, což na první pohled působí zcela protismyslně: vždyť hojnost potravy v tropech by měla naopak teritoria zmenšovat (jak je dobře doloženo studii v rámci mírného pásu). Jemnější zaostření na ekologii tropů a jejich obyvatel však odhalí naivitu této námítky. Především je nabídka potravy v tropech sice průběžná, ale nikdy jí není tolik jako v mírném pásu na jaře – množství hmyzu na jednotku listové plochy je v tropech obecně nižší. Zatímco ptáci v mírném pásu nemají žádnou šanci ovlivnit početnost své kořisti (např. při největší početnosti housenek jich ptáci sežerou sotva 5 %), čelí tropičtí ptáci poměrně nízké potravní nabídce neustále. Plných 50 % hmyzu jim uzmu před zobákem mravenci. A i kdyby nebylo mravenců, drží

3) Člen týmu Ted Parker podle hlasu dokonce „znovuobjevil“ mravenčíkovec oranžovočelého (*Formicarius rufifrons*), kterého od r. 1957, kdy byl popsán, po několik desetiletí nikdo neviděl [5].

4) Celá představa o některých ptačích druzích jako obyvatelích mírného pásu je ale pochybná. Pokud např. americký drozd lesní (*Hylocichla mustelina* = *Catharus mustelinus*) tráví většinu roku (od srpna do dubna) v tropech, kde obhájí každoročně stejné teritorium, a jen si na čtvrt roku odlétne zahrnout do Severní Ameriky, působí jeho označení za obyvatele mírného pásu poněkud křečovitě. Ostatně kdo kdy pokládal rodičku za obyvatečku porodnice?

hmyzí populace na uzdě sebeobrana stromů (tuhá kutikula, jedovaté látky, latex).

Další příčinou je tak úzká potravní specializace tropických ptáků, jakou si v mírném pásu ani nedovedeme představit [7]. Někteří se živí pouze plody, nektarem či velkým hmyzem, tedy zdroji, které v mírném pásu buď vůbec neexistují, nebo nejsou dostupné celoročně. Na první pohled méně pochopitelná je však skutečnost, že řada lesních druhů sbírá potravu *jen* z uschlých listů, *jen* z lián, *jen* hmyz vyplašený nájezdními mravenci, *jen* v úzce vymezené výšce nad zemí či třeba *jen* ze spodní, *nebo* naopak *jen* ze svrchní strany listů. Je to proto, že mnohé ptáky najdeme pouze v smíšených hejnech, která tvoří tradičně několik desítek druhů (každý zastoupen jediným párem) putujících lesem a sbírajících potravu *zároveň* ze všech využitelných substrátů. Je jasné, že taková hejna mají obrovská teritoria, jejichž velikost je vymezena požadavky největšího druhu. Proto i menší ptáci v hejnu musí obhajovat stejně obrovské teritorium, pokud mají v hejnu zůstat. Jinak řečeno, drobní pěvci ve smíšených hejnech mají mnohem menší populační hustotu, než by odpovídalo jejich tělesné velikosti, kdyby *nežili* ve smíšeném hejnu (např. v Panamě je to asi pětina všech pěvců).

Skutečným šokem je ale zjištění, že pokud vůbec existuje nějaká korelace mezi velikostí potravní nabídky a pravděpodobností hnízdění, tak je *negativní*. Což je pravý opak toho, co známe u ptáků mírného pásu.⁴ Jak je možné, že tropičtí ptáci se svou beztakovou potravní nabídkou ještě ke všemu hnízdí v době, kdy je nejmenší? Důvodů může být mnoho. Jak známo, riziko likvidace hnízda predátorem se během roku mění a řada druhů hnízdí v době, kdy je nejmenší (a shodou okolností je nejmenší i potravní nabídka). Načasované hnízdění může být také vedlejším produktem načasovaného pelichání dospělců. Pelichání je energeticky velice náročné, takže se děje v době s nejsnadněji dostupnou potravou; tím se ovšem hnízdění odsouvá na období, kdy je potravy méně. U jiných druhů se zdá, že pro zpívající samečky je kritickým faktorem nabídka plodů, z nichž získávají energii pro své náročné pévecké výkony. Tak je tomu u zmiňovaného drozda *Turdus grayi*, který na rozdíl od většiny tropických lesních ptáků zpívá hodně, snad kvůli vysoké synchronizaci hnízdění. V důsledku toho se hnízdění opět odkládá na dobu, kdy je potravy pro mláďata nejméně.

Všechny uvedené příklady mají jedno společné: rodiče si cení více sebe než vlastních mláďat. Má to vůbec nějakou logiku?

Tradiční vysvětlovací obsese: potravní nabídka

Než se pokusíme vysvětlit na první pohled chaotické rozdíly v biologii „mírných“ a tro-

Položilý pohled patří pelikánovi hnědému (*Pelecanus occidentalis*), který je znám návštěvníkům amerických kontinentů svými střemhlavými lety pod vodní hladinu za kořistí. Puerto Vallarta, Jalisco, Mexiko. Snímek © Tomáš Grim.





Nahoře: Pávik popelavý (*Rhipidura fuliginosa*) podobně jako ostatní příslušníci čeledi pávíkovitých (Rhipiduridae) provádí během lovu kořisti v letu složité manévry. Typické je i roztahování dlouhých ocasních per do vějíře. Rezervace Tawharanui, Severní Ostrov, Nový Zéland.

Dole: V mírném pásu není řemeslo mrchožrouta příliš zastoupeno. V Jižní Americe se mu však věnuje řada druhů kondorů. Kondor menší (*Cathartes burrovianus*) je typickým obyvatelem mokřadů a vlhkých savan. Biosférická rezervace Beni, Bolívie. Oba snímky © Tomáš Grim.



pických ptáků (rozdíly mezi zeměpisnými šířkami), musíme se zamyslet nad výzkumem variability ptačí biologie v pásu mírném (uvnitř jedné zeměpisné šířky). Jedním z prvních náznaků, že se ptáci mírného pásu a ptáci tropů výrazně liší, bylo zjištění, že velikost snůšky je u tropických druhů mnohem menší než u těch v mírném pásmu, a to i u druhů stejné velikosti těla a fylogeneticky příbuzných. Zatímco počet snášených vajec bývá u tropických pěvců téměř vždy kolem dvou, v severních šířkách je pravidlem kolem pěti vajec. Tyto rozdíly byly přesvědčivě dokumentovány už ve čtyřicátých letech minulého století a první pokusy o jejich vysvětlení jsou spojovány se jmény A. F. Skutche, R. E. Moreau nebo D. Lacka.

Právě britský ornitolog David Lack měl obrovský vliv na rozvoj a další směřování výzkumu životních stylů (*life histories*) u ptáků. Jako jeden z prvních zavedl do ornitologie evoluční pohled a ptaní po ultimátním, tedy evolučním vysvětlení pozorovaných jevů (Vesmír 79, 92, 2000/2). V padesátých a šedesátých letech minulého století napsal několik vlivných knih, z nichž zejména *Ecological Adaptations for Breeding in Birds* (1968) se stala biblí evolučního přístupu v ornitologii a ekologii vůbec. Jak už to ale u výrazných osobností bývá, naměřoval bádání v evoluční ekologii ptáků na několik následujících desetiletí na určitá témata a hypotézy, a při zpětném pohledu se nelze ubránit dojmům, že to někdy bylo i ke škodě věci. Jeho zásluhou se výzkum zaměřoval především na evoluci velikosti snůšky, na úlohu dostupnosti potravy v její evoluci a na ptáky mírného pásu.

Odkud se vzala Lackova posedlost velikostí snůšky a potravní ekologií, lze jen spekulovat, nicméně se tento problém zapsal do učebnic jako *Lackova snůška*. Snad hrál svou roli fakt, že rodičovská péče je u ptáků mimořádně rozvinutá a jednou z jejích hlavních součástí (nejlépe pozorovatelnou a nejnápadnější) je krmení mláďat na hnízdě; navíc počítat vejce v hnízdě neklade na výzkumníka žádné přemrštěné intelektuální nároky. Pozorování ukazovala, že se mezi sebou v počtu snesených vajec liší nejen jednotlivé druhy, ale i páry jednoho druhu. Například velikost snůšky u sýkory koňadry, klasického modelu evropských ornitologů, kolísá od osmi do čtrnácti vajec. Zároveň se ví, že víc vajec mají páry v lepším prostředí nebo s lepším teritoriem, měřeno množstvím potravy. Odtud je už jen krůček k názoru, že rozdíly ve velikosti snůšky i mezi druhy jsou určovány potravní dostupností.

Typický experiment testující problém Lackovy snůšky vypadá takto: z některých hnízd se odeberou dvě vejce, do jiných se přidají, v kontrolních hnízdech se počet nezmění. Sleduje se, kolik mláďat vyvádějí páry s původní snůškou a kolik se snůškou změněnou. Často se ukazuje, že nejvíce mláďat vyvádějí skutečné páry s původní snůškou. Páry se snůškou zmenšenou mohou těžko vyvést víc, páry se snůškou zvětšenou zase často nejsou schopny víc mláďat vykrmit; ta jsou podvyživená, víc umírají a v konečném součtu jich



z hnízda vyletí méně a často jsou v horší kondici. Kromě toho může mít zvýšené úsilí rodičů za následek jejich horší přežívání do další sezony, popř. sníženou rodičovskou zdatnost v budoucnu. Podobných studií byly provedeny desítky na nejrůznějších druzích ptáků, od dravců přes volavky až po pěvce.

Mechanické přenašení výsledků těchto vnitrodruhových studií na mezidruhovou úroveň má však své slabiny. Například tiše předpokládá, že míra rodičovského úsilí je u všech druhů stejná; má-li pak druh k dispozici více potravy, má větší snůšku, a naopak. Tento předpoklad je však neopodstatněný. I druhy žijící v tomtéž lese mohou mít velikost snůšky naprosto odlišnou: srovnáme deset vajec sýkory koňadry a pět vajec pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*). Je jasné, že v mezidruhové hře o velikost snůšky musí být další faktory prostředí, a dostupnost potravy pak pouze dolaďuje počet vajec na úrovni vnitrodruhové podle toho, jak bohaté teritorium ptačí rodiče získali (tomu se říká fenotypová plasticita).⁵

A to jsme nechali stranou zásadní námitku, že manipulace snůšky nerozlišuje mezi tím, jestli jedinci *nedokážou* vychovat více potomstva (proximátní reakce na experimentální zásah), nebo „*nechtějí*“ zvýšit své úsilí a s ním riziko své úmrtnosti (ultimátní evoluční příčina). Z takového pokusu tedy nezjistíme, *proč* u dvou druhů žijících ve stejných podmínkách najdeme v průměru různě velké snůšky.

Nová vysvětlovací obsese: predace hnízd

Dnešním favoritem pro vysvětlení evoluce velikosti snůšky a ostatních životních znaků je klasická *teorie životních stylů* (viz rámeček na následující straně). Její první aplikace v ornitologii se týkala evoluce velikosti snůšky u pěvců mírného pásu, kde až donedávna panovala

Američtí kardinálové jsou vysoce diverzifikovanou skupinou strnadů. Značná část populace kardinála šedého (*Paraaria coronata*) se kvůli pěknému zbarvení a zpěvu přesunula do klíček, kde Jihoameričanům zpřijemňuje život v tropech. Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazílie. Snímek © Tomáš Grim.

5) Vnitrodruhová variabilita může být výsledkem fenotypové plasticity nebo genetického polymorfismu. V případě *fenotypové plasticity* jsou všichni jedinci daného druhu ve sledovaném znaku geneticky stejní; vnitrodruhová variabilita pak vychází ze schopnosti konkrétního jedince s daným genotypem se v různých prostředích chovat podle různých strategií, které vedou k optimálnímu přizpůsobení místním podmínkám. V případě *genetického polymorfismu* jde o specifické přizpůsobení jedinců a populací místním podmínkám bez možnosti měnit své chování v podmínkách odlišných.



Starosvětská skupina pěvců strdimilů (Nectariniidae) ekologicky zastupuje americké kolibříky. Živí se převážně nektarem a pylem květů. Díky této konvergenci potravní strategie se u nich podobně jako u kolibříků a datlů vytvořil bizarní jazykový aparát, jehož zadní rohu se stáčejí kolem celé lebky, a tím umožňují vysunutí jazyka daleko ze zobáku. Samička strdimila olivohřbetého (*Cinnyris jugularis*, dříve v rodě *Nectarinia*) sedí na hnízdě. Singapur. Snímek © Tomáš Grim.

zmíněná posedlost potravní nabídkou (ikony je třeba zbourat jako první). Ukázalo se, že vysoká míra ničení hnízd predátory silně souvisí s malou snůškou. To přesně odpovídá předpovědím teorie: predace hnízd je vlastně úmrtnost mláďat a její vysoká míra vede k evoluci malé investice do potomstva. K stejnému výsledku vedlo zkoumání parazitů: vysoká úmrtnost mláďat způsobená parazity vede k evoluci malé snůšky, naopak vysoká úmrtnost dospělců k snůšce velké.

Nový impuls těmto studiím dalo až jejich rozšíření na tropické ptáky a na jiné znaky, než je velikost snůšky, např. délku inkubační periody, dobu pobytu mláďat v hnízdě, rychlost jejich růstu a vývoje, rozdíly mezi zeměpisnými pásy v míře parazitace, v přežívání dospělců nebo v investicích do zdrojů ukládaných samičí do vajec. Takové rozšíření přináší do datových souborů nevidanou variabilitu strategií potřebnou k důkladnému testování hypotéz a nezískatelnou v mírném pásu.

Příkladem je zkoumání rozdílů ve velikosti snůšky a délce inkubační periody mezi souborem fylogeneticky příbuzných pěvců Arizony, Argentiny a Venezuely [8]. Velikost snůšky je u podobně velkých a příbuzných pěvců větší v Arizoně (mírný pás) než v severní Argentině (jižní subtropy). Protože se ví, že míra hnízdních ztrát je v tropech a na jihu větší než na severu, bylo vysvětlení po ruce. Problém je ovšem v tom, že velikost snůšky s intenzitou mortality hnízd podle předpokladu sice klesá, ovšem nezávisle v rámci obou lokalit – pro danou míru mortality je velikost snůšky v Argentině vždy menší. Rozdíl mezi zeměpisnými šířkami tedy predací hnízd vysvětlit nelze.

Možné vysvětlení se našlo při zkoumání tzv. paradoxu inkubační periody [9]. Ví se, že zatímco míra predace hnízd je v tropech vyšší, inkubační perioda je tam mnohem delší než v mírném pásu. To představuje paradox, protože vysoká míra hnízdních ztrát by měla vést ke krátké době pobytu vajec i mláďat v hnízdě. V rámci zeměpisných šířek tomu tak také je, ať se zaměříme na mírný pás nebo na tropy. Teorie životních stylů však pracuje nejen s úmrtností mláďat, ale i s úmrtností dospělců. Ukazuje se, že nižší úmrtnost dospělců v tropickém pásu (dlouho známý fakt) je možným vysvětlením dlouhé inkubační periody. Dává totiž přednost snížené investici do potomstva. Druhy ve Venezuele věnují zahřívání vajec méně času než druhy v Arizoně. To zřejmě vede k nižší průměrné teplotě vajec. A čím je teplota vajec během inkubace nižší, tím déle trvá jejich vysezení, protože embryo potřebuje delší dobu k vývoji.

TEORIE ŽIVOTNÍCH STYLŮ

Počátky teorie charakterizují jména R. A. Fishera a G. C. Williamse, teoretiky byla rozvinuta hlavně v sedmdesátých letech minulého století. První experimentální testy ve volné přírodě se objevily v osmdesátých letech. Postupně byla univerzálně přijata pro vysvětlování evoluce životních stylů u živočichů a rostlin. Její aplikace na studium ptáků se vinou přežívajícího vlivu Davida Lacka opožďovala, ale dnes se zdá, že je i v ornitologii na vítězném tažení.

Nejdůležitějším aspektem této teorie je důraz na vzájemný poměr úmrtnosti dospělců a mláďat způsobený podmínkami vnějšího prostředí (predátory, parazity, zimou aj.). Vysoká úmrtnost mláďat vzhledem k úmrtnosti rodičů zmenšuje investici do potomstva, protože je výhodné rozložit riziko do více rozmnožovacích epizod. Navíc zůstane rodičům více zdrojů a sil pro další množení (selektce na opakovaná množení, tzv. iteroparitu). Vysoká úmrtnost rodičů vzhledem k úmrtnosti mláďat vede k velkým investicím do potomstva tady a teď, protože je velmi pravděpodobné, že se potomci dožijí dospělosti a předají rodičovské geny do další generace. Naopak je málo pravděpodobné, že se rodiče dožijí další možnosti se rozmnožit, takže nač schovávat zdroje pro příště, které stejně nebude (selektce na jednorázové rozmnožení, tzv. semelparitu).



Rozdíl v délce inkubační periody i ve velikosti snůšky mezi zeměpisnými pásy tedy souvisí s úmrtností dospělců.

Jih proti severu

Zatím jsme jako důkazy uváděli vzájemné vztahy mezi různými znaky. Mnohem silnějším testem je samozřejmě experiment. Skupina vedená Thomasem E. Martinem sledovala rodičovské chování u řady druhů v Arizoně a Argentině v situacích, kdy se v blízkosti hnízda setkají s predátory [10]. Je opět zásadní rozlišovat úmrtnost hnízd (vajíček a mláďat) a úmrtnost dospělců, jež vedou k opačnému selekčnímu tlaku na rodičovskou investici (úmrtnost mláďat ji snižuje, úmrtnost dospělců zvyšuje). Měli bychom očekávat, že chování severních rodičů ovlivní spíše přítomnost predátora mláďat (sojky), zatímco chování jižních rodičů spíše přítomnost predátora dospělců (krahujce). Jak známo, častější návštěvy hnízda zvyšují pravděpodobnost jeho nalezení (a zlikvidování), takže frekvenci návštěv hnízda můžeme brát jako vhodné měřítko rodičovské investice.

Experimenty tyto předpoklady potvrdily. Arizonští rodiče nehleděli na krahujce tolik

Sýkory (*Paridae*) jsou typickou modelovou skupinou žijící v mírném pásu, na jejímž výzkumu je založeno mnoho letitých učebnicových „pravd“ ptačí ekologie. Problém je o to větší, že se typicky zkoumají budkové populace žijící v nepřírodně vysokých hustotách v lesních plantážích západní Evropy. Nahoře: Sýkora koňadra (*Parus major*), dole vlevo sýkora babka (*Parus palustris*) a dole vpravo sýkora modřinka (*Parus caeruleus*). Na velkém snímku mlynařík dlouhoocasý (*Aegithalos caudatus*) z příbuzné čeledi mlynaříkovitých (*Aegithalidae*). Snímky © Zdeněk Patzelt.

jako ti argentinští (čímž se vystavovali vyššímu riziku). Snížili sice četnost krmení, ale méně než jejich jižní protějšky. Argentinští rodiče naopak méně reagovali na sojku a krmili častěji než rodiče arizonských ptáků, přestože tím mohli svá mláďata poškodit. Jinými slovy ptáci na severu se více obětují pro svá mláďata, která pro ně představují vyšší reprodukční hodnotu než pro ptáky na jihu. Ti naopak chrání sami sebe a osud mláďat je jim o poznání „lhostejnější“ (rodiče stejně čeká řada dalších hnízd-

Mapy ochranných pásem kolem výskytů ptačí chřipky v jižních Čechách

V době výskytu několika případů ptačí chřipky v jižních Čechách spolupracovali pracovníci GIS Jihočeského kraje s Krajskou veterinární správou a Hasičským záchranným sborem Jihočeského kraje a pro jejich potřebu vytvořili velké množství výstupů v prostředí ArcGIS firmy ESRI, z nichž některé jsou pro veřejnost k dispozici na mapovém serveru Jihočeského kraje na adrese <http://gis.kraj-jihocesky.cz/dokumentace.jsp?id=57>. Jde zejména o ochranná pásma výskytů ptačí chřipky, počty a seznamy obcí, které do vymezených pásem spadají. K dispozici ke stažení jsou nejen výsledné mapy ve formátu jpg, ale i data pro další zpracování v geografickém informačním systému ve formátu shapefile.



ArcGIS je rodina softwarových produktů firmy ESRI, pokrývajících kompletní řešení GIS na jakékoli úrovni. Rozsáhlé možnosti datového modelu a správy dat spolu s výkonnými nástroji pro editaci, analýzu a modelování z něj činí jeden z nejkompaktnějších softwarů GIS na současném světovém trhu. Díky své škálovatelnosti, otevřenosti, použití průmyslových standardů a schopnosti integrovat data z různých zdrojů je ArcGIS ideálním nástrojem pro tvorbu geografického informačního systému, začlenitelného do celkové IT struktury podniku.

ARCDATA PRAHA, s. r. o., je firma plně specializovaná na technologie a služby v oblasti geografických informačních systémů. Je autorizovaným distributorem firem ESRI, Inc., největšího světového výrobce GIS, dále systémů firmy Leica Geosystems a kompresních programů firmy Lizardtech, Inc., v České republice. Poskytuje kompletní nabídku softwaru a služeb včetně geografických databází a dat dálkového průzkumu Země. Více informací najdete na <http://www.arccdata.cz>.

ních sezon, takže sezráni aktuální snůšky není tak tragické). Rozhodujícím faktorem, který je odpovědný za rozdíly mezi velikostí rodičovských investic na severu a na jihu, je úmrtnost dospělců, zatímco za proměnlivost investic v rámci dané zeměpisné šířky může především predace hnízd. Faktor potravní nabídky, který byl dlouho považován za nejdůležitější, má jen okrajový význam.

Kdo je typický a kdo bizarní?

V ekologii ptáků mírného a tropického pásu je několik zásadních rozdílů. Ptáci v mírném pásu jsou mnohem více pod tlakem abiotických faktorů (např. teploty), zatímco ptáci rovníku a jeho okolí čelí spíše biotickým selekčním tlakům (omezená potravní nabídka či ničení hnízd predátory). Zjednodušeně lze říci, že ptáci mírného pásu jsou tlačeni spíše k rychlému množení, zatímco ptáci tropiců k množení pomalému [11].

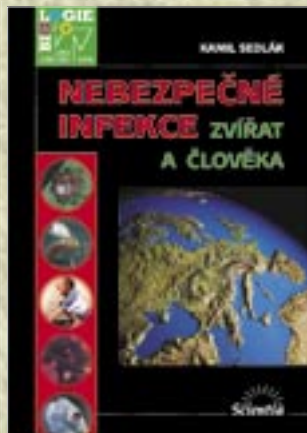
Až v poslední době si evoluční biologové a behaviorální ekologové, kteří zkoumají ptačí modelové druhy, uvědomili prostý fakt: pokud žije např. 80% pěvců (což je polovina všech ptačích druhů) v tropech, jsou standardem ptáci tropiců, nikoli ti odlišní a divně se chovající ptáci mírného pásu. Pokud se tedy chceme něco dovědět o obecné biologii ptáků, můžeme si být jisti, že to nezjistíme v mírném pásu.

Čili staré učebnicové pravdy jsou opět zralé na cestu do odpadkového koše. Těmi pravdami míníme *obecné* biologické představy, které předtím, než se ocitly v učebnicích, nikdo nikdy nezkoumal *obecně*, ale jen na druhích, jež byly zrovna po ruce. Ty ovšem nebyly reprezentativním vzorkem druhů existujících. Pokud si vůbec o tropických ptačích ornitologové kladli nějaké otázky, ptali se: „Proč jsou tropicci ptáci tak jiní?“ Dnes je zřejmé, že celá desetiletí byla otázka kladena chybně. Teprve dnes se začínáme ptát správně: „Proč jsou ptáci mírného pásu tak atypičtí a bizarní?“

INZERCE 669

Scientia

NAKLADATELSTVÍ SCIENTIA, s. r. o.



NOVINKA v edici
BIOLOGIE PRO VŠEDNÍ DEN

Kamil Sedlák,
Markéta Tomšíčková
**NEBEZPEČNÉ INFEKCE
zvířat a člověka**

A5 váz., 200 stran,
barevná příloha, 250 Kč

Víte, že se jim říká zoonózy? Že mezi ně patří salmonelóza, borrelióza, vzteklna nebo ptačí chřipka? Pro všechny, kdo se bojí nálezů, vychází tato publikace, která Vám přináší seriózní informace o více než stovce možných nálezů. Zevrubně vás seznámí s možnými riziky a uklidní Vás, protože již **budete vědět, jak se nenakazit a na co si dát pozor!**

NAKLADATELSTVÍ SCIENTIA, s. r. o., Křížová 1018/6, 150 05 Praha 5,
tel: 233 350 201, fax: 220 510 274, e-mail: obchod@scientia.cz

www.scientia.cz

INZERCE 669

K DALŠÍMU ČTENÍ

- [1] Bates H. W.: The naturalist on the river Amazon, John Murray, London 1892
- [2] Stutchbury B. J. M. a Morton E. S.: Behavioral ecology of tropical birds, Academic Press, San Diego 2001
- [3] Bennett P. a Owens I.: Evolutionary ecology of birds, Life histories, mating systems and extinction, Oxford University Press, Oxford 2002
- [4] Terborgh J., Robinson S. K., Parker T. A., Munn C. A. a Pierpont N., Ecological Monographs 60, 213, 1990
- [5] Hilty S.: Birds of tropical America, Chapters, Vermont 1994
- [6] Stotz D. F., Fitzpatrick J. W., Parker T. A., Moskovits D. K.: Neotropical birds, Ecology and conservation, University of Chicago Press, Chicago 1996
- [7] Kricher J.: Neotropical companion, Princeton University Press, Princeton 1999
- [8] Martin T. E., Martin P. R., Olson C. R., Heidinger B. J. a Fontaine J. J., Science 287, 1482, 2000
- [9] Martin T. E., Proceedings of the Royal Society of London B 269, 309, 2002
- [10] Ghalambor C. K. a Martin T. E., Science 292, 494, 2001
- [11] Martin T. E., Journal of Avian Biology 27, 263, 1996