

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta**

**Ekologické interakce šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) a šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*)**

Bakalářská práce

**Kateřina Bílá**

Vedoucí práce: RNDr. Petr Veselý, Ph.D.

České Budějovice 2014

Bílá, K. (2014): Ekologické interakce šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*) a šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*). [Ecological interactions of two European treecreepers (*Certhia familiaris* and *Certhia brachydactyla*) – Bc. Thesis, in Czech.] – 41 p, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

I investigated differences in ecological demands of two Treecreepers *Certhia familiaris* and *Certhia brachydactyla* in the syntopic area of occurrence. These two species are supposed to have very similar habitat in terms of various tree species, trunk width and microhabitat usage.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

---

V Českých Budějovicích, dne 5. prosince 2014

Kateřina Bílá

## **Poděkování**

Nejvíc bych chtěla poděkovat mému školiteli, Petru Veselému, za nekonečnou pomoc při vypracování této práce. Dále patří velké díky Jáje Beránkové za pomoc se statistikou a Honzovi Havlíčkovi za umění práce s polygony. Také chci poděkovat kolegyni Aničce Humlové a Smýkačovi za psychickou a někdy i fyzickou podporu v průběhu psaní. A v neposlední řadě patří obří díky mé rodině, která mi vždy stojí po boku, ať už dělám cokoliv.

## Obsah:

1. Úvod .....	1
1.1. Mezidruhová kompetice u ptáků .....	1
1.2. Studium mezidruhové kompetice u pěvců .....	2
1.3. Ekologické nároky evropských druhů šoupálků .....	3
1.4. Cíle a očekávání.....	6
2. Metodika .....	7
2.1. Studijní plochy.....	7
2.1.1. Bor .....	7
2.1.2. Homolský les u Třebína.....	7
2.1.3. Vrbenské rybníky .....	7
2.1.4. Nýrsko .....	7
2.2. Studované druhy .....	8
2.2.2 Šoupálek dlouhoprstý .....	8
2.2.3. Šoupálek krátkoprstý.....	8
2.3. Sběr dat.....	9
2.3.1. Mapování teritorií.....	9
2.3.2 Stanovení nabídky habitatů .....	9
2.3.3 Fokální sledování jedinců .....	9
2.4. Statistické analýzy .....	10
3. Výsledky.....	11
3.1 Analýza využití habitatů.....	11
3.2. PCAnalýza.....	12
3.2.1 Přítomnost šoupálka .....	12
3.2.2 Čištění .....	13
3.2.3 Štourání.....	14
3.2.4 Žraní.....	15
3.2.5 Zpěv .....	16
3.2.6 Vyletování .....	17
3.3. Čas strávený na stromě .....	18
4. Diskuze .....	19
5. Závěry .....	22
6. Literatura .....	23
7. Přílohy .....	27

# 1. Úvod

## 1.1. Mezidruhov kompetice u ptk

Blzce prbuzn druhy ptk jsou od sebe vtšinou oddleny geograficky i odlinostmi v preferovanm druhu habitatu. Presto spolu mohou pjt do tsnho kontaktu. A prv tato mstn koexistence pak mže vst ke vzniku zporn ekologick interakce, tedy mezidruhov kompetici (Begon et. al., 1990).

Mezidruhov kompetice je u ptk velmi ast (nap. Simmons 1951, Orians & Willson 1964, Murray 1971, 1981, Cody 1973). Dvod je hned nkolik. Napklad boj o potravu, prostor, kryt, msto k rozmnoovn ale tak nedostaten diferenciaci druh (Begon et al. 1990). Mnoho autor (nap. Simmons 1951, Orians & Willson 1964, Cody 1973) tvrd, že mezidruhov teritorialita vznik jako adaptivn odpovd, jejz funkc je omezit kompetici o zdroje (obvykle o potravu).

Podle Murrayeho (1971, 1981) alternativn hypotzy (*Mistaken identity hypothesis*), kter je zaloena na empirickm poznatku, že pta druhy jsou na sebe agresivn v dsledku podobnosti vzhledu i zpvu, je mezidruhov agresivita spše špatn smřovanou agresivitou vnitrodruhovou. Nn to tedy adaptivn chovn k potlaen kompetice o zdroje. Jedinc jednoho druhu podle nj nesprvn rozpozn jedince cizho druhu a pokld ho za druh vlastn. Pak na nj reaguje agresivn. Tuto hypotzu napklad potvrdila ve sv magistersk prci Z. Burdov (2007), kter se zabvala mezidruhovou agresivitou pnice ernohlav (*Sylvia atricapilla*) a p. hndokrdl (*Sylvia communis*) vi alopatrickm druhm pnic. Avak jej prce se s tmto zvrem řad mezi menšinu. Naopak podle Catchpola (1978), kter Murrayeho hypotzu zamtl, se jedn o adaptivn proces, kdy se jž mlad ptci u reakcm na prpadn kompetitory v okolí teritoria.

Podle Codyho (1969) je empiricky zjistn podobnost ve vzhledu a zpvu spojena s adaptivn funkc mezidruhov agresivity. Podle nj psob jako prevence v prpad, že nn mon divergence nik. Selekc v takovch prpadech vede k sjednocovn vzhledu a zpvu, a tm se pak mezidruhov agresivita zvyšuje (tato konvergence se tk dležitch znak, jako je zpv a optick signly). To vede ke vzniku samostatnch teritori. Ovsem mže to probhat jen v prpadech, kdy je dopad na fitness jedince tak velk, že se vyplat vynakldat energii na agresivn chovn za celem vytsnn kompetitora z teritoria.

Přímým měřítkem kompetice však není míra překryvu zdrojů, které dva druhy, vyskytující se ve stejném prostoru, využívají. Nelze tedy jednoznačně tvrdit, že čím je vyšší kompetice, tím podobnější nároky tyto druhy mají (a naopak). Záleží zejména na tom, v jaké míře jsou tyto zdroje dostupné a jestli je třeba o ně bojovat (Sale, 1974). Toto bylo velmi dobře zdokumentováno u druhů s velmi podobným habitatem, například u rodu *Acrocephalus* (např. Murray 1988) nebo budníčků rodu *Phylloscopus* (Saether 1983a, 1983b, Rolando 1986). Boj o zdroje je ovšem energeticky náročný a riskantní. Tím, že musí jedinec vynakládat větší energii na sběr potravy se vystavuje většímu riziku predace a úplného vysílení. Úspěch v tomto boji by tedy měl v důsledku směřovat k významnému zvýšení fitness jedince (Wiens 1989).

## 1.2. Studium mezidruhové kompetice u pěvců

Několik prací studovalo, nakolik opravdu došlo k segregaci nik umožňující překryv mezidruhových teritorií. Hill a Lein (1989) studovali dva druhy severoamerických sýkor, *Poecile atricapillus* a *P. gambeli*. Zjistili, že *P. atricapillus* preferuje spíše listnaté lesy, naproti tomu *P. gambeli* dává přednost spíše jehličnatým horským lesům. V sympatrickém výskytu se jejich teritoria výrazně překrývají a nevykazují žádné rozdíly ve struktuře vegetace v rámci teritoria. Jejich výsledky ukazují, že v sympatrickém výskytu má *P. gambeli* oproti *P. atricapillus* tendenci k využívání částí habitatu s převahou jehličnatých stromů (převážně s velkým průměrem kmenů). To naznačuje, že každý druh využívá jinou niku a vzájemně si tedy nemusí vadit. To samé bylo zjištěno i u různých druhů evropských sýkor (např. Alatalo et al. 1985) a pěnic (Haila & Hanski 1987, Martin & Thibault 1996).

Biotopové nároky v sympatrickém výskytu byly zkoumány také u tří druhů rákosníků (*Acrocephalus arundinaceus*, *A. scirpaceus* a *A. melanopogon*). I u nich byla zaznamenána výraznější biotopová separace v místě překryvu jejich teritorií. Hlavně rákosník velký a rákosník obecný mají velmi podobné habitatové nároky a oba jsou schopni obývat i rákosiny v hlubší vodě. Pokud se jejich teritoria překrývaly, byly tyto rákosiny obývány převážně jen rákosníkem velkým a rákosník obecný byl zatlačen na jiný druh habitatu. Nejmenší vliv na distribuci rákosníka obecného pak měl rákosník tamaryškový, jejichž biotopová separace byla největší (Hoi et al. 1991).

Sedláček (et. al 2004) zase studoval případ dvou druhů evropských rehků (*Phoenicurus ochruros* a *P. phoenicurus*), kteří preferují odlišné typy habitatů a kteří spolu v městském prostředí přicházejí do těsného kontaktu. Zajímavé je, že přesto že se jejich

habitaty liší, jsou na sebe tyto ptáci agresivní a jejich teritoria se nikdy nepřekrývají. Možným vysvětlením je, že samci *P. ochruros* využívají ke zpěvu jen určitá místa (nejčastěji televizní antény) a v důsledku toho vyhání samce *P. phoenicurus* z jeho oblíbeného území pro zpěv a sběr potravy. Výskyt mezidruhové agresivity pak může přispět k posunům hranic teritorií a více či méně k jejich exkluzivitě. Navíc se tyto dva druhy (mimo městskou mozaiku) úspěšně kříží (Grosch 2003), takže mezidruhová agresivita může představovat určitou bariéru před tímto křížením.

### 1.3. Ekologické nároky evropských druhů šoupálků

Ve své bakalářské práci jsem studovala využití habitatů oběma druhy evropských šoupálků. Šoupálci (*Certhiidae*, Passeriformes) jsou ptáci adaptovaní na sběr potravy z kůry stromů. Sbíráni potravy z kůry je unikátní potravní strategií a v Evropě se takto živí jen pár druhů ptáků. Patří mezi ně kromě šoupálků ještě brhlíkovití (*Sittidae*) a datlovití (*Picidae*). Obě tyto skupiny ovšem do značné míry spíše dobývají potravu z borky, nebo i přímo ze dřeva (narušeného i zdravého), zatímco šoupálci sbírají potravu výhradně z povrchu borky. Navíc se brhlíci i většina datlovitých hojně živí i náhradní potravou jako jsou semena nebo mravenci sbíraní na zemi (Cramp & Perrins 1985, 1993). Přesto jsou však šoupálci z rodu *Certhia* do značné míry etologicky i morfologicky výjimeční. Žádný další pták v Holarktické oblasti nemá kombinaci vyztuženého ocasu, pinzetovitý zahnutý zobák a téměř dokonalé kryptické zbarvení (Vanicsek 1988).

Rodinu *Certhiidae* v současné době tvoří 9 druhů šoupálků (Tietze 2007). Jedná se o malé uniformní hnědé ptáky s adaptací na mikrohabitat, který obývají. Na kůře stromu jsou téměř neviditelní. Geografickou základnou čeledi se dá jasně nazvat jižní a jihovýchodní Asie. Mimo tuto oblast se vyskytují pouze tři druhy: *Certhia familiaris*, *Certhia brachydactyla* a *Certhia americana* (Harrap & Quinn 1996). Díky nedostatku výrazných odlišujících znaků se o původu a rozdílech jednotlivých druhů debatuje už celé desetiletí. Například zařazení různých poddruhů dělá vědcům stále potíže. Příkladem může být *C. tianquanensis*, který byl kdysi mylně zařazen mezi poddruhy *C. nipalensis* (Li 1995). Pokud jde o bližší příbuznost druhů, původně byl *C. americana* přidružený k *C. familiaris* (Vaurie 1957, Mayr & Short 1970). Molekulární biologie jako nejbližšího příbuzného k *C. americana* ovšem uvádí *C. brachydactyla*. Podobnosti v jejich zpěvu například testovali Baptista & Krebs (2000). Určování druhů šoupálků podle zpěvu má velmi dlouhou historii. Je to dáno především tím, že jejich zpěv je značně stereotypní a mírně se liší jak mezi

jednotlivými jedinci, tak mezi různými populacemi (Thieckle 1961). Teritoriální zpěv všech známých druhů šoupálků porovnal Martens (1981, 2002) a podle typů zpěvů určil možné evoluční cesty, které od sebe jednotlivé šoupálky oddělují.

Šoupálek dlouhoprstý (*Certhia familiaris*; Příloha 1) a šoupálek krátkoprstý (*Certhia brachydactyla*; Příloha 2) jsou dva příbuzné druhy s alopatrickým i sympatrickým výskytem v rámci Evropy. Proto jsou vhodným modelem pro porovnávání mezidruhové kompetice. Na obou druzích byly provedeny početné studie, ale jen pár se jich zabývá současně oběma druhy a jejich vztahy.

Š. dlouhoprstý má centrum areálu v Asijské tajze, ale zasahuje přes Skandinávii a Britské ostrovy až po sever Španělska, Balkán a Malou Asii (Příloha 3). Š. krátkoprstý má centrum areálu v Mediteránu a vyskytuje se od severní Afriky až po jižní Skandinávii, na východ k Ukrajinským hranicím, na západ až k Atlantskému oceánu (Příloha 4). Na Britských ostrovech úplně chybí (Harrap & Quinn 1996).

Na území střední Evropy se areály výskytu těchto dvou druhů významně překrývají. Je zde tedy sympatrický výskyt. Obecně se můžeme dočíst, že v centrální Evropě, kde je překryv jejich areálů, preferuje š. krátkoprstý otevřenější porosty s dominujícími duby, zatímco š. dlouhoprstý má mnohem menší specifické nároky a větší toleranci k rozsáhlejším lesním porostům (Kuitunen 1985, Harrap & Quinn 1996, Šťastný & Hudec et al. 2011). Nicméně neexistuje žádná striktní segregace jejich habitatů a její míru určuje především míra sympatrie. Naprosto jiná situace je v jižních oblastech, například ve Francii a Španělsku. Tam š. dlouhoprstý striktně obývá jen vyšší nadmořské polohy v horách a š. krátkoprstý obývá jakýkoliv lesní habitat v jakékoliv nadmořské výšce (Laurent 1987). Ovšem na Britských ostrovech, kde š. krátkoprstý úplně chybí se š. dlouhoprstý vyskytuje převážně v opadavých listnatých lesích nebo smíšených lesích. Méně často pak v jehličnatých lesích, sadech, větších zahradách, parcích a příležitostně ho lze nalézt i přímo ve městech (Harrap & Quinn 1996).

V sympatrickém výskytu byly oba druhy studovány ve Španělsku. Tam bylo použito playbackových experimentů ke zjištění míry agresivity v sympatrickém i alopatrickém výskytu. Pokusy pro sympatrický výskyt byly prováděny v bučinách, v okolí města Pineda de la Sierra (Pyreneje) na svahu hory Monte Mencilla (mezi 1400 a 1 650 m.n.m.) a pro alopatrický výskyt v dubových lesích, v okolí města Burgos (cca 900 m.n.m). Na Pyrenejském poloostrově se š. dlouhoprstý drží spíše ve vyšších polohách okolo 1370 m.n.m



a výše, zatímco š. krátkoprstého spíše v nížinách (Harrap & Quinn 1996). Každý jedinec š. krátkoprstého byl vydrážděn kon- a heterospecifickou nahrávkou a byla sledována míra agrese. Výsledky ukázaly, že v sympatrickém výskytu je š. krátkoprstý více agresivní vůči zpěvu š. dlouhoprstého než ve výskytu alopatrickém. Takový výsledek vlastně podporuje Murrayeho (1971, 1981) hypotézu o misidentifikaci. Přesto je možné, že tato zvýšená agrese je důvodem, proč mají šoupálci ve Španělsku takto rozdělený habitat nadmořskou výškou. Nebyla zde ovšem provedena detailnější analýza habitatových preferencí v místě sympatrického výskytu. Zároveň nebyla testována reakce š. dlouhoprstého na š. krátkoprstého, takže není jasné zda je tento vztah symetrický. Bylo by potřeba udělat další experimenty k dokázání příčinného vztahu mezi agresivitou a rozdělením habitatu (Gil 1997).

Další zajímavý výzkum obou druhů prováděl Osiejuk (1998). Jeho práce se zabývá rozdíly v rychlosti lezení a sbírání potravy na stromech. Předpokládal, že doba žraní jednoho kusu je pro každý typ kořisti stejná, záleží především na technice jejího sběru a déle trvá hledání, než-li samotná manipulace s ní. Jeho hlavním předpokladem však bylo, že rychlost lezení se bude zvyšovat s větší hustotou kořisti. Proto je podle něj možné, že se rychlost lezení bude lišit na jednotlivých druzích stromů a stromech s různými průměry (Vanicsek 1988). Nicméně výsledky naznačují, že je zde ještě jiný faktor, určující rychlost lezení, než jen průměr kmene a druh stromu. Vyšlo prokazatelně, že š. krátkoprstý leze zřetelně rychleji na stromech s menším průměrem. Na druhu stromu nezáleží. U š. dlouhoprstého se zase zjistilo, že leze pomaleji na borovicích než na dubech. Oba šoupálci pak lezou pomaleji, když zrovna hledají potravu. Celkově se ovšem rychleji po kmenech pohybuje š. dlouhoprstý. Rozhodujícím faktorem je tady totiž způsob sběru potravy, kdy š. krátkoprstý vybírá kořist z hlubokých vrásek kůry, kdežto š. dlouhoprstý ji sbírá spíše z povrchu kůry a jde mu to tedy rychleji.

Morfologickými rozdíly mezi š. krátkoprstým a š. dlouhoprstým se zabýval Moreno (1991). Jeho výzkum byl založen na morfologických změnách svalů, které souvisí s typickým způsobem pohybu šoupálek a jejich využívání opory ocasu. Ani tato studie však nedokázala nalézt žádné rozdíly mezi druhy.

Jedním z parametrů, které by také naznačovaly, že evropští šoupálci si kompetují, je otázka jejich teritoriální vokalizace.

Thielcke (1973) se zabýval šoupálky dlouhoprstými se smíšeným zpěvem. V jejich zpěvu se objevuje buď část zpěvu š. krátkoprstého, nebo ho dokáží imitovat úplně, nebo do svého zpěvu přidávají jen drobné prvky. To by naznačovalo tendence vytlačovat š. krátkoprsté ze svého teritoria. Thielcke však také zjistil, že počet jedinců, zpívajících smíšeným zpěvem za dvacet let nenarostl, ba naopak se (nevýrazně) snížil. To naznačuje, že toto chování není pro tyto ptáky výhodou a že selekce je spíše proti nim. Smíšený zpěv také pravděpodobně není důležitým znakem konvergence, jak tvrdí Cody (1969). Je spíše výsledkem chyby v kopírování, která se dále přenáší na další generace (Thielcke 1986). Tímto jevem u š. dlouhoprstého se zabýval také Osiejuk (2003). Cílem jeho práce bylo popsat odpověď š. dlouhoprstého na různé druhy smíšených zpěvů v porovnání s odpovědí na jeho typický zpěv. Výsledky ukázaly, že odpověď je na všechny typy smíšených zpěvů stejná. Takže mezi smíšeným a normálním zpěvem není žádný rozdíl. To potvrdilo jejich hypotézu, že původ těchto smíšených zpěvů je spíše slepou uličkou evoluce. Nicméně i tak může dokreslovat kompetiční vztahy obou druhů.

Dále pak existují další dvě studie, které se zabývají divergencí nik v rámci rodu *Certhia*. V první z nich se Schönfeld (1983) zabývá předpokladem, že š. dlouhoprstý hledá potravu spíše na kmenech a š. krátkoprstý spíše na větvích. Nicméně tuto svoji hypotézu založil pouze na rozdílech v jejich teritoriích a na morfologických rozdílech ve velikosti zobáku a zadního drápu. Závěry nejsou podloženy přímým sledováním chování ptáků. Druhou studii provedl Frühauf (1993), kterému se ale také nepodařilo najít žádný zásadní rozdíl ve využívání nik mezi těmito dvěma druhy.

#### **1.4. Cíle a očekávání**

Cílem této bakalářské práce bylo zjistit, jaké jsou detailní habitatové nároky obou studovaných druhů v syntopickém výskytu. Moje očekávání byla, že š. krátkoprstý bude spíše na dubech s velkým průměrem kmene, v nižší výšce nad zemí (kde je borka nejvíce rozbrázděná) a že je při hledání potravy pomalejší. Naopak š. dlouhoprstý bude mít širší využití habitatu a že se bude pohybovat rychleji.

## 2. Metodika

### 2.1. Studijní plochy

Výzkum probíhal ve dvou hnízdních sezónách v letech 2013 a 2014, pokaždé přibližně od března do června. Většina pozorování byla provedena v Boru (jinak také Branišovský les) v blízkosti Českých Budějovic (mezi souřadnicemi 48°59'5.54"N, 14°24'41.85"E a 48°58'46.86"N, 14°26'7.86"E, nadmořská výška 381 m) a v Homolském lese u Třebína (mezi 48°58'39.01"N, 14°25'2.65"E a 48°58'10.40"N, 14°23'36.67"E, nadmořská výška 381 m), dále pak na Vrbenských rybnících (49°0'N, 14°26'E, nadmořská výška 381 m) také nedaleko Českých Budějovic a několik pozorování je i z Nýrska (Západní Čechy – 49°17'N, 13°8'E, nadmořská výška 452 m).

#### 2.1.1. Bor

Lokalitu Bor tvoří převážně smíšený les s převahou dubů, ale zastoupení různých druhů dřevin je velmi variabilní na celém území lesa. Jsou zde úseky složené převážně z břízy bělokoré (*Betula pendula*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*) nebo i smrků (*Picea abies*). Poměrně hojně je také zastoupen modřín opadavý (*Larix decidua*), topol osika (*Populus tremula*) nebo různé druhy vrby (*Salix*). Stáří stromů je velmi různorodé a tak zde najdeme jak mladé stromky s průměrem do 30 cm, tak i staré stromy s průměrem nad 50 cm.

#### 2.1.2. Homolský les u Třebína

Tuto lokalitu tvoří převážně borovice, duby a smrky. Hustota zakmenění je zde větší než v Boru a les je tak o něco tmavší. Najdeme zde také pestrout nabídku, co se týče průměrů kmenů.

#### 2.1.3. Vrbenské rybníky

Na Vrbenských rybnících je celková hustota stromů (zakmenění) menší. Najdeme zde velmi silné duby (průměr kmene silnější než jeden metr), hustý olšový porost nebo vysoké topoly.

#### 2.1.4. Nýrsko

Lokalita v Nýrsku je svou rozlohou nejmenší. Jedná se o lesopark v blízkosti místního hřbitova, kde se nachází převážně javor mléč (*Acer platanoides*) a klen (*Acer pseudoplatanus*) spolu s dubem, jedlemi, lípami a modřínem. Průměry kmenů se zde pohybují většinou mezi 30 a 50 cm.

## 2.2. Studované druhy

### 2.2.2 Šoupálek dlouhoprstý

Šoupálek dlouhoprstý je drobný zpěvný pták z čeledi šoupálkovitých, hnízdící od Irska až po Japonsko a na jih k Mediteránu, Himalájím a Číně (Příloha 3). Jeho hnízdní sezóna se liší podle zeměpisné polohy. V západní palearktické oblasti je tato sezóna od března do června. V Japonsku je o měsíc kratší, od května do června. Hnízda si staví většinou v dutinách stromů, nebo pod uvolněnou částí kůry a to obvykle velmi vysoko. Někdy může ukrýt hnízdo do starších budov nebo kamenných zdí. Velmi výjimečně můžeme najít hnízdo i v hromadě starého listí na zemi (Harrap & Quinn 1996).

Obývá převážně rozsáhlejší lesní porosty nebo parky (Harrap & Quinn 1996). V severní Evropě obvykle s převahou jehličnanů (Jonsson 2006). Preferuje stromy s dostatkem dutin a prasklin v kůře, které využívá pro sběr potravy a hnízdění. V Anglii, kde není š. krátkoprstý přítomen, obývá všechny možné druhy biotopů. V Mediteránu, kde je š. krátkoprstý přítomen, obývá převážně jen lesy ve vyšších polohách.

Jedná se krotkého a velmi nenápadného ptáka, který leze trhavým pohybem po kmenech stromů. Na kůře těchto stromů sbírá potravu, kterou tvoří hmyz, pavouci a v zimě také některé druhy semen (hlavně borovic). Vytváří si hnízdní teritoria, která samec obhájí zpěvem. Jinak je zpěvní aktivita malá. V zimě, za chladných nocí, vytvářejí šoupálci hřadující skupiny až 13-14 jedinců, někdy i s jinými druhy ptáků (Harrap & Quinn 1996).

### 2.2.3. Šoupálek krátkoprstý

Šoupálek krátkoprstý je blízce příbuzný šoupálkovi dlouhoprstému a jeho ekologické nároky jsou velmi podobné. Obývá západní palearktickou oblast, takže se jejich areály rozšíření široce překrývají (Příloha 4). Jeho hnízdní sezóna začíná koncem března a končí přibližně uprostřed června. Hnízda staví do dutin ve stromech, k čemuž může využít i opuštěnou dutinu po strakapoudech, na zdech pod břečťanem nebo i ve vhodných budovách. Hnízda většinou nebývají tak vysoko jako u š. dlouhoprstého. Obvykle je najdeme ve výšce do 10 m.

Typický habitat tvoří smíšené či listnaté opadavé lesy, sady nebo parky. Na severu preferuje duby, na jihu pak borovicové lesy a obecně má rád hustější podrost. Naopak odmítá monokultury jedlí, smrků a buků.

Jeho chování je velmi podobné šoupálku dlouhoprstému. Je to nenápadný, skromný pták lezoucí po stromech vždy odspodu nahoru (Harrap & Quinn 1996). Oproti š. dlouhoprstému by měl být ovšem pomalejší a důkladnější při sbírání potravy (Osiejuk 1998). Jeho hnízdní teritoria nemají jasné hranice a mohou se překrývat jak s dalšími š. krátkoprstými, tak i s š. dlouhoprstým. Samec obhájí toto území zpěvem a i v zimě se zdržuje v jeho blízkosti. Stejně jako š. dlouhoprstý i on může v zimě hřadovat a vytvářet skupinky až 20 jedinců, choulících se k sobě (Harrap & Quinn 1996).

## **2.3. Sběr dat**

### 2.3.1. Mapování teritorií

Od druhé poloviny února jsem v 2-6 denních intervalech navštěvovala studované plochy. Během těchto návštěv jsem hledala obsazená teritoria. Polohu každého zpívajícího samce jsem zaznamenala do GPS pomocí souřadnic. Díky poměrně malé zpěvní aktivitě bylo třeba téměř pokaždé samce vydráždit nahrávkou, kterou jsem v lese pouštěla po každých cca 15 metrech. Podařilo se mi tak lokalizovat vždy 4-10 lokací od každého jedince v této studii. Teritorium bylo poté definováno metodou minimálního konvexního polygonu (QGIS verze 2.2). Celkově byla data sbírána v 16-ti teritoriích (Příloha 5, 6, 7, 8 a 9). Někteří samci byli barevně značení (kroužek na noze) z předchozích odchytů; nicméně u většiny jsem nebyla schopná odlišit samce a samici vyskytující se ve stejném teritoriu. Pro účely této práce, jsem tedy pozorování obou členů páru spojila. Pozorování byla ukončena před vylétnutím mláďat z hnízda, takže se pozorování týkají vždy jen rodičovského páru.

### 2.3.2 Stanovení nabídky habitatů

Koncem listopadu 2014 jsem provedla stanovení druhové skladby a průměrů kmenů všech stromů vyskytujících se v teritoriu definovaném minimálním konvexním polygonem. Průměr kmene jsem měřila na všech stromech o průměru kmene nad 15 cm lesnickou průměrkou ve výšce 1,3 m nad zemí. Stromy jsem určovala do rodu.

### 2.3.3 Fokální sledování jedinců

Samotné sledování jedince probíhalo většinou po vydráždění hlasovou nahrávkou. Bez vydráždění jsem mohla začít ihned zaznamenávat. Při vydráždění jsem musela alespoň 5 minut počkat, než se šoupálek znovu uklidnil a začal se chovat přirozeně. Některým jedincům toto vydráždění trvalo mnohem déle než jiným, doba čekání tedy záležela na konkrétním zvířeti. Po uklidnění šoupálka jsem začala zaznamenávat veškerou jeho aktivitu na diktafón (hledá potravu, žere, vylétává za potravou do vzduchu, čistí si zobák nebo peří,

zpívá). Dále jsem u každé aktivity zaznamenávala, v jaké výšce nad zemí se nachází, průměr kmene stromu, na němž se vyskytuje, druh stromu a konkrétní substrát (kmen, silná větev – průměr nad 10 cm, tenká větev - průměr do 10 cm).

Průměr kmene jsem měřila po skončení pozorování. Během pozorování jsem si na stromy, které šoupálek navštívil, kreslila barevnými křídami značky, abych věděla, které stromy poté proměřit. Výšku nad zemí jsem pouze odhadovala. Nejdříve jsem si změřila od země na kmeni jeden metr a podle tohoto jsem pak odměřovala, v jaké výšce se zvíře nachází. Samozřejmě u každého pozorování jsem zaznamenala také přesnou GPS polohu.

#### **2.4. Statistické analýzy**

Nejdříve jsem zhodnotila využití nabídky stromů v teritoriích oběma druhy šoupálek pomocí kompozitní analýzy využití habitatů (Aebischer et al. 1993). Pro tuto analýzu jsem připravila dvě matice dat pro každý druh. V první byla nabídka průměrů kmenů jednotlivých rodů stromů přítomných v daném teritoriu (např. dub kategorie a, dub kategorie b apod. viz níže). V druhé bylo využití těchto průměrů kmenů jednotlivých rodů stromů jednotlivými sledovanými šoupálky. Analýza obě matice porovnává a zhodnotí, zda je některá z kategorií stromů preferovanější než jiná. Tuto analýzu jsem provedla v programu R 2.14.1 (R developmental core team 2011) s využitím package `adehabitatHS` a příkazu `compana` (Calenge 2014).

Pro každý z typů chování a pro sumu všech chování dohromady (prezence šoupálka) byla vytvořena mnohorozměrná analýza (Principal Component Analysis - PCA). Do analýzy vstupovaly následující environmentální proměnné: čas strávený ve výšce nad zemí kódována kategoriálně (0-7 m, 7-18 m, nad 18 m); čas strávený na stromech jednotlivých rodů (celkem 11), čas strávený na stromech o průměru kmenu kódovaném kategoriálně (kategorie a - do 30 cm, b - 30-50 cm, c - nad 50 cm) a čas strávený na jednom ze tří substrátů (kmen, větev do 10 cm v průměru, větev nad 10 cm v průměru). Jako vysvětlující environmentální proměnná byl do analýzy zahrnut druh pozorovaného šoupálka. Dále byla do analýzy zahrnuta nabídka rodů stromů v daném teritoriu (jako podíl ze všech rodů stromů) a také průměr kmene stromů v daném teritoriu (jako podíl výše zmíněných kategorií) jako kovariáta. Tato analýza byla provedena s využitím software Canoco 5 (ter Braak & Šmilauer 1998). Pro zhodnocení rozdílů mezi druhy šoupálek jsem použila skóry prvních dvou kanonických os (pro všechny mnohorozměrné analýzy pro každý typ sledovaného chování) a jejich hodnoty pro oba druhy jsem porovnávala s použitím jednocestné analýzy variance

(ANOVA, F test). Tato data měla rozdělení, které se nelišilo od gaussovského (Kolmogorov-Smirnov test).

### **3. Výsledky**

#### **3.1 Analýza využití habitatů**

Přílohy 9 a 10 ukazují zastoupení jednotlivých kategorií stromů (rodů a průměrů kmene) v teritoriích jednotlivých šoupálek a vyžití těchto habitatů těmito šoupáky.

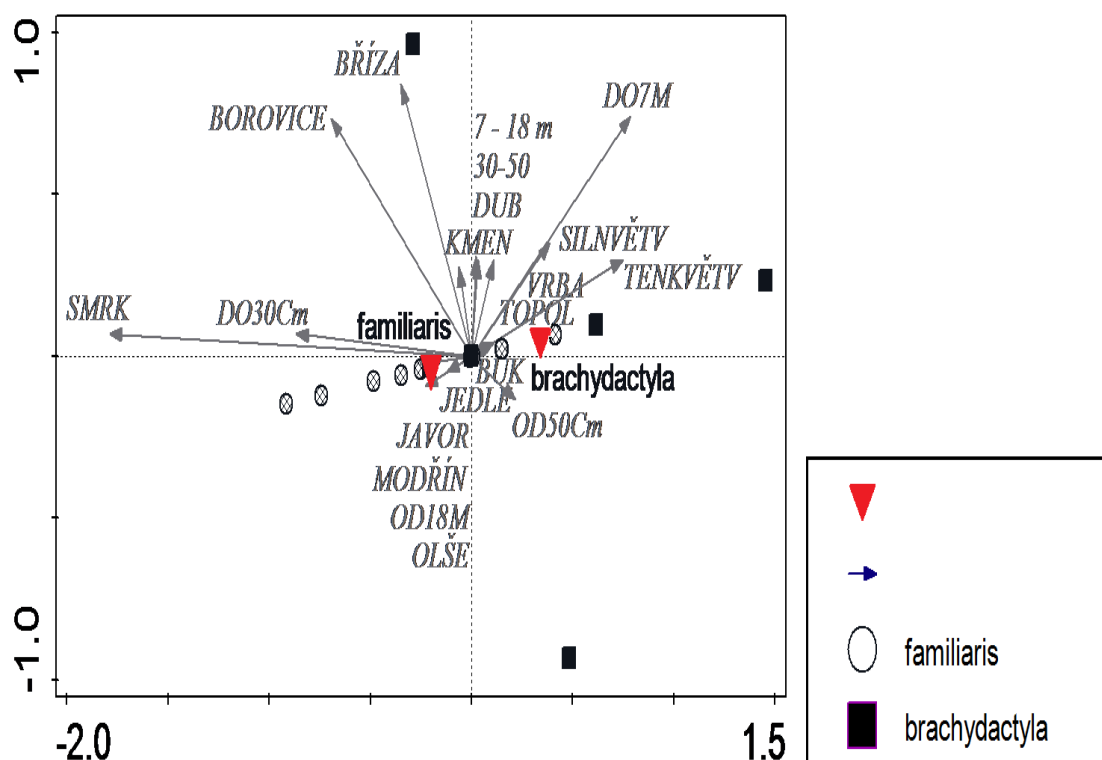
Z výsledků kompositní analýzy (Příloha 11) je zřejmé, že šoupálek dlouhoprstý využívá poměrně široké spektrum rodů a tlouštěk stromů. Nejvíce využívanou kategorií jsou středně tlusté duby (o průměru kmene mezi 30 a 50 cm), které jsou využívány průkazně více než všechny ostatní typy stromů. Dále poměrně často využívá i olše, buky nebo vrby a z jehličnanů velmi silné smrky a modřín. Naopak poměrně málo využívá topoly, břízy, javory a lípy.

Naopak šoupálek krátkoprstý (Příloha 12) využívá prakticky výhradně velmi silné duby, dále také středně silné duby a javory. Naopak prakticky se nevyskytuje na smrcích, borovicích a překvapivě lípách.

## 3.2. PCAnalýza

### 3.2.1 Přítomnost šoupálka

Mnohorozměrná analýza ukázala, že čas strávený všemi aktivitami v jednotlivých mikrohabitátech se mezi druhy šoupálků liší (na hranici průkaznosti) podle první kanonické osy (ANOVA,  $F = 4,133$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,0615$ ). Ta ukazuje, že šoupálek dlouhoprstý specificky tráví čas na smrku a borovici, na kmenech o průměru do 30 cm. Naopak pro šoupálka krátkoprstého je typická přítomnost ve výšce do 7 m nad zemí a na tenkých větvích.

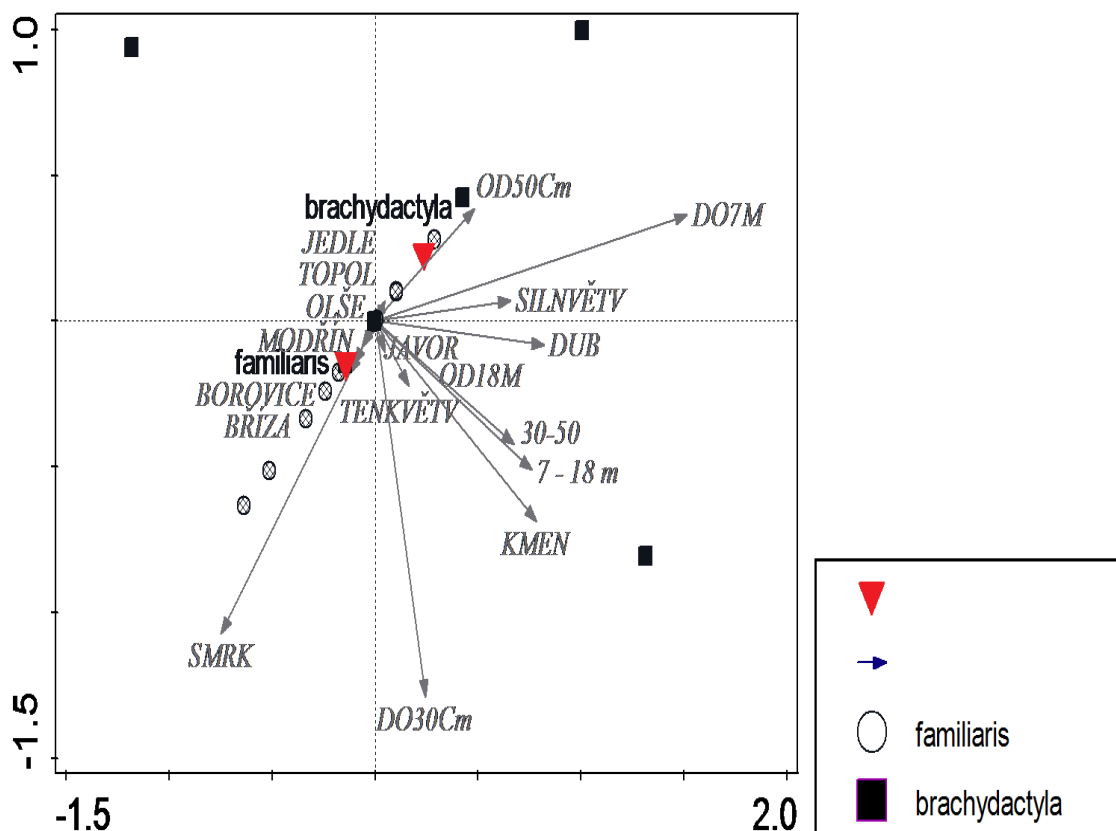


Obr. 1. Mnohorozměrná analýza (PCA) pro všechny aktivity dohromady.



### 3.2.2 Čištění

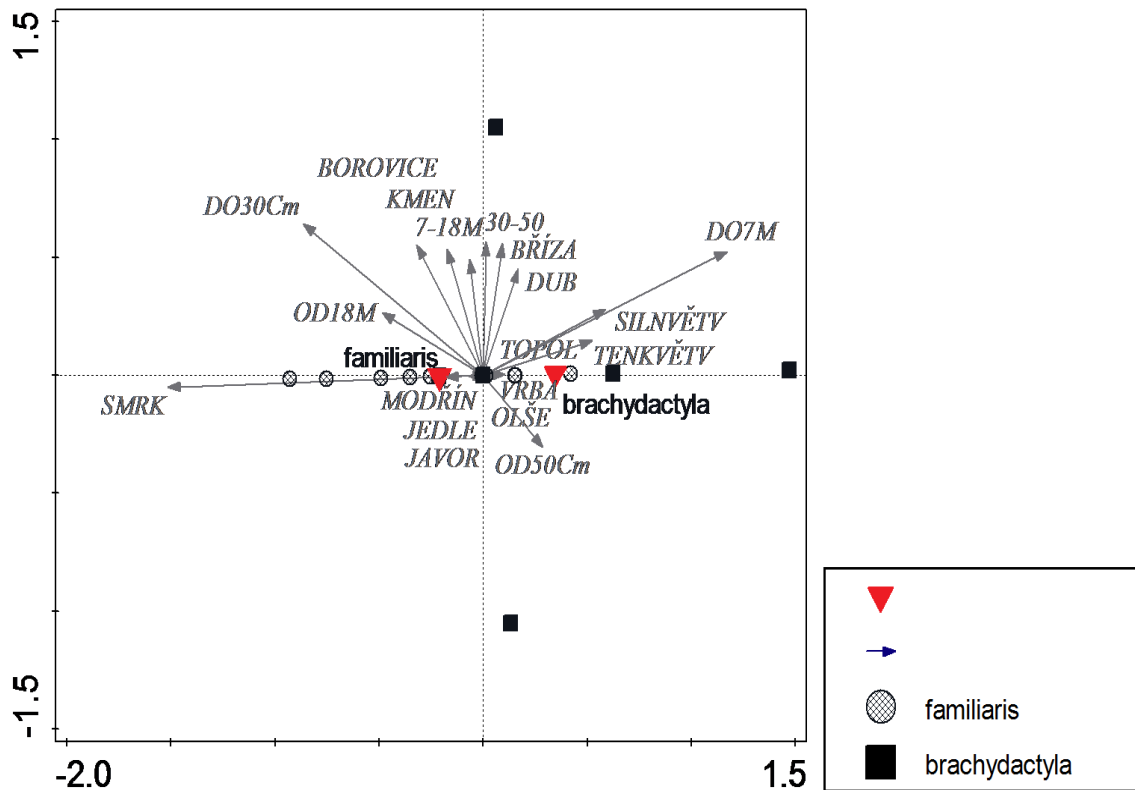
Mnohorozměrná analýza ukázala, že čas strávený čištěním v jednotlivých mikrohabitátech se mezi druhy šoupálek neliší a to ani na první (ANOVA,  $F = 1,562$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,2319$ ) ani na druhé ose (ANOVA,  $F = 2,3246$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,1496$ ).



Obr. 2. Mnohorozměrná analýza (PCA) pro aktivitu čištění.

### 3.2.3 Hledání potravy

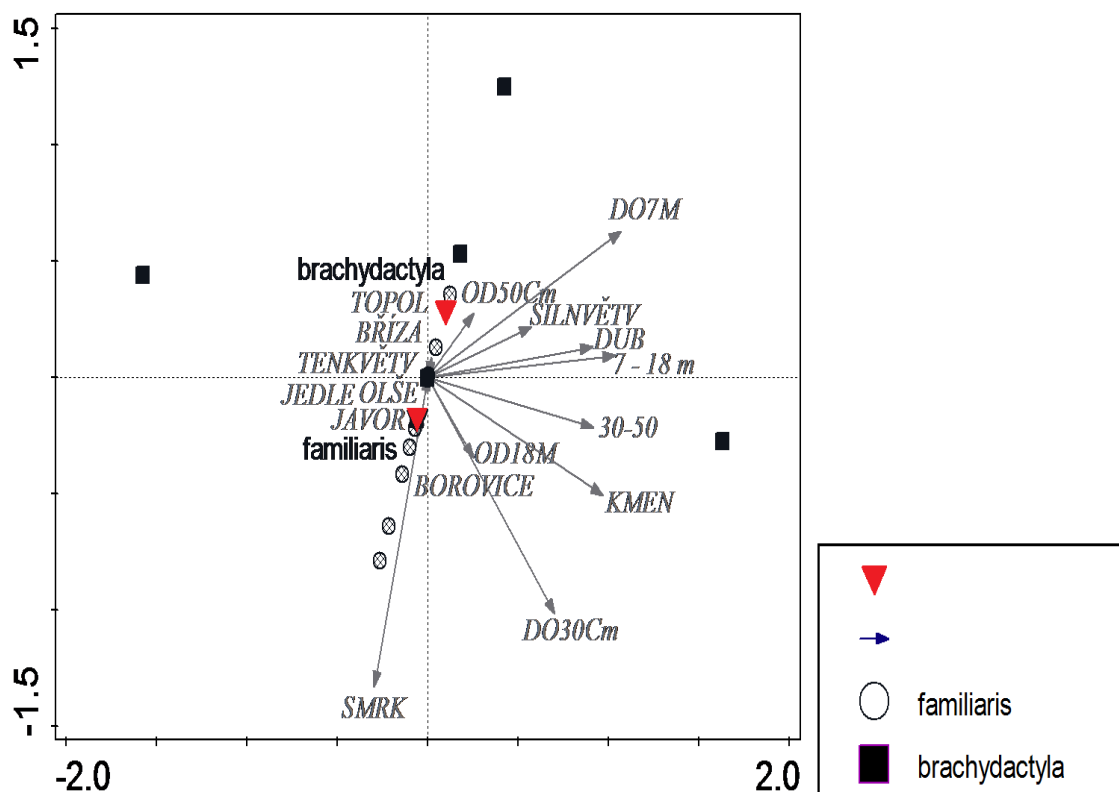
Mnohorozměrná analýza ukázala, že čas strávený hledáním potravy v jednotlivých mikrohabitátech se mezi druhy šoupiček liší (na hranici průkaznosti) podle první kanonické osy (ANOVA,  $F = 4,484$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,0526$ ). Ta ukazuje, že šoupička dlouhoprstá specificky hledá potravu na smrku a na kmenech o průměru do 30 cm. Naopak pro šoupička krátkoprstého je typické hledání potravy ve výšce do 7 m nad zemí, na silných větvích a tenkých větvích.



Obr. 3. Mnohorozměrná analýza (PCA) pro aktivitu hledání potravy.

### 3.2.4 Žraní

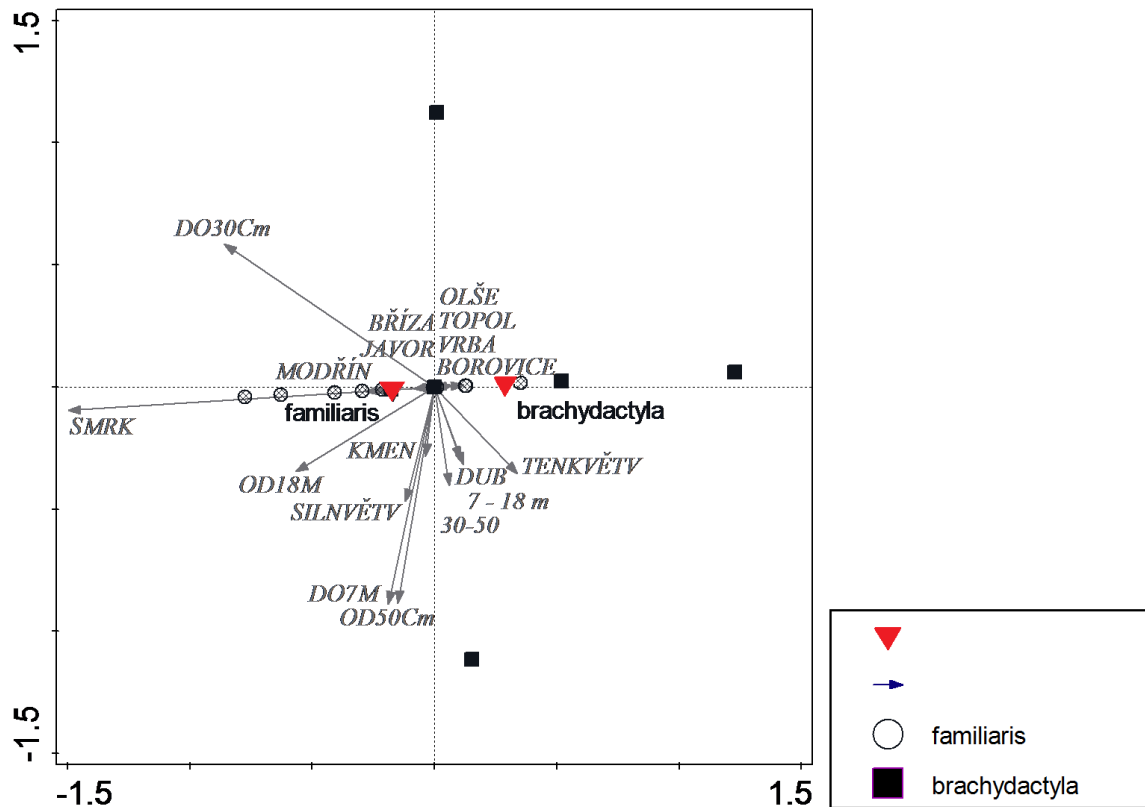
Mnohorozměrná analýza ukázala, že čas strávený žraním v jednotlivých mikrohabitátech se mezi druhy šoupálek liší (na hranici průkaznosti) podle druhé kanonické osy (ANOVA,  $F = 4,083$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,0629$ ). Ta ukazuje, že šoupálek dlouhoprstý specificky nachází potravu na kmenech, na smrku, na kmenech o průměru do 30 cm a ve výškách od 18 metrů nad zemí. Naopak pro šoupálek krátkoprstého je typické žraní potravy ve výšce do 7 m nad zemí a na kmenech o průměru od 50 cm.



Obr. 4. Mnohorozměrná analýza (PCA) pro aktivitu žraní.

### 3.2.5 Zpěv

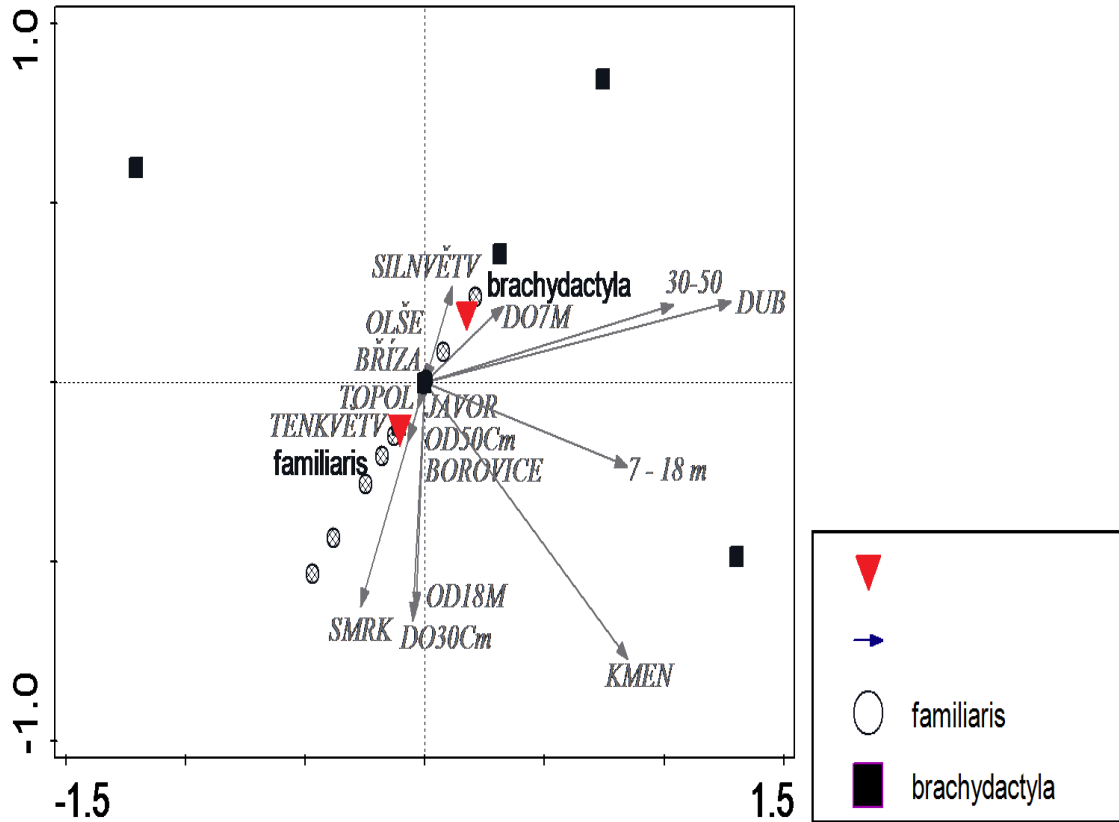
Mnohorozměrná analýza ukázala, že čas strávený zpěvem v jednotlivých mikrohabitátech se mezi druhy šoupiček liší (na hranici průkaznosti) podle první kanonické osy (ANOVA,  $F = 4,469$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,05295$ ). Ta ukazuje, že šoupiček dlouhoprstý specificky zpívá na smrku, na kmenech o průměru do 30 cm a ve výškách od 18 metrů nad zemí. Naopak pro šoupička krátkoprstého je typické zpívání na tenkých větvích.



Obr. 5. Mnohorozměrná analýza (PCA) pro aktivitu zpěv.

### 3.2.6 Vyletování

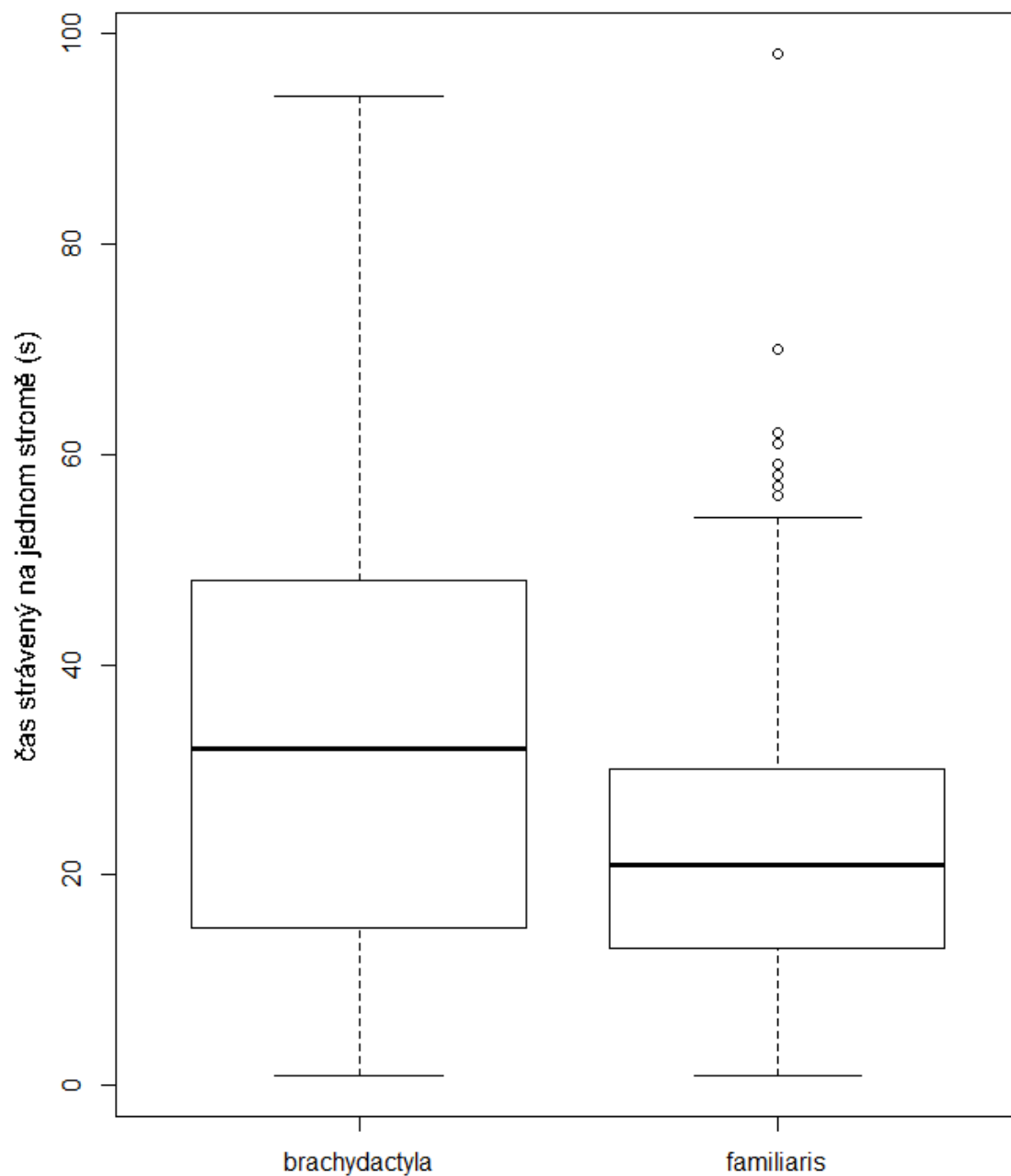
Mnohorozměrná analýza ukázala, že čas strávený vyletováním v jednotlivých mikrohabitátech se mezi druhy šoupálek neliší podle první (ANOVA,  $F = 1,0048$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,3332$ ) ani podle druhé (ANOVA,  $F = 2,986$ ,  $DF = 1$ ,  $P = 0,106$ ) kanonické osy.



Obr. 6. Mnohorozměrná analýza (PCA) pro aktivitu vylétování.

### 3.3. Čas strávený na stromě

Šoupálek krátkoprstý tráví na jednom stromě průkazně delší dobu než šoupálek dlouhoprstý (ANOVA,  $F = 50,7$ ,  $DF = 1$ ,  $P < 0.001$ ).



**Obr. 7.** Porovnání času stráveného na jednom stromě oběma druhy šoupálků.

## 4. Diskuze

Ze zjištěných dat lze udělat závěr, že niky obou druhů šoupálků se na studovaných lokalitách částečně překrývají. Oba druhy se velmi často pohybují na dubech o průměru kmenů mezi 30 a 50 cm a ve výšce mezi 7 a 18 metry nad zemí. Také se oba nejčastěji pohybují na kmenech.

Tento překryv nik by měl tedy vyústit v mezidruhovou agresivitu, která by měla působit jako prevence využívání stejných zdrojů (Cody 1969). Jejich teritoria by se tedy neměla překrývat. Příčinou teritoriality je právě mezidruhová agrese. To se typicky ukazuje hlavně mezi úzce příbuznými druhy se stejnými ekologickými nároky (Orians and Wilson 1964). Nicméně mezi svými 16 teritorii jsem v jednom případě zaznamenala překryv teritorií š. dlouhoprstého a š. krátkoprstého (Vrbenské rybníky). To naznačuje, že v jejich ekologii by měl být rozdíl.

Kompozitní analýza ukazuje, že nika š. krátkoprstého je nápadně užší, než u š. dlouhoprstého. I když je nabídka habitatu velmi bohatá, vybírá z něj jen malou část. Š. dlouhoprstý využívá mnohem širší část nabídky habitatů. Š. krátkoprstý preferuje duby o průměru kmene nad 50 cm, zatímco š. dlouhoprstý spíše duby o průměru 30 – 50 cm. Š. dlouhoprstý naopak poměrně hodně preferuje jehličnany, zatímco š. krátkoprstý se jim vyhýbá.

Detailní analýza preference jednotlivých mikrohabitatů ukázala, že š. dlouhoprstý spíše než š. krátkoprstý preferuje kmeny s průměrem do 30 cm a borovice a smrky, kdežto š. krátkoprstý tráví více času do výšky 7 m a zároveň na tenkých i silných větvích. V podobných mikrohabitatech také hledají a nacházejí potravu. Pro š. dlouhoprstého je také typické hledání potravy ve výšce nad 18 m nad zemí a pro š. krátkoprstého je typické žraní potravy na kmeni o průměru nad 50 cm. V obdobných mikrohabitatech také zpívají. To, kde šoupálci stráví nejvíce času čištěním a vylétáváním za kořistí se mezi oběma druhy neliší.

Tyto závěry podporují dosavadní domněnky, že š. krátkoprstý na území ČR preferuje silné listnaté stromy s rozbrázděnou borkou (typicky duby, Šťastný et al. 2011; nicméně např. lípám se v mé studii překvapivě vyhýbali). Zároveň moje výsledky potvrzují, že š. dlouhoprstý využívá kromě dubu poměrně hojně i různé jehličnany. Dále se moje výsledky shodují s výsledky studie Schönfelda (1983), který tvrdil, že š. krátkoprstý sbírá potravu spíše na větvích a š. dlouhoprstý spíše na kmenech. Poměrně zajímavým výsledkem je, že š.

dlohoprstý preferuje pro sběr potravy stromy o průměru kmene do 30 cm a zároveň se přitom pohybuje poměrně vysoko nad zemí. To by se zároveň mohlo odrážet ve faktu, že š. dlohoprstý hnízdí výše nad zemí než š. krátkoprstý (Harrap & Quinn 1996).

Dále jsem prokázala, že š. krátkoprstý tráví na jednom stromě průměrně delší čas, než š. dlohoprstý. To by pravděpodobně mělo souviset s pomalejším prohledáváním kmene u š. krátkoprstého, který potravu hledá spíše v brázdách kůry. Š. dlohoprstý naopak sbírá potravu spíše z povrchu kůry. To je ve shodě s poznatkami Osiejuka (1998) který se zabýval rychlostí lezení u obou druhů.

Lze si tedy představit, že oba druhy mohou za určitých podmínek sdílet jedno území. Pokud se teritoria mnou sledovaných jedinců překrývaly (lokalita Vrbenské rybníky), byl ve využívání habitatu vidět rozdíl. Š. krátkoprstý se v tomto teritoriu držel převážně jen na dubech, zatímco š. dlohoprstý využíval spíše ostatní druhy stromů a na dubu se vyskytoval jen zřídka (i přesto, že byly v nabídce velmi hojné). To naznačuje, že si tyto dva druhy v zásadě nemusí konkurovat a jsou schopni divergence nik. Tak tomu bylo v případě dvou druhů severoamerických sýkor, *Poecile atricapillus* a *P. gambeli*, které studovali Hill a Lein (1989). Tyto dva druhy si v případě překryvu teritorií obdobně rozdělili habitat a vzájemně si tedy nekonkurovali.

U slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) také dochází k posunu biotopových preferencí, pokud se nachází v sympatrickém výskytu se slavíkem tmavým (*Luscinia luscinia*). Slavík tmavý obývá v alopatrikém i sympatrickém výskytu téměř stejné biotopy. Biotop slavíka obecného se v alopatrikém a sympatrickém výskytu mění. V sympatrickém výskytu je dokonce schopen obývat i vyšší nadmořské výšky a sušší oblasti (Sorjonen 1986).

Naopak u dvou druhů rehků (*Phoenicurus ochruros* a *Phoenicurus phoenicurus*), zjistil Sedláček (et al. 2004), že i přes poměrně velké rozdíly v ekologii u nich mezidruhová teritorialita ve městech přetrvává. Vysvětlují to mimo jiné tím, že tyto dva druhy mohou hybridizovat a toto agresivní bránění exkluzivních teritorií slouží jako prevence. Také zjistili, že samci jednoho druhu využívají pro zpěv velmi exkluzivní místa a tato místa tedy zřejmě brání před druhým druhem, který by je chtěl také využít.

Dalšími druhy, vykazujícím v sympatrickém výskytu biotopovou separaci jsou pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) a pěnice slavíková (*Sylvia borin*). Oba druhy se mírně liší ve svých biotopových preferencích, přesto existuje překryv jejich habitatových nároků.



Byl proveden experiment, kdy byl z místa překryvu obou druhů jeden druh odstraněn (*Sylvia atricapilla*). Na tomto místě se ihned usadil druh druhý (*Sylvia borin*); (Garcia 1983).

Celkově se tedy zdá, že vždy ten druh, který má ekologickou niku širší (p. *atricapillus*, *L. megarhynchos*, *C. familiaris*) je schopen ze své niky částečně ustoupit, posunout její těžiště do určité části spektra a tím uvolnit prostor pro druh s úzkou nikou. To je ovšem pravděpodobně umožněno jen v situaci dostatečné nabídky přijatelných habitatů. Ta očividně byla na mých lokalitách dostatečná. Bylo by zajímavé otestovat, jak by vypadalo využití habitatů, ale i mezidruhovú teritorialita šoupálek v situaci s limitovanou nabídkou habitatů.

## 5. Závěry

1. Niky obou druhů šoupálků se v syntopickém výskytu částečně překrývají, oba druhy preferují duby s větším průměrem kmenu.
2. Š. dlouhoprstý využívá ale také jehličnany, stromy s užším kmenem a potravu hledá spíše vysoko nad zemí.
3. Š. krátkoprstý preferuje stromy o průměru nad 50 cm a potravu hledá buď nízko nad zemí nebo na větvích
4. Tyto rozdíly v nikách mohou v situaci s dostatečnou nabídkou habitatů umožnit překryv teritorií těchto dvou druhů.

## 6. Literatura

**Aebischer, N. J. et al. 1993.** Compositional analysis of habitat use from animal radio - tracking data. *Ecology* 74: 1313 - 1325.

**Alatalo, R. V., Gustafsson, L. et al. 1985.** Habitat shift of the willow tit *Parus montanus* in the absence of the marsh tit *Parus palustris*. / *Ornis Scand.* 16: 121 - 128.

**Baptista, L. F., Krebs, R. 2000.** Vocalization and relationship of Brown Creepers *Certhia americana*: a taxonomic mystery. *Ibis* 142: 457 – 465.

**Begon, M. et al. 1990.** *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.

**Burdová, Z. 2007.** Mezidruhová agresivita pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a pěnice hnědokřídlé (*Sylvia communis*) vůči alopatrickým druhům pěnic. Magisterská diplomová práce. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.

**Calenge, C. et al. 2014.** Analysis of habitat selection by animals. Package for R for Windows.

**Catchpole, C. K. 1978.** Interspecific territorialism and competition in *Acrocephalus* warblers as revealed by playback experiments in areas of sympatry and allopatry. *Anim. Behav.* 26: 1072 – 1080.

**Cody, M. L. 1969.** Convergent characteristic in sympatric species: a possible relation to interspecific competition and aggression. *The Condor* 71: 222-239.

**Cramp, S., Perrins, C. M. 1985.** *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of Western Palearctic. Volume IV. Terns to Woodpeckers.* Oxford University Press. Oxford.

**Cramp, S., Perrins, C. M. 1993.** *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: The birds of Western Palearctic. Volume VII. Flycatchers to Shrikes.* Oxford University Press. Oxford.

**Frühauf, J. 1993.** Treecreeper species with highly overlapping niches do not show interference competition. *Abstracts XXII International Ethological Conference*: 245.

**Garcia, E. F. J. 1983.** An experimental test of competition for space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden Warblers *Sylvia borin* in the breeding season. *Journal of Animal Ecology* 52: 795 – 805.

**Gil, D. 1997.** Increased Response of the Short-Toed Treecreeper *Certhia brachydactyla* in Sympatry to the Playback of the Song of the Common Treecreeper *Certhia familiaris*. *Ethology* 103: 632 – 641.

**Grosch, K. 2003.** Hybridization between two insectivorous bird species and the effect on prey-handling efficiency. *Evol. Ecol.* 17: 1 - 17.

**Haila, Y. and Hanski, I. K. 1987.** Habitat and territory overlap of breeding passerines in the mosaic environment of small islands in the Baltic. / *Ornis Fenn* 64: 37 - 49.

**Harrap, S. & Quinn, D. 1996.** Tits, Nuthatches & Treecreepers. A & C Black, London.

**Hoi, H., Eichler, T. at al. 1991.** Territorial spacing and interspecific competition in three species of reed warblers. *Oecologia* 87: 443 – 448.

**Jonsson, L. 2006.** Birds of Europe with North Africa and the Middle East. A & C Black, London.

**Kuitunen, M. 1985.** Is the Common Treecreeper (*Certhia familiaris* L.) more widespread in Hungary than has been previously believed? *Aquila* 92: 255 – 261.

**Laurent, J. L. 1987.** Utilisation de l'espace par deux espèces jumelles, *Certhia brachydactyla* et *familiaris* en zone de sympatrie. *Revue d'Ecologie La Terre et La Vie* 42: 297 – 310.

**Li, G.-Y. 1995.** A new subspecies of *Certhia familiaris* (Passeriformes: Certhiidae). *Acta Zootaxonomica Sinica* 20: 373–377. [In Chinese, English summary.]

**Martens, J. 1981.** Lautäußerungen der Baumläufer des Himalaya und zur akustischen Evolution in der Gattung *Certhia*. *Behaviour* 77: 287 - 318.

**Martens, J. et al. 2002.** *Certhia tianquanensis* Li, a treecreeper with relict distribution in Sichuan, China. *Journal für Ornithologie* 143: 440 - 456.

**Martin, J. L. and Thibault, J. C. 1996.** Coexistence in Mediterranean warblers: ecological differences or interspecific territoriality. / *J. Biogeogr.* 23: 169/178.

**Mayr, E. & Short, L.L. 1970.** Species taxa of North American birds. A contribution to comparative systematics. Cambridge, MA: Nuttall Ornithological Club.

**Moreno, E. 1991.** Musculature of the pelvic appendages of the Treecreepers (*Passeriformes: Certhiidae*): myological adaptations for tail-supported climbing. *Journal of Zoology* 69 (9): 2456 – 2460.

**Murray Jr., B. G. 1971.** The Ecological Consequences of Interspecific Territorial Behavior in Birds. *Ecology* 52: 414 – 423.

**Murray Jr., B. G. 1981.** The origins of adaptive interspecific territorialism. *Biological Reviews* 56: 1 – 22.

**Murray, B. G. Jr. 1988.** Interspecific territoriality in *Acrocephalus*: A critical review. / *Ornis Scand.* 19: 309 - 313.

**Orians, G. H., Wilson, M. F. 1964.** Interspecific Territories of Birds. *Ecology* 45: 736-745.

**Osiejuk, T. 1998.** Correlates of creeping speed variability in two species of Treescreeper. *The Condor* 100: 174.

**Rolando, A. 1986.** Interspecific territoriality and spatial distribution in the genus *Phylloscopus* in North-Western Italy. *Avocetta* 10: 87 - 96.

**Saether, B. E. 1983a.** Habitat selection, foraging niches and horizontal spacing of willow warbler *Phylloscopus trochilus* and chiffchaff *P. collybita* in an area of sympatry. *Ibis* 125: 24 - 32.

**Saether, B. E. 1983b.** Mechanisms of interspecific spacing out in a territorial system of the chiffchaff *Phylloscopus collybita* and the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Ornis Scand* 14: 154 - 160.

**Sale, P. F. 1974.** Overlap in Resource Use and Interspecific Competition. *Oecologia* 17: 245 – 256.

**Schönfeld, M. 1983.** Beiträge zur Ökologie und zum intraspezifischen Verhalten der Baumläufer *Certhia familiaris* und *Certhia brachydactyla* in Eichen-Hainbuchen-Lindenwäldern unter dem Aspekt der erhöhten Siedlungsdichte durch eingebrachte Nisthöhlen. *Hercynia N. F.*, Leipzig 20: 290 – 311.

**Sedláček, O. et al. 2004.** Redstart *Phoenicurus phoenicurus* and black redstart *P. ochruros* in a mosaic urban environment: neighbours or rivals? *Journal of Avian Biology* 35: 336 – 343.

**Simmons, K. E. L. 1951.** Interspecific territorialism. *Ibis* 93: 407-413.

**Sorjonen, J. 1986.** Mixed singing and interspecific territoriality - consequences of secondary contact of two ecologically and morphologically similar nightingale species in Europe. *Ornis Scand.* 17: 53 - 67.

**Šťastný, K., Hudec, K., et al. 2011.** Fauna ČR Ptáci III. Academia, Praha.

**ter Braak CJF, Šmilauer P (1998).** CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY.

**Thieckle, G. 1961.** Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumläufer (*Certhia familiaris* L. und *Certhia brachydactyla* Brehm). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 18: 188–204.

**Thieckle, G. 1973.** On the origin of divergence of learned signals (songs) in isolated population. *Ibis* 115: 511 – 516.

**Thieckle, G. 1986.** Constant Proportions of Mixed Singers in Tree Creeper Populations (*Certhia familiaris*). *Ethology* 72 (2): 154 – 164.

**Tietze, D. T. 2007.** Differentiation processes in treecreepers (Aves: *Certhia*): phylogeny, vocalisations, morphometrics. Disertační práce. Johannes Gutenberg-Universität. Mainz.

**Vanicsek, L. 1988.** The Study of bird species foraging on the bark. *Aquila* 95: 83 – 96.

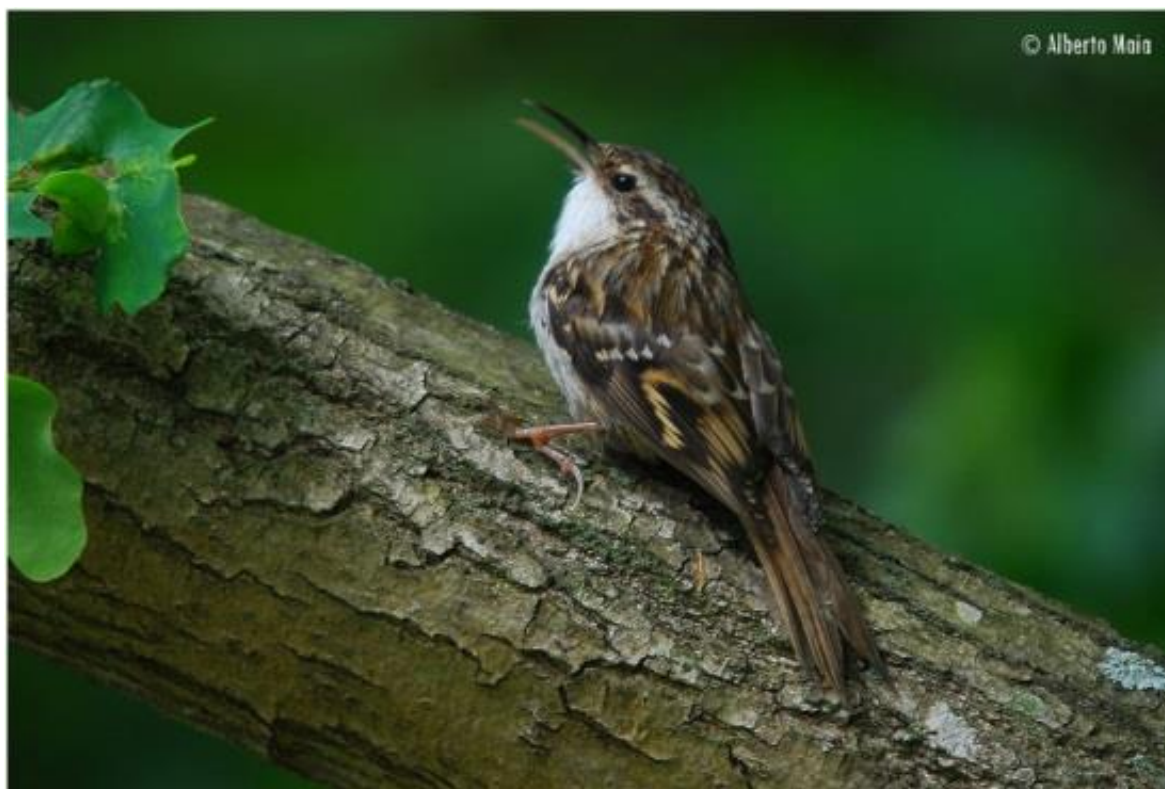
**Vaurie, C. 1957.** Systematic Notes on Palearctic Birds, 30. The Certhiidae. *Am. Museum Novitates* 1855: 1–14.

**Wiens, J. A. 1989.** The Ecology of Bird Communities. Cambridge University Press, Cambridge.

## 7. Přílohy



**Příloha 1.** Samec šoupálka dlouhoprstého (*Certhia familiaris*). (©foto Lubomir Kolka)



**Příloha 2.** Samec šoupálka krátkoprstého (*Certhia brachydactyla*). (©foto Alberto Maia)





**Příloha 3.** Mapa areálu rozšíření š. dlouhoprstého. (Zdroj: <http://www.iucnredlist.org/>)



**Příloha 4.** Mapa areálu rozšíření š. krátkoprstého. (Zdroj: <http://www.iucnredlist.org/>)

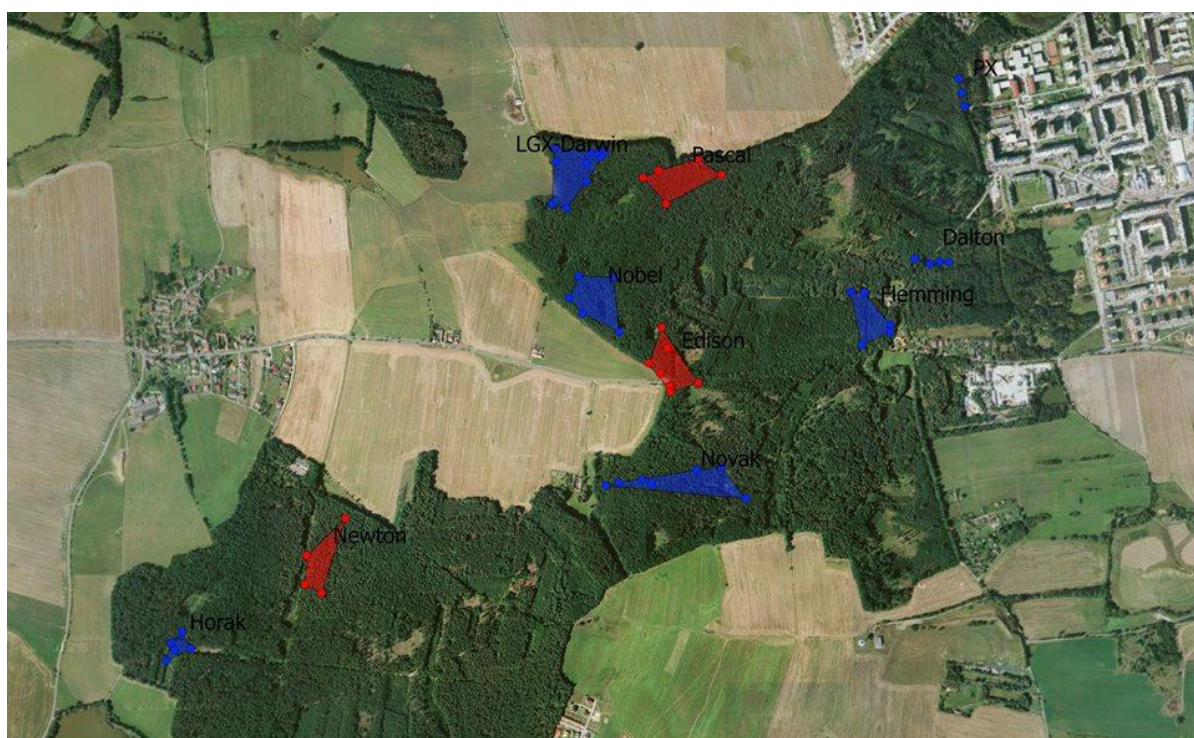


**Příloha 5.** Teritoria Branišov 2013. Červená – *C. familiaris*; modrá – *C. brachydactyla*.



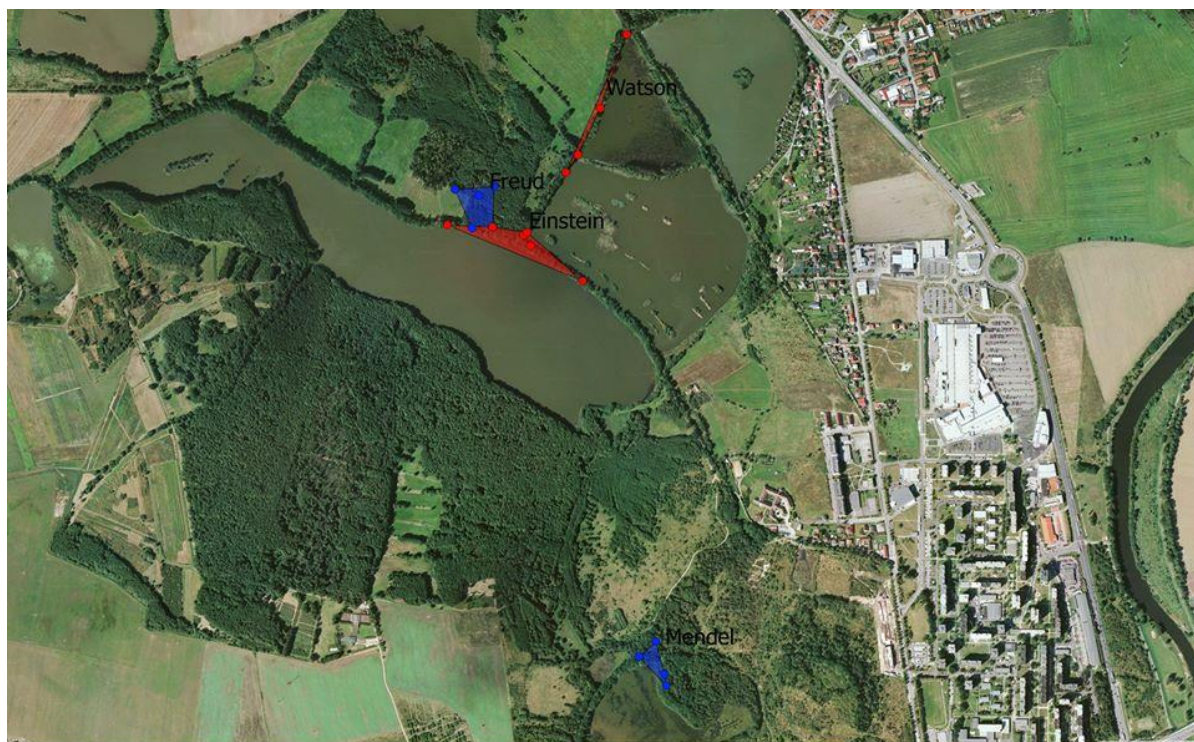
100 0 100 200 300 400 m

**Příloha 6.** Teritoria Branišov 2014. Červená – *C. familiaris*; modrá – *C. brachydactyla*.

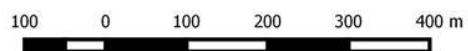
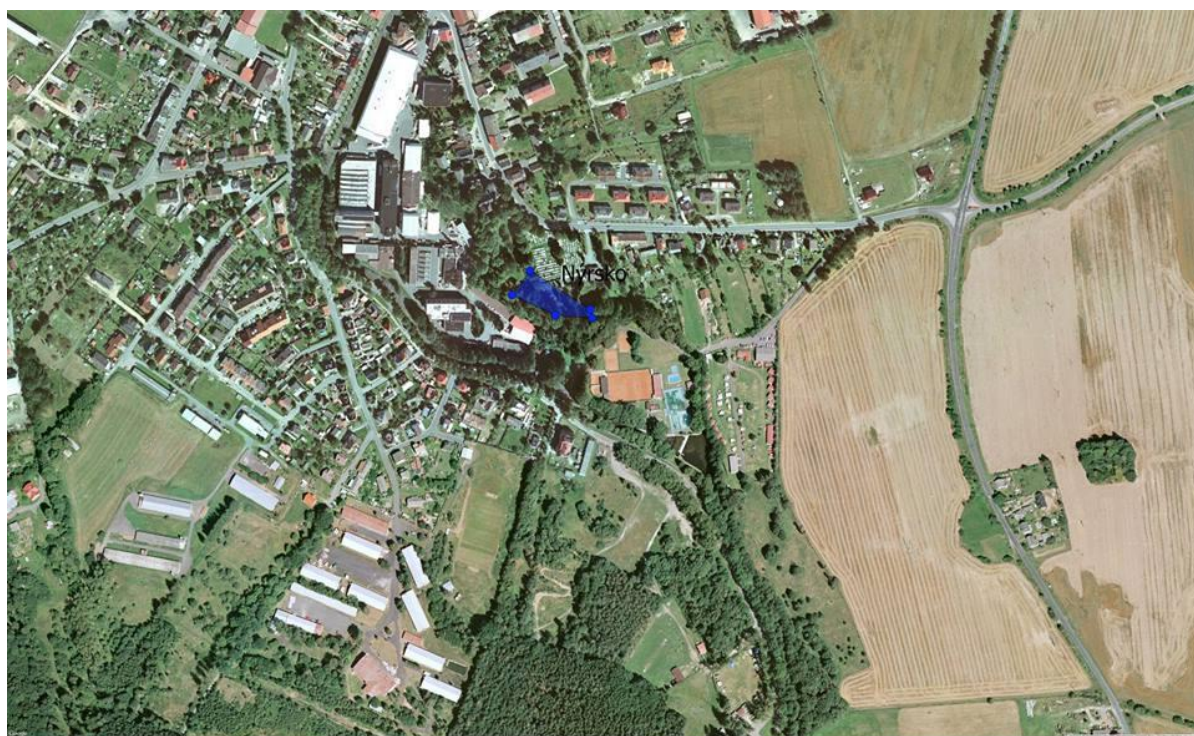




**Příloha 7.** Teritoria Vrbenské rybníky 2014. Červená – *C. familiaris*; modrá – *C. brachydactyla*.

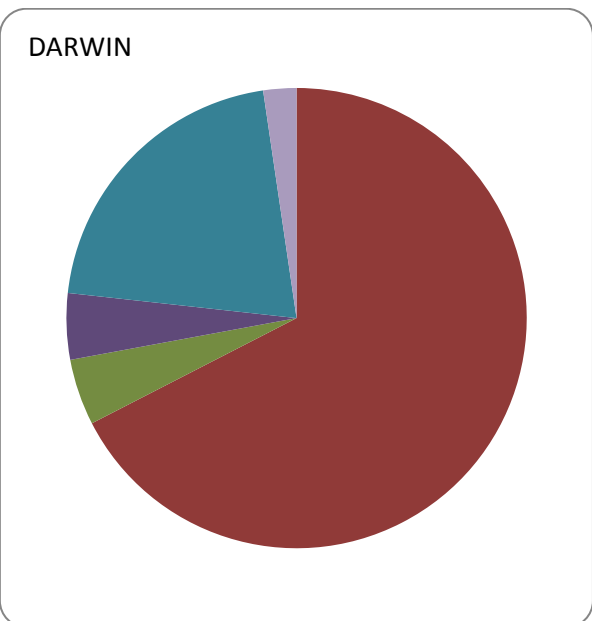
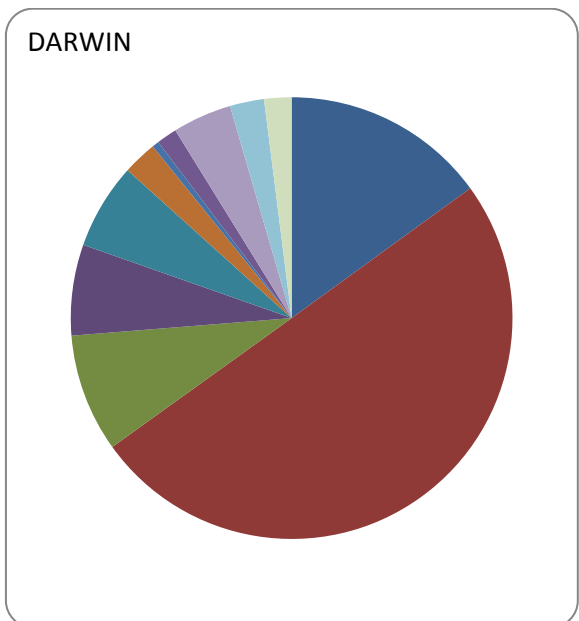
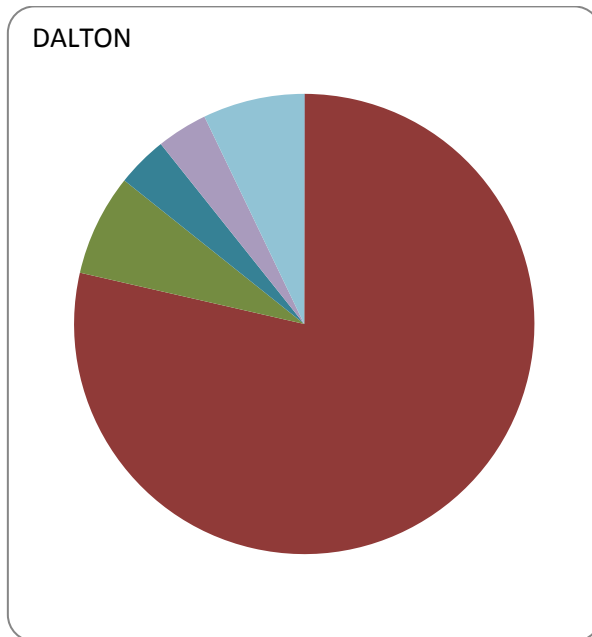
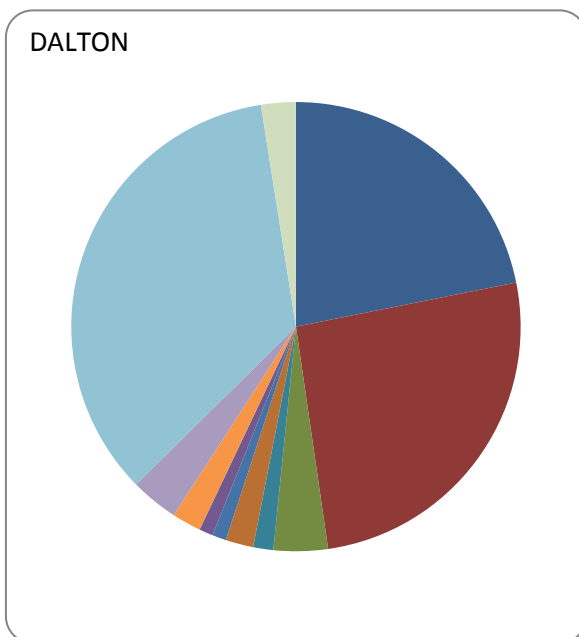


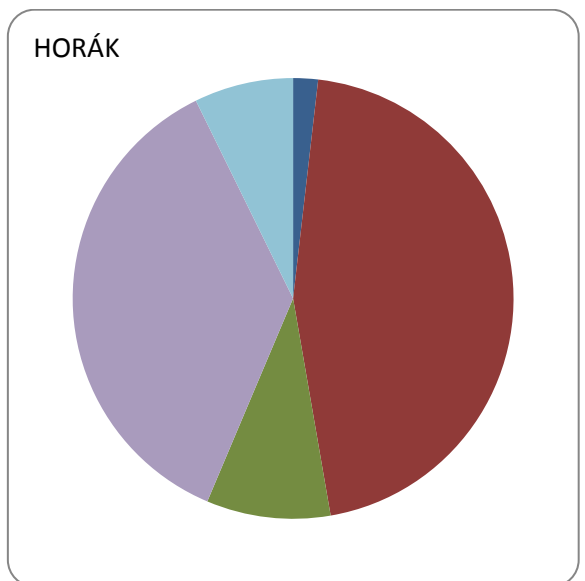
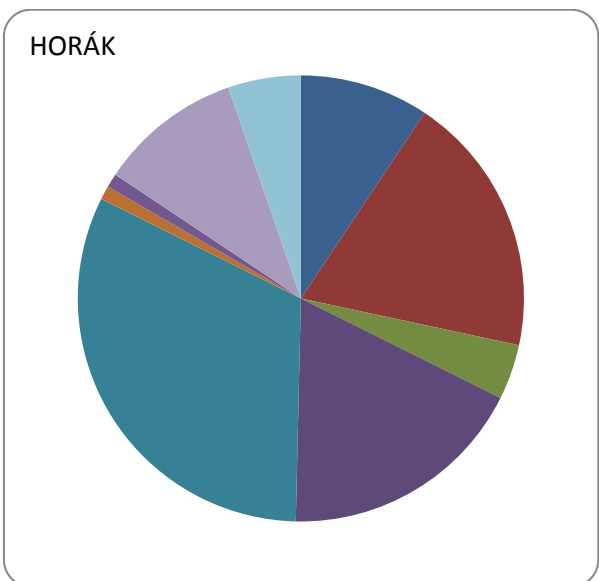
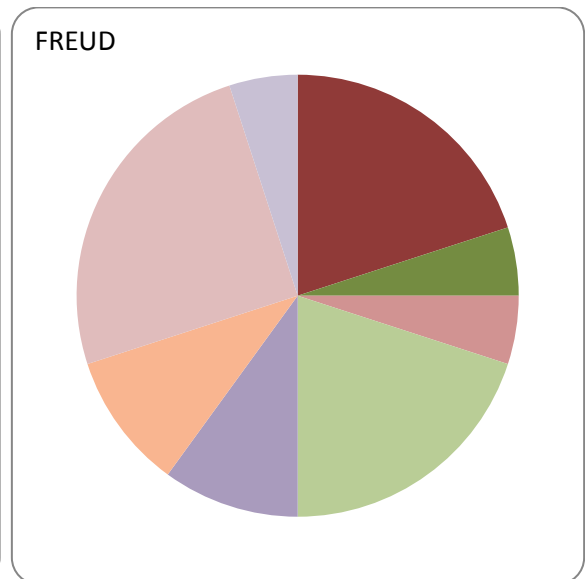
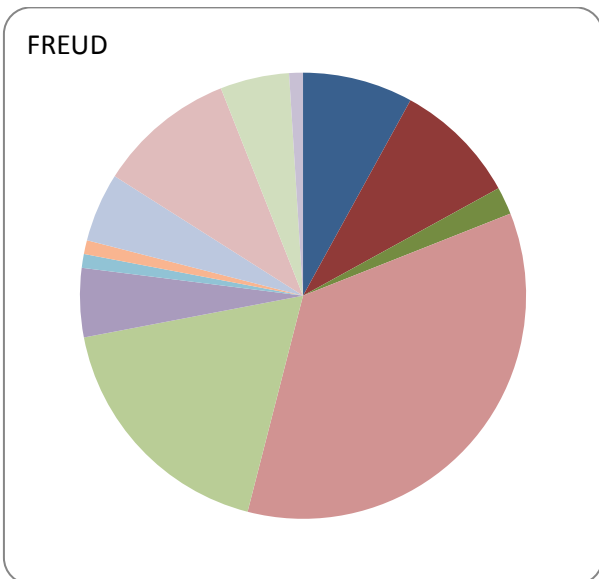
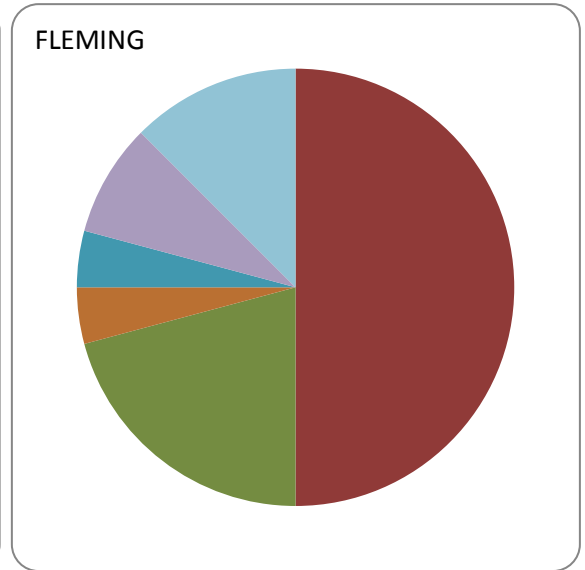
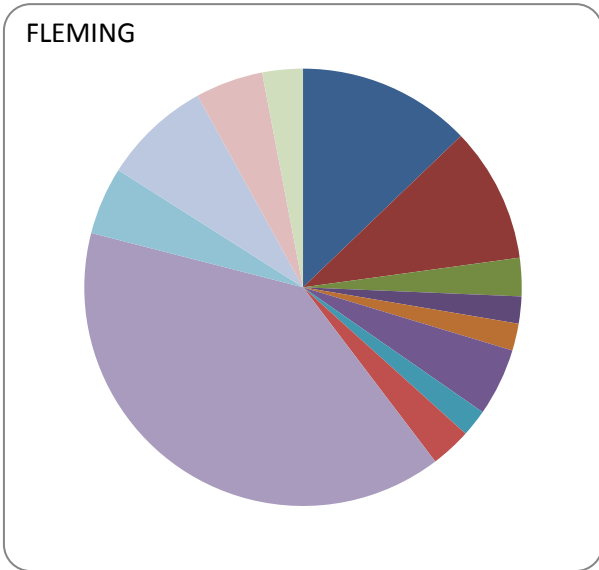
**Příloha 8.** Teritoria Nýrsko 2013. Červená – *C. familiaris*; modrá – *C. brachydactyla*.



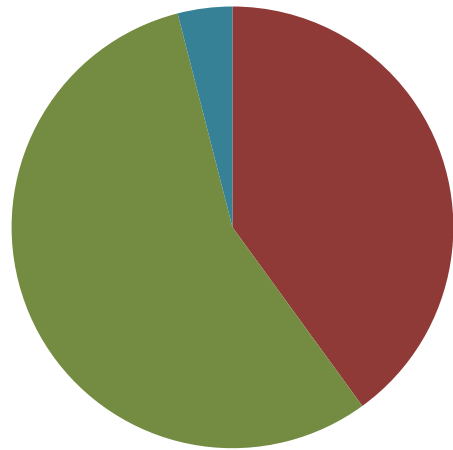
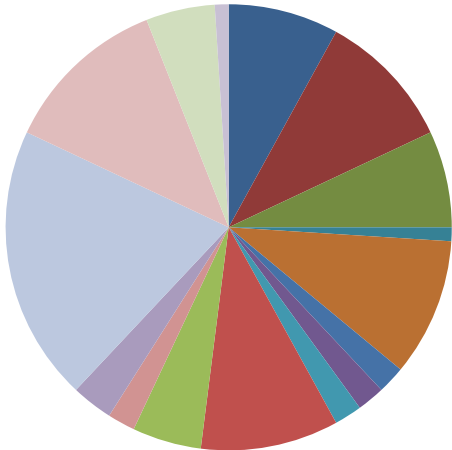
**Příloha 9.** Zastoupení kategorií stromů v jednotlivých teritoriích a jejich využití jednotlivými š. *dlohoprstými*. Vlevo celková nabídka kategorií stromů v teritoriích, vpravo využití kategorií stromů daným šoupálkem. a – průměr kmene do 30 cm; b – průměr kmene 30-50 cm; c – průměr kmene na 50 cm.

■ dub_a	■ dub_b	■ dub_c	■ borovice_a	■ borovice_b	■ bříza_a	■ bříza_b
■ buk_a	■ buk_b	■ javor_a	■ javor_b	■ jedle_a	■ jedle_b	■ lípa_a
■ lípa_b	■ lípa_c	■ modřín_a	■ modřín_b	■ modřín_c	■ olše_a	■ olše_b
■ smrk_a	■ smrk_b	■ smrk_c	■ topol_a	■ topol_b	■ vrba_a	■ vrba_b

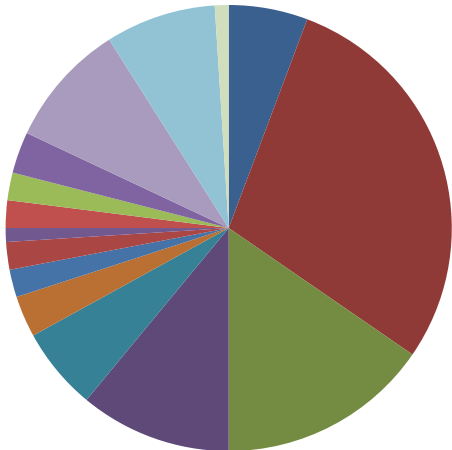




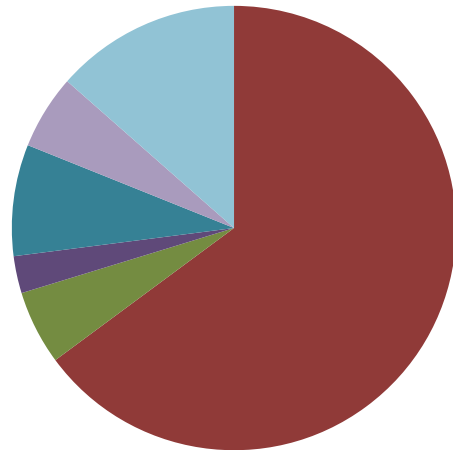
MENDEL



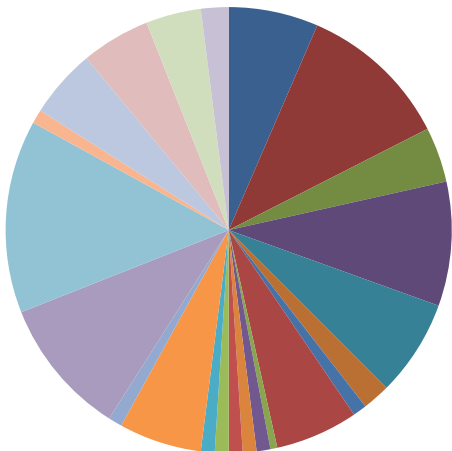
NOBEL



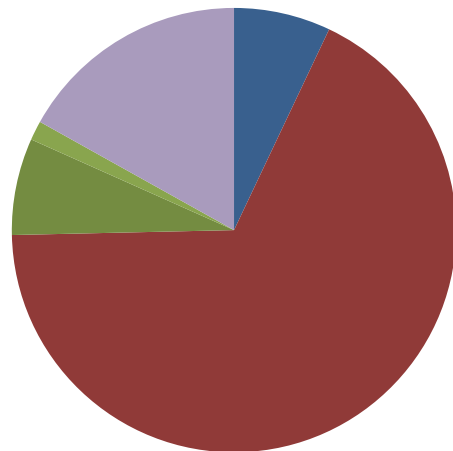
NOBEL



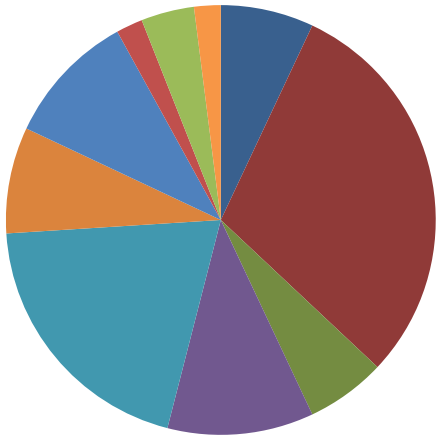
NOVÁK



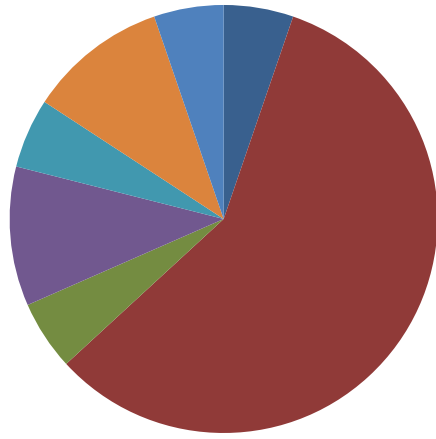
NOVÁK



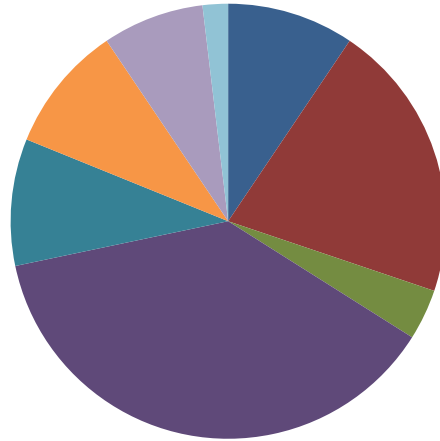
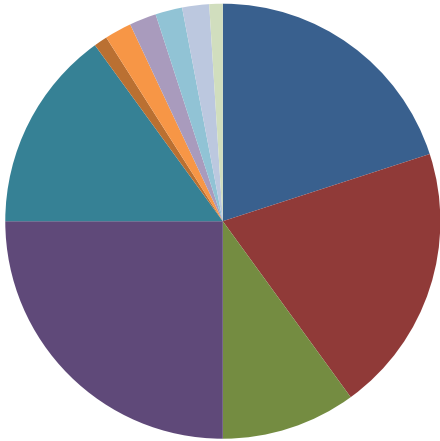
NÝRSKO



NÝRSKO

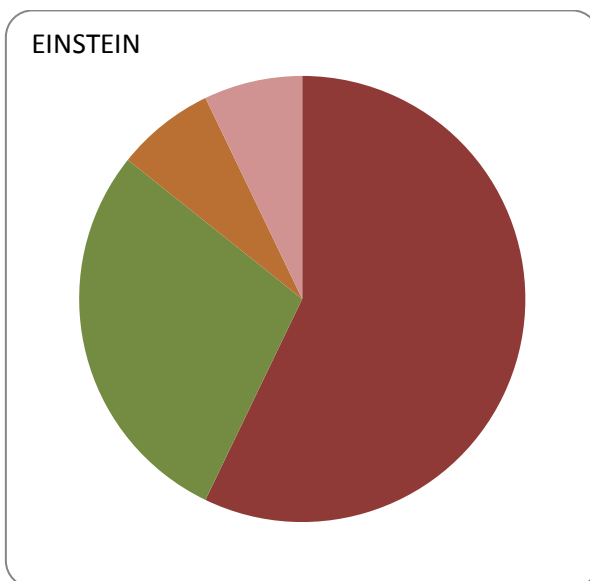
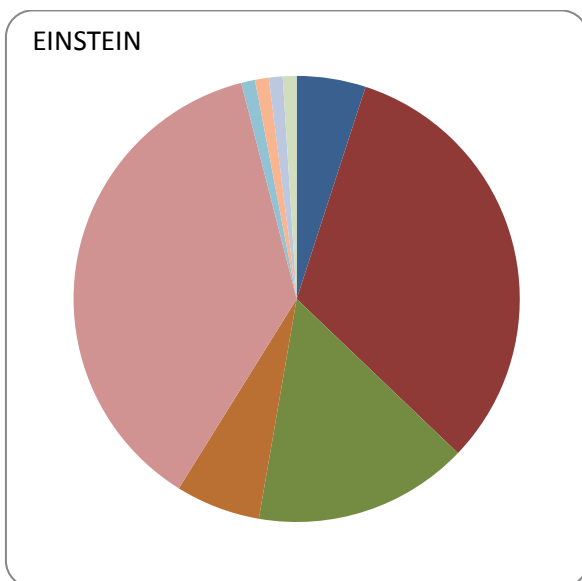
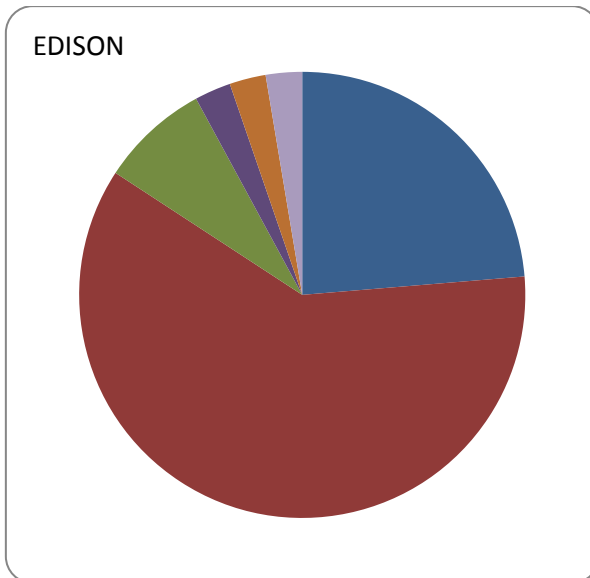
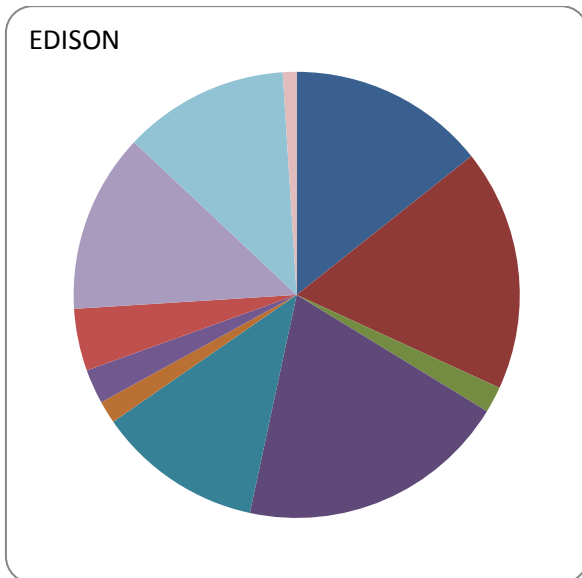


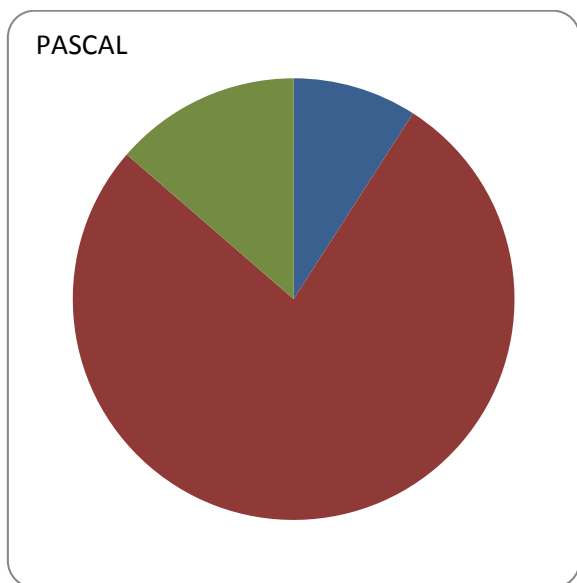
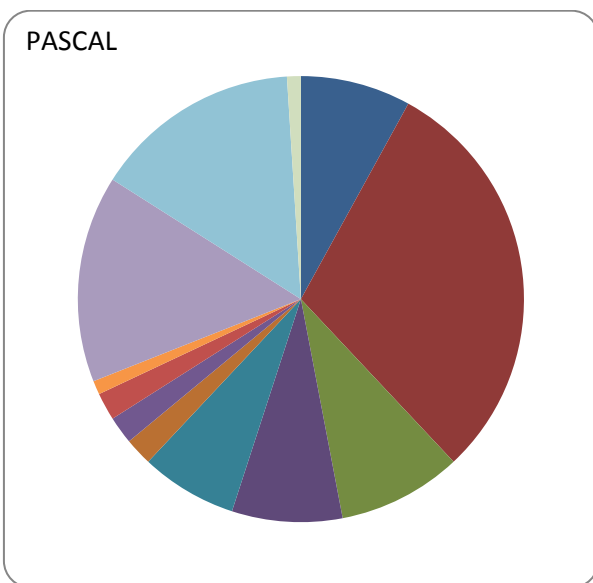
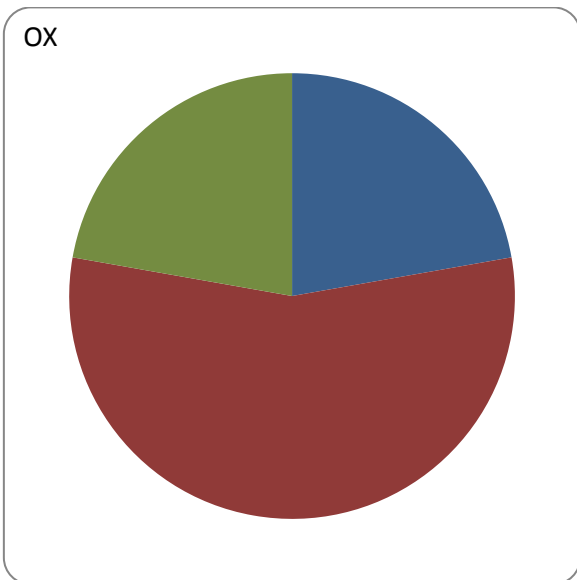
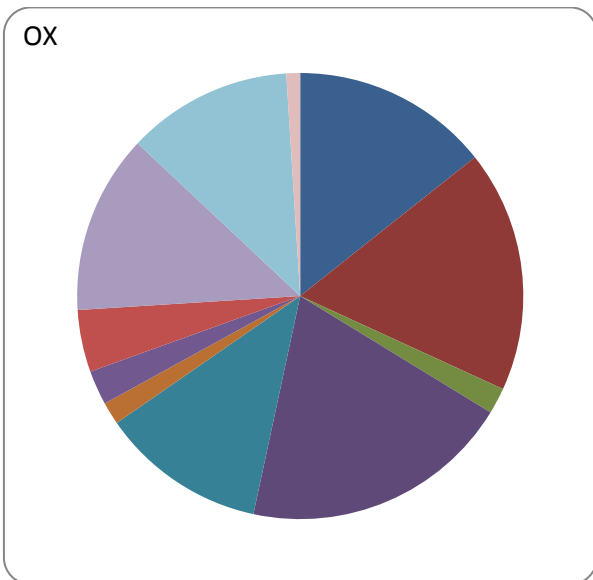
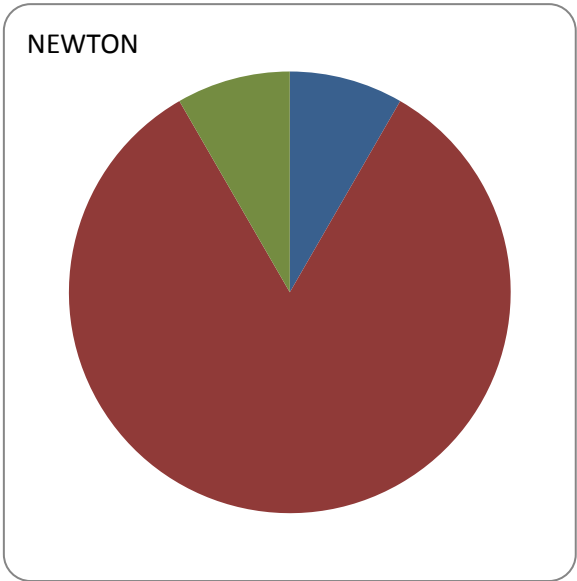
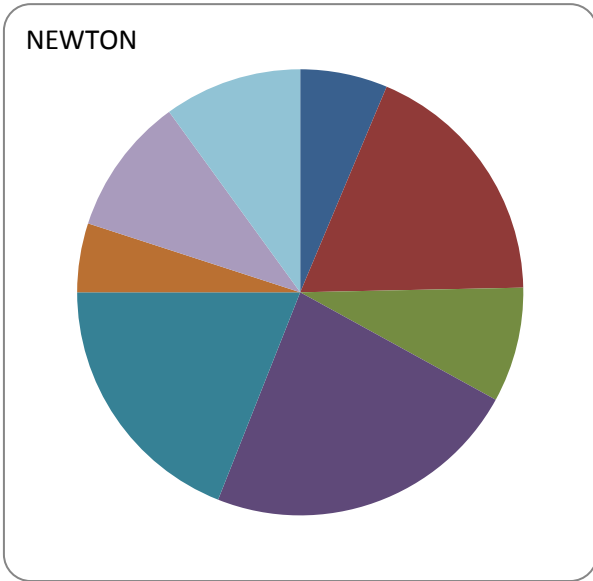
PX



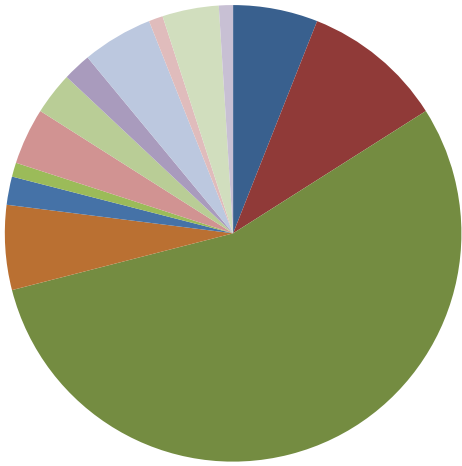


**Příloha 10.** Zastoupení kategorií stromů v jednotlivých teritoriích a jejich využití jednotlivými š. *krátkoprstými*. Vlevo celková nabídka kategorií stromů v teritoriích, vpravo využití kategorií stromů daným šoupálkem; a – průměr kmene do 30 cm; b – průměr kmene 30-50 cm; c – průměr kmene na 50 cm.

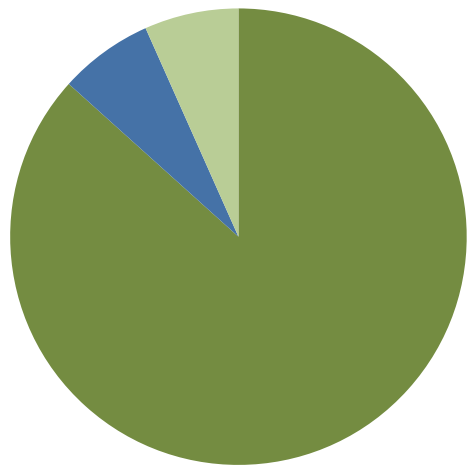




WATSON



WATSON



	Dub_a	Dub_b	Dub_c	Bor_a	Bor_b	Briza_a	Briza_b	Buk_a	Buk_b	Javor_a	Javor_b	Jedle_a	Jedle_b	Lípa_a	Lípa_b	Lípa_c	Modrin_a	Modrin_b	Modrin_c	Olse_a	Olse_b	Smrk_a	Smrk_b	Smrk_c	Topol_a	Topol_b	Vrba_a	Vrba_b		
Dub_a																														
Dub_b																														
Dub_c																														
Bor_a																														
Bor_b																														
Briza_a																														
Briza_b																														
Buk_a																														
Buk_b																														
Javor_a																														
Javor_b																														
Jedle_a																														
Jedle_b																														
Lípa_a																														
Lípa_b																														
Lípa_c																														
Modrin_a																														
Modrin_b																														
Modrin_c																														
Olse_a																														
Olse_b																														
Smrk_a																														
Smrk_b																														
Smrk_c																														
Topol_a																														
Topol_b																														
Vrba_a																														
Vrba_b																														

**Příloha 11.** Preference využívání jednotlivých kategorií stromů š. *dlouhoprstým* (kompozitní analýza); bor – borovice; a – průměr kmene do 30 cm; b – průměr kmene 30-50 cm; c – průměr kmene na 50 cm; sv. modrá – spíše nepreferovanější, tm. modrá – průkazně nepreferovanější, sv. červená – spíše preferovanější, tm. červená – průkazně preferovanější; vždy testováno, zda kategorie v řádcích jsou více preferované, než kat. ve sloupcích;

	Dub_a	Dub_b	Dub_c	Bor_a	Bor_b	Briza_a	Briza_b	Buk_a	Buk_b	Javor_a	Javor_b	Jedle_a	Jedle_b	Lípa_a	Lípa_b	Lípa_c	Modrin_a	Modrin_b	Modrin_c	Olse_a	Olse_b	Smrk_a	Smrk_b	Smrk_c	Topol_a	Topol_b	Vrba_a	Vrba_b	
Dub_a																													
Dub_b																													
Dub_c																													
Bor_a																													
Bor_b																													
Briza_a																													
Briza_b																													
Buk_a																													
Buk_b																													
Javor_a																													
Javor_b																													
Jedle_a																													
Jedle_b																													
Lípa_a																													
Lípa_b																													
Lípa_c																													
Modrin_a																													
Modrin_b																													
Modrin_c																													
Olse_a																													
Olse_b																													
Smrk_a																													
Smrk_b																													
Smrk_c																													
Topol_a																													
Topol_b																													
Vrba_a																													
Vrba_b																													

**Příloha 12.** Preference využívání jednotlivých kategorií stromů š. *krátkoprstým* (kompozitní analýza); bor – borovice; a – průměr kmene do 30 cm; b – průměr kmene 30-50 cm; c – průměr kmene na 50 cm; sv. modrá – spíše nepreferovanější, tm. modrá – průkazně nepreferovanější, sv. červená – spíše preferovanější, tm. červená – průkazně preferovanější; vždy testováno, zda kategorie v řádcích jsou více preferované, než kat. ve sloupcích;