

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Proč je společný výskyt podzemních hlodavců ojedinělý a
co ho ovlivňuje?**

Bakalářská práce

Šárka Zemanová

Školitel: doc. Mgr. Radim Šumbera, PhD.

Školitel – specialista, konzultant: Mgr. Ondřej Mikula, PhD.

České Budějovice 2019

Zemanová, Š., 2019: Proč je společný výskyt podzemních hlodavců ojedinělý a co ho ovlivňuje? [Why is sharing space in subterranean rodents rare and what influenced it? Bc. Thesis, in Czech.] –53 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Subterranean rodents have primarily allopatric and parapatric distribution. Because of strong competition for underground niche is syntopic occurrence very rare. According to various studies, the possibility of specializing in different habitat characteristics is indicated. In this thesis, I review available literature on factors influencing distribution of subterranean rodents. Using an analytical approach, I identified from the literature their syntopic occurrence.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených c 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 s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

České Budějovice, 17.4.2019

.....

Šárka Zemanová

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych poděkovala svému školiteli doc. Mgr. Radimu Šumberovi, PhD. za vedení celé mé práce, konzultace a velikou ochotu a trpělivost. Dále bych ráda poděkovala i všem členům LabMeetingů, především za věcné připomínky a úžasnou atmosféru. Jmenovitě bych ráda poděkovala Radce, Nele a Emě za skvělou práci se zvířaty v rypošáriu a za zasvěcení do života v něm.

Veliké díky patří i mé rodině za velikou podporu a v neposlední řadě i mým přátelům za pomoc a podporu.

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod | 1 |
| 1.1. Distribuce živočichů | 1 |
| 1.1.1. Alopatriká distribuce | 2 |
| 1.1.2. Peripatrie | 3 |
| 1.1.3. Parapatriká distribuce | 3 |
| 1.1.4. Sympatriká distribuce | 4 |
| 1.1.4.1. Syntopie a alotopie | 7 |
| 2. Kompetice a kompetitivní vyloučení | 12 |
| 2.1. Intraspecifická kompetice | 13 |
| 2.2. Interspecifická kompetice | 14 |
| 2.3. Kompetitivní vyloučení a umožnění koexistence konkurentů? | 15 |
| 3. Podzemní savci | 16 |
| 3.1. Podzemní prostředí | 16 |
| 3.2. Charakteristika podzemních savců | 16 |
| 3.3. Distribuce a rozšíření podzemních savců | 17 |
| 3.4. Společný výskyt podzemních insektivorních savců | 18 |
| 3.5. Společný výskyt podzemních hlodavců | 19 |
| 3.5.1. Afrika | 20 |
| 3.5.2. Severní Amerika | 21 |
| 3.5.3. Jižní Amerika | 25 |
| 3.5.4. Izrael | 28 |
| 4. Metody výzkumu | 33 |
| 4.1. Analýza habitatových nároků | 33 |
| 4.2. Studium agresivních interakcí | 35 |
| 4.3. Přesun do uvolněného habitatu (habitat shift) | 36 |
| 4.4. Morfologické rozdíly a posun znaku | 37 |
| 5. Závěr | 39 |
| 6. Reference | 40 |

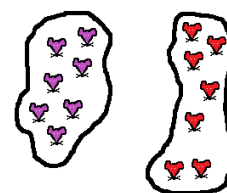
1. Úvod

Se syntopickým výskytem se u živočichů nesetkáváme příliš často, jelikož druhy s podobnými ekologickými nároky mají tendenci si konkurovat o určité zdroje (potrava, prostor atd.) (Shigesada et al. 1979). Druhy se syntopickým výskytem však tvoří výjimku z principu kompetitivního vyloučení, buď díky využívání odlišných zdrojů potravy nebo alternativnímu způsobu jejího získávání (Schoener, 1974). U podzemních hlodavců se nejčastěji setkáváme s alopatrikou nebo parapatrikou distribucí a syntopicky se vyskytují pouze v ojedinělých případech (Nevo, 1979). Hlavní příčinou ojedinělosti syntopického výskytu podzemních hlodavců by měla být silná konkurence o podzemní niku a kompetitivní vyloučení (Nevo, 1979). Některé práce však naznačují, že společný výskyt podzemních hlodavců je umožněn specializací na odlišné habitatové charakteristiky (Lövy et al. 2012; 2015; Kubiak et al. 2015; 2017 a; 2017 b; Šumbera et al. 2018). Cílem mé bakalářské práce je vypracovat literární rešerši zaměřenou na faktory, které ovlivňují distribuci podzemních hlodavců. Na základě těchto informací poté určit, zda zmíněné případy druhů opravdu vykazují syntopický výskyt či nikoliv.

1.1. Distribuce živočichů

Geografická distribuce živočišných druhů v jejich přirozeném prostředí je dána různými biotickými a abiotickými faktory. Tato distribuce se může měnit v závislosti na ročním období či odpovídat dostupnosti určitých zdrojů. Mezi abiotické faktory řadíme převážně klima (teplota, vlhkost, sluneční záření, salinita) a vlastnosti půdy (tvrdost a hrubost, pH či vzdušnost). Biotickými faktory rozumíme kladné nebo záporné vztahy druhů (predace, mutualismus atd.), ale i vnitrodruhové a mezidruhové interakce (Shigesada et al. 1979) mezi které patří především kompetice (Brown, 1971; Heller, 1971). Distribuci dvou druhů můžeme rozlišovat na základě vzájemného geografického rozšíření dvou a více druhů (Key, 1981) nebo na základě ekologických preferencí jednotlivých druhů (Rivas, 1964). Podle Key (1981) můžeme geografickou distribuci živočichů rozdělit na čtyři základní kategorie: alopatrie, peripatrie, parapatrie a sympatrie.

Alopatrie: případ, kdy populace dvou a více příbuzných druhů obývají různé geografické oblasti oddělené regionem, který nepřekročí ani jeden z nich a tím nedochází k interakci a hybridizaci (Obr.1).



Obr. 1.: Alopatrie.

Peripatrie: typ distribuce, kde druhy využívají těsně přilehlá území, která se nepřekrývají a jsou oddělené oblastí, kde se tyto druhy nevyskytují (Obr. 2).



Obr. 2.: Peripatrie.

Parapatrye: distribuce, kdy druhy obývají souvislé, ale zároveň oddělené území se společnou hranicí, zároveň je na kontaktní zóně omezena schopnost populací se šířit (Obr. 3).



Obr. 3.: Parapatrye.

Sympatrye: distribuční vztah, kdy populace dvou a více příbuzných druhů obývají buď stejnou nebo široce se překrývající geografickou oblast, bez ohledu na to, zda obývají stejný mikrohabitat (Obr. 4).



Obr. 4.: Sympatrye.

1.1.1. Alopatriká distribuce

Alopatriká distribuce je obecně uznávaná jako nejběžnější distribuce, kdy druhy dělí geografické nebo ekologické bariéry. Tyto bariéry představují oblasti s nevhodnými ekologickými podmínkami pro daný druh a snižují jeho možnost šíření (Diamond, 1977).

Alopatrii můžeme rozdělit na tvrdou („hard“) a měkkou („soft“) (Pyron & Burbrink, 2010). Měkká alopatrie odděluje populace pomocí rozdílných ekologických podmínek obou areálů, a ne pomocí fyzické bariéry. Populace jsou tedy oddělené bariérou s ekologicky odlišnými podmínkami (Haffer, 1969). Příkladem může být křeččík kaktusový (*Peromyscus eremicus*) a jeho blízké příbuzné druhy *P. fraterculus* a *P. eva*, kteří obývají východní a západní oblast Kalifornské pouště (Riddle et al. 2000). Druhy se oddělily působením ledovců

v dobách ledových, které zasahovali až ke Kalifornskému zálivu a rozdělili poušť na západní a východní (Riddle et al. 2000).

Tvrdá alopatrie se naopak týká fyzické bariéry, která omezuje rozšíření druhů topografickým (reliéf krajiny) a fyziogeografickým rysem, mezi které patří například řeky, hluboká údolí, pouště či pohoří (Pyron & Burbrink, 2010). To je i příklad sysla kolumbijského (*Spermophilus columbianus*), který obývá severní a západní břeh řek Missouri a Jefferson, zatímco sysel Richardsonův (*Spermophilus richardsonii*) obývá jižní a východní břehy těchto řek (Hoffmann et al. 1969).

1.1.2. Peripatrie

V peripatrii obývají obvykle blízké příbuzné druhy, oddělené oblasti s podobnými ekologickými podmínkami. Tyto oblasti jsou odděleny oblastí, ve které se ani jeden z těchto druhů nevyskytuje, např. ostrov ve srovnání s pevninou oddělené mořem (Key, 1981; Lawson et al. 2015). V případě rosníček (*Hyperolius burgesi* a *Hyperolius davenporti*) druhy obývají pastviny oddělené lesem (Lawson et al. 2015).

1.1.3. Parapatrická distribuce

Nejčastějším faktorem, který omezuje distribuci druhů a udržuje parapatrickou distribuci je mezidruhová kompetice, ale jako alternativa mohou posloužit abiotická omezení, kam řadíme například klimatické faktory (převážně teplota a srážky) a vegetace, které omezují rozšíření druhů. (Cicero, 2004). Lokální adaptace jsou spojené s místními podmínkami prostředí a omezují šíření druhu do jiného prostředí (Cicero, 2004; Arif et al. 2007). Rozdílné faktory vymezující parapatrii spolu s příklady druhů jsou k nahlédnutí v tabulce I.

Dříve mohla být parapatrie celkem běžným typem distribuce, jelikož biotopy byly souvislejší a méně fragmentované, díky čemuž mohly být příbuzné druhy v kontaktu (Bull, 1991). Avšak díky fragmentaci biotopů došlo, buď ke snížení počtu druhů s parapatrickou distribucí, nebo je těžší parapatrii rozpoznat (Bull, 1991). Parapatrie je nejčastěji zaznamenána mezi ptáky, převážně z důvodu jejich dobré pozorovatelnosti (Dixon, 1989).

Z několika příkladů uvedených v tabulce (Tab. I.) je vidět, že vliv na vymezení parapatrické distribuce mají oba faktory, ať už zvlášť či kompetice a klimatické faktory dohromady.

Tab. I: Faktory vymezující parapatickou distribuci druhů.

| Druhy | Faktor | Reference |
|--|--|------------------------|
| mločik popelavý (<i>Plethodon cinereus</i>) mločik mokřadní (<i>P. hubrichti</i>) | m. mokřadní omezen klim. faktory (vlhkost) m. popelavý omezen agresivním chováním m. mokřadního | Arif et al. 2007 |
| paropuška říční (<i>Ranidella riparia</i>) paropuška proměnlivá (<i>R. signifera</i>) | p. říční preferuje rychle tekoucí kamenité části toků a p. proměnlivá pomalu tekoucí části prorostlé vegetací | Odendaal & Bull, 1982 |
| puštík bělavý (<i>Strix uralensis</i>) puštík obecný (<i>Strix aluco</i>) | p. bělavý spíše jehličnaté lesy, p. obecný listnaté, střetávají se ve smíšených lesích, kde si konkurují o hnízdní dutiny | Lundberg, 1980 |
| hoko proměnlivý (<i>Crax rubra</i>) hoko modrozobý (<i>Crax alberti</i>) | h. modrozobý vlhčí tropické lesy ve vyšších nadmořských výškách, h. proměnlivý se nachází v nižších nadmořských výškách | Aliabadian et al. 2009 |
| rejsek obecný (<i>Sorex araneus</i>) rejsek západoevropský (<i>S. coronatus</i>) | r. obecný je kompetitivně silnější a zároveň volí vlhčí stanoviště | Neet & Hausser, 1990 |

1.1.4. Sympatrická distribuce

Sympatrií se rozumí situace, kdy druhy obývají stejné či překrývající se geografické oblasti bez ohledu na to, zda využívají stejný mikrohabitat (Key, 1981). Vymezení sympatrické distribuce však není jednoduché. Jelikož z definice sympatrické distribuce (Cain, 1953) není jasné, zda se druhy s podobnými ekologickými nároky vyskytují společně na geografické úrovni (překrývají se areály výskytu), či se vyskytují společně z ekologického hlediska (využívají stejnou ekologickou niku) (Rivas, 1964). Dva druhy s podobnými nároky se mohou vyskytovat ve stejné geografické oblasti, ale nevyužívají stejný mikrohabitat. Z tohoto důvodu definoval Rivas (1964) dva nové pojmy, a to syntopie a alotopie.

Syntopie: tento pojem je použit pro dva a více blízkce příbuzných druhů, které obývají stejný mikrohabitat. Druhy se vyskytují na stejné lokalitě, je možné je pozorovat v těsné blízkosti a mohou se spolu křížit.

Alotopie: pojem alotopie lze použít pro dva a více příbuzných druhů, které se nevyskytují ve stejném mikrohabitat. Tyto druhy se pravděpodobně nevyskytují v těsné blízkosti, nemohou

se křížit a nevyskytují se spolu na stejném místě, přestože mohou mít stejnou geografickou distribuci (mohou být geograficky sympatrické).

Nejvíce diskutovaná je problematika u fytofágního hmyzu a parazitů specializovaných na určitého hostitele (Fitzpatrick, 2008). Tyto druhy se mohou společně vyskytovat ve stejných geografických oblastech, ale nikdy se nesetkají na stejné lokalitě (hostiteli) ve stejném čase (Fitzpatrick, 2008).

Společný výskyt druhů s podobnými ekologickými nároky může vzniknout i za pomoci sekundárního kontaktu, jinak také nazývaná sekundární sympatrie (Liaolo et al. 2016). Geografické oblasti obývané sesterskými druhy s podobnou ekologií se mohou postupně rozšiřovat, až dojde ke kontaktu mezi oběma druhy, pokud při tomto kontaktu nedojde ke kompetitivnímu vyloučení jednoho z druhů, může mezi nimi dojít ke společnému výskytu (Weir & Price, 2011). Tento sekundární kontakt může poté vést k urychlení procesů vedoucích ke vzniku rozdílných ekologických požadavků a následnému možnému oddělení druhů (Liaolo et al. 2016).

Druhy mohou být zcela sympatrické, kdy oblast výskytu jednoho druhu je celá zahrnuta v oblasti výskytu druhého z druhů, či částečně sympatrické (Fitzpatrick, 2008). Při částečné sympatrii se oblasti výskytu překrývají, existují však i oblasti, kde se vyskytuje pouze jeden z druhů (Fitzpatrick, 2008).

Zda jsou druhy sympatrické či nikoli záleží převážně na úhlu pohledu pozorovatele (Fitzpatrick, 2008). Tvrzení je nejlépe pochopitelné po uvedení hypotetického příkladu. Jeden pozorovatel může tvrdit, že druhy mají sympatrickou distribuci, jelikož se vyskytují ve stejné geografické oblasti, zatímco druhý pozorovatel může tvrdit, že druhy sympatrické nejsou. Oba pozorovatelé mohou mít pravdu. Zatímco prvnímu pozorovateli stačí, že se nacházejí ve stejné oblasti, druhý se zaměří na to, zda druhy obývají stejný habitat. V rámci malého prostorového měřítka dochází mezi druhy k mikrohabitatové preferenci na základě ekologické odlišnosti (např. odlišný typ půdy), čím však budeme prostorové měřítko zvětšovat, tím více vzroste počet populací, které budou sdílet prostředí s podobnými podmínkami, jako je klima (Liaolo, 2017). Jako příklad může posloužit distribuce dvou sesterských druhů palmy (*Howea forsteriana* a *H. belmoreana*) na ostrově Lord Howe (Savolainen et al. 2006). Savolainen et al. (2006) je označují jako sympatrické a jejich rozdělení za sympatrickou speciaci, neboť měli stejného předka a vyvinuly se bez geografické izolace. Nicméně podle Gavrilsetse a Vose

(2007) se však o sympatrii a sympatrickou speciaci nejedná, neboť oba druhy se vyskytují v odlišných púdách a byl zde zjištěn časový posun v kvetení druhů (Gavrilets & Vose, 2007).

Kosatky (*Orcinus orca*) patří mezi geograficky nejrozšířenější mořské savce, kteří zabírají řadu ekologických nik. Existují tři rozdílné ekotypy (rezidentní, mořský a přechodný), které se liší v řadě behaviorálních a morfologických adaptací (Foote et al. 2011). Rezidentní ekotyp obývá malá teritoria s velkým množstvím ryb (převážně losos a makrela), žijí v rodinných skupinách, kdy mláďata zůstávají po celý život s matkou. (Ford, 2009). Mořské kosatky se zdržují v hlubokých mořích, jsou nejmenší ze všech tří ekotypů a vytváří obrovské skupiny čítající až 50 jedinců. Bývají často viděny při lovu žraloků a mláďat velryb, které tvoří hlavní složku jejich potravy (Ford, 2009). Třetí přechodný ekotyp se živí převážně savci (tuleni) a vytváří malé rodinné skupinky (Ford, 2009). Kosatky obývají v částečné sympatrii severní Atlantický, severní Pacifický a Antarktický oceán. Podle nedávných genetických analýz byla sympatrie dána sekundárním kontaktem způsobeným migrací mezi severním Atlantikem a Pacifikem, pravděpodobně kvůli nedostatku zdrojů potravy (Foote et al. 2011). V Atlantiku dochází k tvorbě skupin, které obsahují všechny tři ekotypy, což dokazuje vzájemné křížení ekotypů a neúplnou reprodukční izolaci (Foote et al. 2011). Další příklady sympatrické distribuce je možné vidět v tabulce (Tab. II.)

Tab. II: Druhy se sympatrickým výskytem spolu s faktory zamezujícími kompetici.

| Druhy | Faktor | Reference |
|--|---|-----------------------------|
| vlhovec východní (<i>Sturnella magna</i>) vlhovec západní (<i>Sturnella neglecta</i>) | Habitatová preference, <i>S. magna</i> preferuje vlhčí stanoviště | Lanyon, 1956 |
| netopýr hvízdavý (<i>Pipistrellus pipistrellus</i>) netopýr nejmenší (<i>Pipistrellus pygmaeus</i>) | netopýr hvízdavý je potravní specialista a nachází se v blízkosti vody, netopýr nejmenší je potr. Generalista, nacházející v okolí skal | Mayer & Helversen, 2001 |
| křeček bělonohý (<i>Peromyscus zeucopus</i>) hraboš pensylvánský (<i>Microtus pennsylvanicus</i>) | křeček se živí hmyzem, zatímco hraboš rostlinnou stravou | M'Closkey & Fieldwick, 1975 |
| kuna lesní (<i>Martes martes</i>) kuna skalní (<i>Martes foina</i>) | kuna lesní zalesněné oblasti, kuna skalní zarostlé skalní oblasti | Rosellini et al. 2008 |
| křeček příbytkový (<i>Neotoma fuscipes</i>) křeček pouštní (<i>Neotoma lepida</i>) | křeček pouštní při společném výskytu preferuje jako potravu jalovec kalifornský, křeček příbytkový žaludy | Cameron, 1971 |
| scink (<i>Niveoscincus microlepidotus</i>) scink (<i>Niveoscincus greeni</i>) | <i>Niveoscincus microlepidotus</i> obývá vřesoviště a <i>N. greeni</i> spíše sutiny | Melville, 2002 |

1.1.4.1. Syntopie a alotopie

Syntopie je zvláštním případem sympatrie, ve kterém dva druhy s podobnými ekologickými nároky neobývají pouze stejnou geografickou oblast, ale jsou schopni koexistovat ve stejném mikrohabitatu ve stejný čas (Gannon, 1998).

Syntopické druhy tvoří výjimku z principu kompetitivního vyloučení. Pokud se spolu vyskytnou dva druhy s podobnými ekologickými nároky, které jsou limitovány využíváním

stejných zdrojů, tak by kompetice měla za normálních okolností vést k vyloučení jednoho z druhů z oblasti společného výskytu, nejsou-li schopni využívat zdroje odlišným způsobem (Schoener, 1974). Různé získávání zdrojů bylo popsáno u dvou syntopicky se vyskytujících druhů z podčeledi nítěnkovitých (*Rhyacodrilinae*), *R. arenivorus* a *R. moulis*. Oba druhy se syntopicky vyskytují v substrátu na dně řeky Labouiche ve Francii. Analýza žaludků, která měla za cíl objasnit, zda existuje rozdíl v typu potravy však žádné odlišnosti nenalezla (Achurra & Rodrigez, 2016). Při bližším pohledu byly objeveny odlišné strategie, které druhy při získávání potravy využívali, *R. moulis* volí menší části potravy, zatímco *R. arenivorus* volí větší části (Achurra & Rodrigez, 2016). U některých druhů neotropických cichlid se syntopickou distribucí, má odlišné zpracování potravy za následek posun znaku v morfologii lebky (Kullander, 1986).

U druhů s prostorově se překrývajícím výskytem může docházet k posunu znaku, kdy se v oblastech společného výskytu budou druhy lišit více než v oblastech, kde se spolu nevyskytují (Brown & Wilson, 1956). Symonds s Elgarem (2004) předpokládali, že posun znaku se nemusí týkat pouze morfologie, ale také pachových signálů, které pomáhají rozlišit jednotlivé druhy, mezi které patří i svolávací feromony. Z tohoto důvodu studovali kůrovce a kde porovnávali pachové signály druhů v syntopii a alotopii (např.: syntopie-*Dendroctonus brevicomis* a *Dendroctonus adjunctus*, alotopie-*Dendroctonus adjunctus* a *Dendroctonus jeffreyi*) (Symonds & Elgar, 2004). Výsledky vykazovali opačný trend, než který Symonds s Elgarem předpokládali a feromony druhů se vzájemně více podobali v oblastech syntopie, než v alotopických oblastech výskytu (Symonds & Elgar, 2004).

V některých případech se druhy mohou zdát syntopické, protože se vyskytují ve stejném potůčku, při detailnějším pohledu však zjistíme, že i zde mohou druhy využívat odlišný mikrohabitat (alotopie) (Almeida-Gomez et al. 2007). Takto tomu bylo v případě dvou druhů žab z čeledi brazilenek (Hylodidae), *Hylodes phyllodes* a *Crossodactylus gaudichaudii*, u kterých se předpokládalo, že žijí syntopicky v některých potůčcích v Brazílii. Almeida-Gomez a jeho tým zkoumali u těchto druhů typ potravy a využívaný mikrohabitat (Almeida-Gomez et al. 2007). Zjistili, že oba druhy využívají podobný zdroj potravy (nejčastěji mravenci, hmyzí larvy a brouci), který získávají podobným způsobem, ale liší se v preferovaném habitatu. *Hylodes phyllodes* nalezneme v oblastech spíše nad hladinou vody v kamenech, kam se schovává i před nebezpečím, zatímco *C. gaudichaudii* nalezneme po většinu času ve vodě nebo poblíž vodní hladiny (Almeida-Gomez et al. 2007).

Syntopická distribuce byla zkoumána také u tří druhů rosníčků (*Acris*) v Jižní Karolině, USA. Studie zjistila, že *A. gryllus* se vyskytuje se svým sesterským druhem *A. crepitans* v syntopii. Syntopický výskyt s druhem *A. crepitans* byl nalezen ve Virginii, kde druh *A. gryllus* pomalu ubývá a zůstává pouze v oblastech syntopického výskytu. Oba druhy mají velmi podobnou ekologii, morfologii i chování, proto je velmi těžké oba druhy od sebe odlišit a zjistit příčinu poklesu početnosti pouze jednoho z druhů (Micancin et al, 2012).

Posouzení distribuce a biotických interakcí pro druhy s velkým areálem výskytu, jako např. v moři může být složité. Pokusil se o to Hart a jeho tým, když zkoumali distribuci a vztahy dvou druhů mořských želv, karety menší (*Lepidochelys kempii*) a karety obecné (*Caretta caretta*) v Mexickém zálivu (Hart et al. 2018). Studie se zabývala prostorovou ekologií obou druhů za pomoci telemetrie a potravní ekologie. Druhy se spolu vyskytovaly jen na malých územích na pobřeží (kde hnízdily), pokud se pohybovaly v moři, využívaly jiné oblasti. Kareta menší se nacházela spíše v severní oblasti Mexického zálivu, kareta obecná se zdržovala ve východních oblastech zálivu. Přestože v oblastech hnízdění vykazují oba druhy společnou, místy i syntopickou distribuci a mohli by si zde konkurovat o potravu, bylo zjištěno, že oba druhy využívají k získávání potravy odlišná stanoviště lišící se více faktorech jako je teplota vody či vzdálenost od pobřeží (Hart et al. 2018). Další příklady druhů se syntopickou distribucí lze nalézt v tabulce (Tab. III.).

Syntopickou distribucí, která ani na úrovni dvou druhů není častá, lze vzácně nalézt i u více než dvou druhů, např.: tři druhy žab v Ontariu (*Rana catesbeiana*, *Rana clamitans* a *Rana septentrionalis*) nebo pět druhů gekonů z rodu *Felsuma* (*Phelsuma spp.*) (Shirose & Brooks, 1995; Augros et al. 2017).

Tab. III: Druhy s podobnými ekologickými nároky vyskytující se na stejném místě.

| Druhy | Oblast | Faktor umožňující syntopii | Reference |
|--|--|---|--|
| hraboš prériový (<i>Microtus ochrogaster</i>) lumík krátkoocasý (<i>Synaptomys cooperi</i>) | severovýchodní Kansas, USA | stejně místo, aktivita i potrava, náznak možného mikrohabitatového rozdělení | Danielson & Swihart, 1987 |
| rejsek (<i>Sorex fumeus</i>) rejsek šedý (<i>Sorex cinereus</i>) | Appalačské pohoří, USA | <i>Sorex fumeus</i> loví větší kořist | Brannon, 2000 |
| leguán (<i>Tropidurus hispidus</i>) leguán (<i>Tropidurus montanus</i>) | Diamantina, Minas Gerais, Brazílie | <i>Tropidurus hispidus</i> má ve své potravě více rostlinného materiálu, <i>T. montanus</i> převážně mravenci | Sluys et al. 2004 |
| felsuma (<i>Phelsuma spp.</i>) (pět druhů) | Mayotte, ostrov v Indickém oceánu | druhy nalezené ve stejné oblasti, předpokládaná syntopie, druhy stejná aktivita a potrava | Augros et al. 2017 |
| pes hřivnatý (<i>Chrysocyon brachyurus</i>) maikong (<i>Cerdocyon thous</i>) | Brazílie | rozdílná potravní nika, <i>Ch. brachyurus</i> malé obratlovce, <i>C. thous</i> spíše hmyz | Bueno & Motta, 2004 |
| čipmank západní (<i>Tamias amoenus</i>) čipmank tmavý (<i>Tamias townsendii</i>) | Kaskádové pohoří, USA | <i>Eutamias amoenus</i> má v přítomnosti <i>E. townsendii</i> menší teritorium | Trombulak, 1985 |
| netopýr (<i>Myotis auriculus</i>) netopýr (<i>Myotis evotis</i>) | Severní Amerika | <i>Myotis evotis</i> má mohutnější čelist a zuby k lovu tvrdší kořisti (brouci), <i>Myotis auriculus</i> slabší skus a loví můry | Gannon, 1998 Gannon & Rácz, 2006 |

Jak již bylo zmíněno, při alotopii druhy s podobnými ekologickými nároky obývají stejnou geografickou oblast, ale využívají odlišný mikrohabitat (Rivas, 1964). Rozdíl v obývané lokalitě může být také na základě obývání odlišného ekologického nebo výškového gradientu (Říčan, 2016).

Zajímavým příkladem živočichů s alotopickou distribucí jsou neotropické cichlidy, u kterých je podle Říčana (2016) alotopie častější než případná syntopie (Říčan, 2016). U dvou druhů cichlid rodu *Bujurquina* (*Bujurquina robusta* a *B. labiosa*) byla uváděná syntopická distribuce (Kullander, 1986), avšak při bližším pohledu bylo zjištěno, že koexistence obou druhů nebyla způsobena pouze odlišnou morfologickou stavbou úst, která vede k využívání odlišných potravních nik (Kullander, 1986), ale využíváním odlišných habitatů s odlišnou nadmořskou výškou přítoků (Říčan, 2016). Častější výskyt alotopie oproti syntopii, byl zjištěn i u dalších druhů neotropických cichlid (např: *Tahuantinsuyoa chipi* s *Bujurquina megalospilus*) (Říčan, 2016).

Dalším příkladem společného výskytu může být distribuce několika druhů z třídy korýšů (*Crustacea*), které se nacházejí v trvalých jezírcích v Maroku (Thiéry, 1991). Tyto jezírka jsou lokalizována na malé geografické oblasti a vyskytuje se zde společně 11 druhů. Druhy mají normálně alopatickou distribuci, avšak díky vhodným ekologickým a klimatickým podmínkám mohou koexistovat v jezírcích na pláni Chaouia (Thiéry, 1991). V místě dochází jak k alotopickému výskytu (druhy obývají sousedící jezírka), tak k syntopickému, kdy se druhy vyskytují ve stejném jezírku (Thiéry, 1991). Bylo však zjištěno, že pokud se tyto druhy vyskytují ve stejném jezírku, dochází u nich k prostorovému oddělení (jsou odděleny jak vertikálně, tak horizontálně), jedná se opět o alotopický výskyt, jen v malém měřítku (Thiéry, 1991).

Kompetice druhů s překrývajícími se výskytem může vést k rozdělení nik, a tedy snížení kompetitivního tlaku. Řada druhů s podobnými nároky vykazuje v oblastech společného výskytu mozaikovou distribuci se střídajícími se oblastmi syntopie, kde se vyskytují oba druhy, s alotopickými oblastmi, kde se vyskytuje pouze jeden z druhů (Losin et al. 2016). Slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) spolu se slavíkem tmavým (*Luscinia luscinia*) vykazuje v oblastech společného výskytu, které vznikly díky sekundárnímu kontaktu druhů, mozaikovou distribuci s alotopickými a syntopickými místy (Reif et al. 2018). Je pravděpodobné, že v oblastech společného výskytu dochází ke kompetici, kdy slavík tmavý by mohl vykazovat dominantní chování nad slavíkem obecným (Reifová et al. 2011). Dominantní chování slavíka tmavého způsobilo slavíka obecného na sušší a teplejší místa (Reif et al. 2018).

Alotopická distribuce byla popsána i u pavouků z rodu slíd'ákovitých (*Pardosa*). Dva druhy (*P. tuoba*, *P. ramulosa*) vykazují souvislou oblast s alotopickým výskytem v okolí San Francisca (Greenstone, 1980). Koexistence těchto druhů je umožněna využíváním odlišných

mikrohabitatů. *Pardosa tuoba* obývá pobřežní prerie a křoviny, zatímco *Pardosa ramulosa* se vyskytuje převážně v přilehlých slaných močálech, které jsou obklopeny habitatem *P. tuoba* (Greenstone, 1980).

Jedním z faktorů ovlivňujících existenci alotopie může být také (ne)přítomnost predátorů, jak se ukázalo i u dvou axolotlů (*Ambystoma talpoideum* a *A. maculatum*) (Semlitsch, 1988). Přítomnost predátora ovlivňuje místa zvolená ke kladení vajíček u *A. talpoideum* (Semlitsch, 1988). Mloci kladou vajíčka do jezírek, ale v některých jezírkách se vyskytují také ryby, které se těmito vajíčky a následně larvami živí. *Ambystoma talpoideum* vytváří vajíčka a larvy bez mechanické obrany, a proto jsou snadnou potravou pro ryby. Proto si tento axolotl vybírá ke kladení vajec jezírka bez přítomnosti rybích predátorů. Naproti tomu *Ambystoma maculatum* klade vajíčka se silnou želatinovou vrstvou, která tvoří jistou ochrannou bariéru proti predátorům a může tedy klást vajíčka i do jezírek s predátory (Semlitsch, 1988).

2. Kompetice a kompetitivní vyloučení

Všeobecnou charakteristikou kompetice je usilování dvěma a více organismy či populacemi o konkrétní zdroj (Begon et al. 2005). Kompetici můžeme rozlišovat na základě toho, zda je na úrovni jednoho druhu (intraspecifická) anebo mezi dvěma a více druhy (interspecifická) (Odum, 1977). Mezidruhová kompetice je považována, za jednu ze základních sil, která řídí celé spektrum evolučních a ekologických procesů, které mohou vést až k oddělení nik mezi druhy a následné speciaci (Schoener, 1982). Ke speciaci může docházet na základě odlišných etologických, morfologických či fyziologických adaptací části populace (Begon et al. 2005). Tyto druhy mohou následně využívat odlišné zdroje, nebo v případě, že využívají stále ty stejné, mohou mít různou denní aktivitu. Dlouhodobá kompetice může vyústit v rovnováhu mezi oběma druhy, nebo může dojít k nahrazení jednoho z druhů, či lepší z kompetitorů donutí slabšího využívat jiný zdroj potravy nebo habitat (Begon et al. 2005).

Pokud máme dva či více druhů, které si navzájem konkurují o určitou niku, ve většině případů dominuje druh, který je kompetitivně silnější (Crawford et al. 1989; McIntosh et al. 1992). Jako velmi jednoduchý příklad si můžeme uvést kompetici mezi ploutvonožci a mořskými ptáky jako jsou tučňák brýlový (*Spheniscus demersus*), kormorán pobřežní (*Phalacrocorax neglectus*) a terej jihoafrický (*Morus capensis*) (Crawford et al. 1989). Obě skupiny obratlovců vysoce adaptované na život spojený s vodním prostředím potřebují souš k rozmnožování. Jejich adaptace pro pohyb ve vodním prostředí je omezuje v pohybu po zemi a díky tomu se stávají zranitelnějšími při útoku predátorů. Aby se tlaku predace na souši

vyhnuli, rozmnožují se na ostrovech, což vede ke zvýšené kompetici o prostor mezi ptáky a ploutvonožci. Výsledkem této kompetice je vytlačení mořských ptáků z jejich hnízdišť většími ploutvonožci (Crawford et al. 1989). Podobná situace nastává na Novém Zélandu mezi introdukovanými pstruhem (*Salmo trutta*) a původním druhem galaxií obecnou (*Galaxias vulgaris*). Mnohem agresivnější a teritoriální pstruh vyhání galaxii z dolních toků řek, kde je pomalejší proud vody a více potravy (McIntosh et al. 1992).

2.1. Intraspecifická kompetice

Předpokládá se, že vnitrodruhová kompetice hraje důležitou roli při evoluci ekologického a fenotypového rozdělení druhů, např. za využití alternativních zdrojů potravy (Dieckmann et al. 2004). Z experimentu, kde bylo manipulováno s hustotou koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) v uzavřeném prostoru jezera, vyplynulo, že zvýšená hustota koljušky vedla ke snížení dostupnosti kořisti a vyhledávání alternativních zdrojů potravy. Jedinci s většími těly a kratšími žábry se zaměřovali na potravu složenou spíše z litorálních planktonických bezobratlých. Menší jedinci pak využívali spíše pelagický plankton s perloočkami (Svanbäck & Bolnick, 2007). Z toho vyplývá, že vnitrodruhová kompetice o zdroje může vést k širšímu spektru využívané potravy i v rámci jedné populace (Svanbäck & Bolnick, 2007).

Zmírnění následků intraspecifické kompetice přechodem k využívání alternativních zdrojů, může být příčinou sympatrické speciace (Dieckmann et al. 2004). Dříve se předpokládalo, že většina nových druhů vznikala jako následek evoluce původních druhů v geograficky izolovaných populacích a možnost této speciace, kde nové druhy vznikají bez geografické izolace nebyla přijímána (Coyone, 1992). O několik let později přišel Dieckmann a Doebeli (1999) s modelem, který kombinuje několik různých rysů při výběru sexuálního partnera, kdy si jednotlivci přednostně vybírají jemu podobného jedince, např. na základě ekologicky podobného využívání zdroje (př.: Galapážské pěnkavy, které si podle velikosti zobáku vybírají typ semen) nebo jiného neutrálního znaku a přichází s návrhem, že sympatrická speciace je pravděpodobně výsledkem kompetice o zdroje. I díky této studii se začalo uvažovat o sympatrické speciaci u afrických cichlid. První náznaky sympatrické speciace pocházejí z roku 1994 z výzkumů prováděných v afrických kráterových jezerech (Schliewen et al. 1994). Z výzkumu vyplývá, že ke speciaci dochází na základě rozdělení zdrojů a vytvoření rozdílných ekologických tříd (planktonožraví, predátoři či filtrátoři substrátu) (Schliewen et al. 1994). V africkém jezeře Apoyo došlo k potvrzení sympatrické speciace, když bylo zjištěno, že z původního kančíka citronového (*Amphilophus citrinellus*) se oddělil kančík šípovitý (*Amphilophus zaliosus*). Kančík šípovitý se odštěpil nejspíše na

základě využívání jiného zdroje potravy, když do své potravy zakomponoval řasy (Barluenga et al. 2006). U neotropických cichlid nejspíše může sympatrická speciace za druhovou rozmanitost dvou komplexů (*Crenicichla mandelburgeri* a *Crenicichla missioneira*) (Piálek et al. 2012). Přestože jsou od sebe oba komplexy odděleny, nejsou blízce příbuzné a vyvíjeli se v geograficky oddělených oblastech, druhy zahrnuté v těchto komplexech jsou si velmi podobné (barevně i tvarově). V rámci jednotlivých komplexů žijí morfologicky odlišné druhy syntopicky a tvoří smíšená hejna (Piálek et al. 2012).

2.2. Interspecifická kompetice

Mezidruhovou kompetici můžeme odvodit buď z pozorování druhů s kontaktní zónou (Grant, 1972), nebo z rozdělení nik mezi druhy, které proběhlo na základě minulé kompetice (Connell, 1980). Druhy se snaží vyhýbat kompetici, která snižuje jejich fitness a začnou využívat odlišnou niku. Diferenciace nik je poté výsledkem minulé kompetice a nazývá se duchem minulé kompetice (Connell, 1980; Schmidt et al. 2000).

Důkazy o probíhající kompetici můžeme rozdělit na základě vztahů mezi dvěma druhy, buď založenými na hustotě populací, nebo na základě rozdělení populací v prostoru (Grant, 1972). V prvním případě dochází ke zvyšování počtu jednoho druhu a zároveň klesá početnost druhého. Někdy dochází k obrácení těchto změn, a druh, který byl běžný, se stane vzácným, zatímco vzácný se může stát běžným (Grant, 1972). Příkladem vlivu vzrůstu populační hustoty na početnější druh může být vztah mezi včelou medonosnou (*Apis mellifera*) a čmelákem (*Bombus spp.*) (Thomson, 2016). Populační hustota včely medonosné byla v Kalifornii nízká díky napadení parazitem kleštíkem včelím (*Varroa destructor*). Spolu s vyhubením parazita došlo k nárůstu populací včel, který měl za následek kompetici se čmeláky o květy s pylem a následné snížení počtu čmeláků (Thomson, 2016).

Pestrost biotopů obývaných konkrétním druhem může být menší v přítomnosti dalších druhů s podobnými nároky (Brown, 1971). Příchod jednoho druhu do místa výskytu dalšího může mít za následek pokles početnosti druhu nebo dokonce jeho vymizení. To je dobře popsáno změnami distribuce u zajíce polárního (*Lepus arcticus*), na Novofoundlanském ostrově, uváděným jako jasný příklad mezidruhové kompetice. Dříve se zajíc polární vyskytoval v alpinském, subalpinském a lesním biotopu, nicméně po introdukci zajíce měnivého (*Lepus americanus*) přibližně před 100 lety, se z lesa zajíc polární vytratil a nyní je tento biotop obýván zajícem měnivým (Cameron, 1958). Také u psa hyenového (*Lycaon pictus*) je množství obývaných biotopů ovlivněno kompeticí se lvem (*Panthera leo*) (Jones et al. 2016). Pes hyenový je kompeticí omezen na biotopy s malým množstvím kořisti a vegetace, jako jsou například křoviny a savany (Jones et al. 2016).

Kompetice může také ovlivnit množství získané potravy, jako tomu bylo u vlka (*Canis lupus*) a medvěda hnědého (*Urus arctos*) ve Skandinávii (Tallian et al. 2017). Pokud se vlčí smečka vyskytuje v oblasti spolu s medvědem hnědým, dochází ke snížení množství ulovené kořisti. Vlčí smečka bez přítomnosti medvěda ulovila mnohem více kořisti (Tallian et al. 2017).

2.3. Kompetitivní vyloučení a umožnění koexistence konkurentů?

Kompetitivní vyloučení je jedním z nejvíce studovaných faktorů ovlivňující distribuci druhů (Begon et al. 2005). Principem kompetitivního vyloučení je, že pokud dva nekřížící se druhy sdílejí na stejném místě stejnou niku, jeden by měl vyloučit ten druhý (Hutchinson, 1965). Druhy se kompetitivnímu vyloučení snaží předejít nebo alespoň zmírnit jeho následky (Begon et al. 2005). To je možné buď posunem nik, změnami v chování nebo za pomoci morfologických změn, známých také pod pojmem „posun znaku“ (character displacement) (Simberloff et al. 2000).

Kompetitivně slabší druh může bez přítomnosti silnějšího druhu okupovat niku s optimálními podmínkami (Anderson et al. 2002 a; Melville, 2002; Peers et al. 2013). Za přítomnosti kompetitivně nadřazeného druhu je vytlačen do suboptimálního prostředí, nadřazený druh poté obývá prostředí s optimálními podmínkami (Anderson et al. 2002 a). Tento přesun byl zaznamenán u rysa kanadského (*Lynx canadensis*) a rysa červeného (*Lynx rufus*), kdy rys kanadský bývá vytlačen do suboptimálního prostředí, pokud se druhy vyskytují společně (Peers et al. 2013). U vysokohorských ještěřů z čeledi scinkovitých, *Niveoscincus microlepidotus* a *N. greeni* se vyskytuje silná míra agrese ze strany *N. greeni*, která má za následek přesun *N. microlepidotus* do suboptimální niky (Melville, 2002).

Změna chování se může projevit více způsoby, buď změnou získávané potravy (Harrington et al. 2009), nebo častěji časovým rozdělením niky (Harrington et al. 2009; Ferry et al. 2016). Norek americký (*Neovison vison*) byl v 90. letech 20. století zavlečen na území Velké Británie, kdy populace místních druhů, vydry říční (*Lutra lutra*) a tchoře tmavého (*Mustela putorius*) byly málo početné (Harrington et al. 2009). Norek americký byl v této době aktivní převážně v noci. Původní druhy se však během několika let opět rozšířili a začali si s norkem konkurovat (Harrington et al. 2009). Pokud se nyní norek vyskytuje spolu s vydrou dochází k němu ke změně složení potravy, kdy loví méně ryb, ale více ptáků a savců (Harrington et al. 2009). Zatímco pokud se vyskytuje spolu s tchořem, začne být aktivní převážně ve dne (Harrington et al. 2009). Časový posun byl pozorován také u velkých býložravců v Africe na začátku období sucha, kdy se zebra (*Equus quagga*), kudu (*Tragelaphus strepsiceros*) a žirafa (*Giraffa camelopardalis*) časovým posunem snažili

vyhnout kompetici u vodních zdrojů s mnohem větším slonem africkým (*Loxodonta africana*) (Ferry et al. 2016).

Posun znaku můžeme popsat následovně. Máme-li dva blízké příbuzné druhy využívající stejnou niku s překrývajícím se výskytem, tak v oblasti, kde se jeden druh vyskytuje sám, jsou jeho zástupci podobní, dokonce až těžce rozlišitelní od druhého s podobnými ekologickými nároky (Brown & Wilson, 1956). V oblastech, kde se však dva druhy vyskytují společně, se populace obou druhů mohou, například díky specializaci na rozdílné zdroje, nápadně odlišit jedním nebo více znaky (Brown & Wilson, 1956). Tyto znaky pak mohou být morfologické, ekologické, behaviorální či fyziologické (Brown & Wilson, 1956; Simberloff et al. 2000; Malmquist, 1985). Mločik popelavý (*Plethodon cinereus*) se v některých oblastech Pensylvánie vyskytuje spolu s mločikem (*Plethodon hoffmani*) (Adams & Rohlf, 2000). V místech společného výskytu byly objeveny morfologické rozdíly ve velikosti lebky a způsobu lovu kořisti. Mločik (*Plethodon hoffmani*) má slabší čelist, ale je schopen jí zavírat rychleji, což mu umožňuje snáze lovit pohyblivější menší kořist, zatímco u mločika popelavého se vyvinula silnější a pomalu zavírající se čelist pro lov větší kořisti (Adams & Rohlf, 2000). Posun znaku byl objeven také u promyky zlaté (*Herpestes auropunctatus*) introdukované na chorvatské ostrovy, kde se vyskytovala spolu s kunou skalní (*Martes foina*) (Barun et al. 2015). U promyky došlo při společném výskytu ke zmenšení velikosti lebky, ale také zmenšení zubů, nejvíce pak špičáků (Barun et al. 2015).

3. Podzemní savci

3.1. Podzemní prostředí

Životní prostor podzemních savců, přestože se nachází v různých geografických a klimatických oblastech, má relativně stálé prostředí (Nevo, 1979). Obvykle se vyznačuje absencí světla, vysokou vzdušnou vlhkostí, relativně stabilní teplotou a nízkým poměrem kyslíku k oxidu uhličitému (Lacey et al. 2000). Podzemí chrání živočichy před řadou vlivů ovlivňujících nadzemní druhy. Přináší nejen úkryt před predátory, ale poskytuje stálé a prediktabilní prostředí, které je vcelku rezistentní vůči denním a sezóním změnám klimatu probíhajícím na povrchu (Lacey et al. 2000).

3.2. Charakteristika podzemních savců

Mezi savce zcela adaptované na život v podzemí řadíme například krtky (Talpidae), zlatokrty (Chrysochloridae), vakokrty (Notoryctidae), ale také podzemní hlodavce (rypoši, pytlonoši nebo třeba spalaxové) (Partha et al. 2017), kteří se živí buď rostlinami nebo hmyzem (Nevo, 1979).

Savci žijící trvale v podzemním prostoru se museli podmínkám tohoto prostředí dokonale přizpůsobit. Vznikla u nich řada adaptací, které jim usnadnily život v podzemí. Tyto změny jsou nejčastěji spojeny s morfologií a fyziologií (Lacey et al. 2000). Nejdůležitějšími morfologickými adaptacemi jsou válcovitý tvar těla a zmenšení či úplná redukce tělních výběžků (ocas, končetiny, oči, uši atd.) (Nevo, 1979). Z fyziologického hlediska se u podzemních hlodavců objevuje snížený metabolismus a nízkou tělesnou teplotu (Buffenstein, 2000). Insektivorní druhy mají vyšší bazální metabolismus a vyšší tepelnou vodivost, kvůli vysokému bazálnímu metabolismu musí insektivorní savci shánět potravu s větší energetickou hodnotou (hmyz) (McNab, 1979).

3.3. Distribuce a rozšíření podzemních savců

Ekologické podmínky podzemního prostředí mají efekt na distribuci podzemních savců, jelikož živočichové mohou kopat tunely pouze v místech, kde jsou odpovídající půdní podmínky. Následkem je ostrůvkovitá distribuce podzemních savců (Lacey et al. 2000). Díky ostrůvkům s vhodnými podmínkami pro podzemní savce se nejčastěji setkáváme s alopatickou distribucí, která je následována distribucí parapatickou (Nevo, 1979).

Parapatická distribuce se nachází u druhů s podobnými ekologickými požadavky, kde kontaktní zónu tvoří oblasti s rozdílnou vegetací či klimatem spíše než geografické bariéry (Nevo, 1979). Společný výskyt druhů s podobnými ekologickými nároky není příliš častý a podle Neva (1995) je umožněn u druhů, které jsou oddělené na základě naprosto odlišného zdroje potravy, kdy se spolu vyskytují např. herbivorní druhy (rypoš) s insektivorními druhy (zlatokrt). Lze předpokládat, že nejčastější příčinou parapatické distribuce u podzemních savců není prostorová kompetice, ale spíše kompetice o potravu a dostupnost vhodných půd (Nevo, 1995). Existují však i případy, kdy se ve stejné lokalitě vyskytují druhy se stejným zdrojem potravy (např. jen herbivoři) jako je tomu údajně i v Západním Kapsku. Zde se spolu v jedné oblasti nacházejí tři druhy rypošů (Reichman & Jarvis, 1989). Reichman & Jarvis (1989) však přišli s tím, že koexistence těchto tří druhů je možná jen díky specializaci na jiný typ potravy (geofyty vs. nadzemní části rostlin).

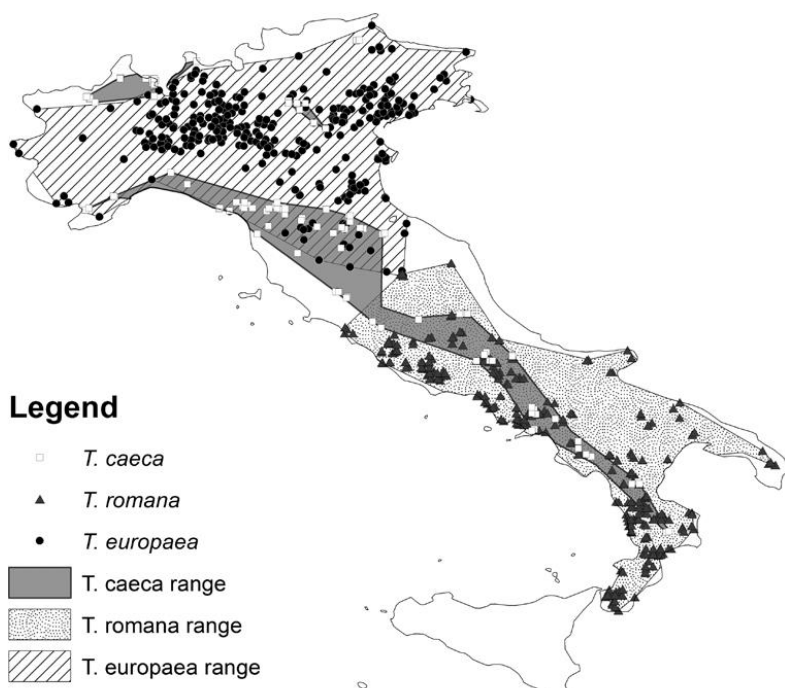
Moderní podzemní hlodavce nalezneme primárně v nezalesněných biomech, jako jsou stepi, savany a pouště (Busch et al. 2000). Většinu podzemních hlodavců nalezneme v pórovitých nebo dobře odvodněných půdách s malou schopností zadržovat vodu (čím vlhčí půda, tím je kopání energeticky náročnější) (Buffenstein, 2000). Dalším faktorem ovlivňujícím jejich distribuci je hloubka půdy, čím hlubší půda, tím snáze uniknou termálnímu stresu (ve větší hloubce je nižší teplota). Distribuci může ovlivnit i množství vegetace,

například v oblastech bez vegetace, podzemní savce nenalezneme, protože by neměli dostatek potravy (Busch et al. 2000).

3.4. Společný výskyt podzemních insektivorních savců

Mezi podzemními savci se nejčastěji setkáme se společným výskytem či dokonce se syntopií převážně u krtků (Lin, 2016; Beochini & Loy, 2004; Loy et al. 2017). Nalezla jsem také zmínku o možném společném výskytu u zlatokrtů, bohužel bez podrobných informací (Gelderblom et al. 1995).

V Itálii se překrývá geografická distribuce tří druhů krtků, krtka obecného (*Talpa europaea*), krtka římského (*Talpa romana*) a krtka slepého (*Talpa caeca*), kdy každá z dvojic má překrývající se distribuci, jak můžeme vidět na obrázku (Obr. 5) (Loy et al. 2017). Mezi dvojicemi druhů byly nalezeny ekologické podobnosti (nároky na půdu, teplotu a srážky) na základě využívaných nik, největší shoda byla u krtka slepého s krtkem obecným a u krtka slepého s krtkem římským. Při porovnávání ekologických nároků jednotlivých druhů vzali autoři ve studii (Loy et al. 2017) v potaz charakteristiky půdy a klimatu v obývaných oblastech druhů. Ze studie vyplynulo, že krtěk obecný a krtěk římský mají parapatrickou distribuci s jednou kontaktní zónou, na které je možné potkat oba druhy, zatímco pro krtka slepého je s oběma druhy předpokládán sympatrický (rozuměj syntopický) výskyt. Tento výskyt je dán pouze geograficky, jelikož větší druhy k. římský a k. obecný vykompetují krtka slepého do vyšších nadmořských výšek s mělčí a tvrdší půdou, kde tento menší druh snáze vyhloubí tunel než větší druhy (Loy et al. 2017).



Obr. 5: Distribuce tří druhů krtků na území Itálie (Loy et al, 2017).

Krtek římský a krtek obecný jsou morfologicky a ekologicky velmi podobné druhy. Mezi jejich jinak parapatrickou distribucí se ve středu Itálie objevuje lokalita s kontaktní zónou, kde by se tyto dva druhy měly vyskytovat syntopicky (Beochini & Loy, 2004). Při zkoumání morfologie obou druhů v oblasti syntopie byl objevený posun znaku ve velikosti lebek (Loy & Capana, 1998). Ve studii (Beolochini & Loy, 2004) byla porovnávána potrava z kvantitativního a kvalitativního hlediska, zda není zodpovědná za posunem znaku. Zjistilo se, že oba druhy využívají stejný typ potravy v přibližně stejném množství a že potrava za posunem znaku nestojí (Beochini & Loy, 2004).

Na severovýchodě USA se geograficky překrývá výskyt krtka východoamerického (*Scalopus aquaticus*) a krtka bělohlavého (*Parascalops breweri*) (Lin et al. 2016). U těchto druhů probíhal výzkum zaměřený na rozdíly při hloubení tunelů v tvrdé kompaktní půdě a v měkké volnější půdě. Krtek východoamerický hloubí rozsáhlé tunely cca 60 cm pod povrchem, má velmi robustní svaly na pažích a oči pokryté tenkou vrstvou kůže, zatímco k. bělohlavý má mělčí tunely (25-45 cm pod povrchem), menší svaly na pažích, oči bez kožního překryvu, nejspíše protože je aktivní i na povrchu (Lin et al. 2016). Studie zaměřená na hrabací schopnosti v půdách s různou kompaktností nezjistila žádné výraznější rozdíly mimo toho, že krtek východoamerický je schopen aktivity po delší časový úsek, což je nejspíše způsobeno adaptací na tvrdé kompaktní půdy (Lin et al. 2016). Kopání tunelů v odlišných hloubkách má nejspíše za následek schopnost těchto dvou druhů koexistovat na jednom místě (Lin et al. 2016).

3.5. Společný výskyt podzemních hlodavců

V následujících kapitolách jsou uvedené případy společného výskytu podzemních hlodavců s podobnými ekologickými nároky. Autoři níže uvedených studií většinou hovoří o sympatrické či dokonce syntopické distribuci. Pokusila jsem se určit, zda se jedná pouze o společný geografický výskyt nebo zda může jít o syntopii a čím je pak společný výskyt ovlivněn. Získaná data byla použita pro vytvoření tabulky (Tab. IV.), ve které lze nalézt faktory ovlivňující společný výskyt podzemních hlodavců. Pro další text jsem zvolila rozdělení po kontinentech.

3.5.1. Afrika

Na africkém kontinentu je uváděno několik případů, kdy se hovoří o společném výskytu podzemních hlodavců s podobnými ekologickými nároky (Ansell & Dowsett, 1988; Reichman & Jarvis, 1989; Kingdon, 1974).

První případ společného výskytu podzemních hlodavců je uváděn na náhorní plošině Nyika v Malawi. Zde se ve stejné oblasti nachází soliterní rypoš stříbřitý (*Heliophobius argenteocinereus*) a sociální rypoš (*Fukomys whytei*) (Ansell & Dowsett, 1988). První detailnější studie zaměřená na charakteristiku habitatových nároků těchto dvou druhů ukázala, že oba druhy obývají místa, která se nápadně liší potravní nabídkou a hustotou půdy. *Fukomys whytei* obývá oblasti s nižší nadmořskou výškou s relativně malou potravní nabídkou a tvrdou půdou, zatímco rypoš stříbřitý obývá oblasti s vyšší nadmořskou výškou, kde je větší zásoba potravy a měkčí půda (Lövy et al. 2012). Faktorem, který pravděpodobně ovlivňuje distribuci těchto druhů je různá tolerance nízkých teplot. Autoři spekulují, že za prostorovým oddělením stojí schopnost rypoše stříbřitého kolonizovat vyšší nadmořské výšky díky dlouhé a husté srsti, což může být problém pro samotné dispergující jedince sociálního druhu, kteří mají obecně horší srst (Šumbera et al. 2007; Vejmelka, 2018). Naopak rypoši stříbřítí pravděpodobně nejsou schopni kolonizovat nižší polohy, kde je málo potravy. Nedostatek potravy je schopen sociální druh překonat pomocí kooperativního hledání potravy (Lövy et al. 2012).

Druhý případ je popsán ze Západního Kapska na jihu Afriky (Reichman & Jarvis, 1989). Zde se v sympatrii (rozuměj syntopii) nacházejí dokonce tři druhy rypošů, sociální rypoš hotentotský (*Cryptomys hottentotus hottentotus*) a dále dva soliterní druhy rypoš kapský (*Georchus capensis*) a rypoš prasečí (*Bathyergus suillus*) (Reichman & Jarvis, 1989). Stejně jako ostatní druhy rypošů, jsou tyto tři druhy herbivoři, ale mezi jejich potravou jsou určité odlišnosti. Strava rypoše hotentotského je tvořena převážně geofyty, naproti tomu strava rypoše kapského a prasečího obsahuje kromě geofytů další zdroje, například trávy. Rypoš prasečí má z výše zmíněných druhů ve své stravě největší podíl trav (až 85 %) (Bennett & Jarvis, 1995; Robb et al. 2012). Bylo také pozorováno, že každý z druhů hloubí tunely v rozdílné hloubce (Davies & Jarvis, 1986). Zatímco rypoš prasečí má tunely v hloubce 40-65 cm, rypoš hotentotský hloubí tunely do hloubky maximálně 35 centimetrů, ale většinou méně (Davies & Jarvis, 1986). Ze studie věnující se vlivu těchto tří druhů na rostlinou biomasu vyplynulo, že rypoš prasečí obývá spíše písčité půdy s větším travním pokryvem, zatímco rypoš hotentotský a kapský oblasti s jílovitou půdou s větší biomasou geofytů (Reichman & Jarvis, 1989; Robb et al. 2012; Okrouhlík osobní sdělení). Výsledky této studie ukazují

možnost, jak mohou tyto tři druhy spolu koexistovat na malém prostoru (Reichman & Jarvis, 1989). Lokalita, ve které se druhy nacházejí vykazuje mozaikovitě rozložení půd, kdy každý z druhů obývá místo s odlišnými podmínkami (Okrouhlík unpubl. data). Rypoš prasečí se nachází v místech s písčitou půdou s travním pokryvem, rypoš kapský obývá místa s jílovitou půdou a rypoš hotentotský se nachází spíše v místech s kameny (Okrouhlík unpubl. data).

Další čeledí afrických fosoriálních hlodavců jsou hlodouni (Tachyoryctinae, Spalacidae). Na jejich geografické distribuci je nápadné, že až na ojedinělá místa se jejich geografické rozšíření nepřekrývá s rypoši. Místy se společným výskytem jsou Moyale (hranice Keni a Etiopie), kde se hlodouni objevují spolu s rypošem lysým (*Heterocephalus glaber*) a na pláních Loita (Keňa) údajně koexistuje s rypošem stříbřitým (*Heliophobius agrentocinereus*) (Kingdon, 1974). Podle Kingdona (1974) by měl být hlodoun ekologicky nadřazený rypošům, protože je lépe uzpůsoben životu nad zemí. To mu umožňuje využívat i nadzemní části rostlin, a proto by měl být schopnější kolonizátor než rypoš stříbřitý. Navíc jeho adaptace na podzemní prostředí nejsou tak extrémní jako je tomu u afrických rypošovitých (Kingdon, 1974). Podle Šumbery a kol. (2018) je však možné, že každý z druhů je specializovaný na odlišnou niku. Zatímco hlodoun se nachází ve vlhčích oblastech, pravděpodobně bez, rypoš obývá sušší oblasti, kde nalezneme spíše geofyty, které rostlinám pomáhají přežít suchá období (Šumbera et al. 2018).

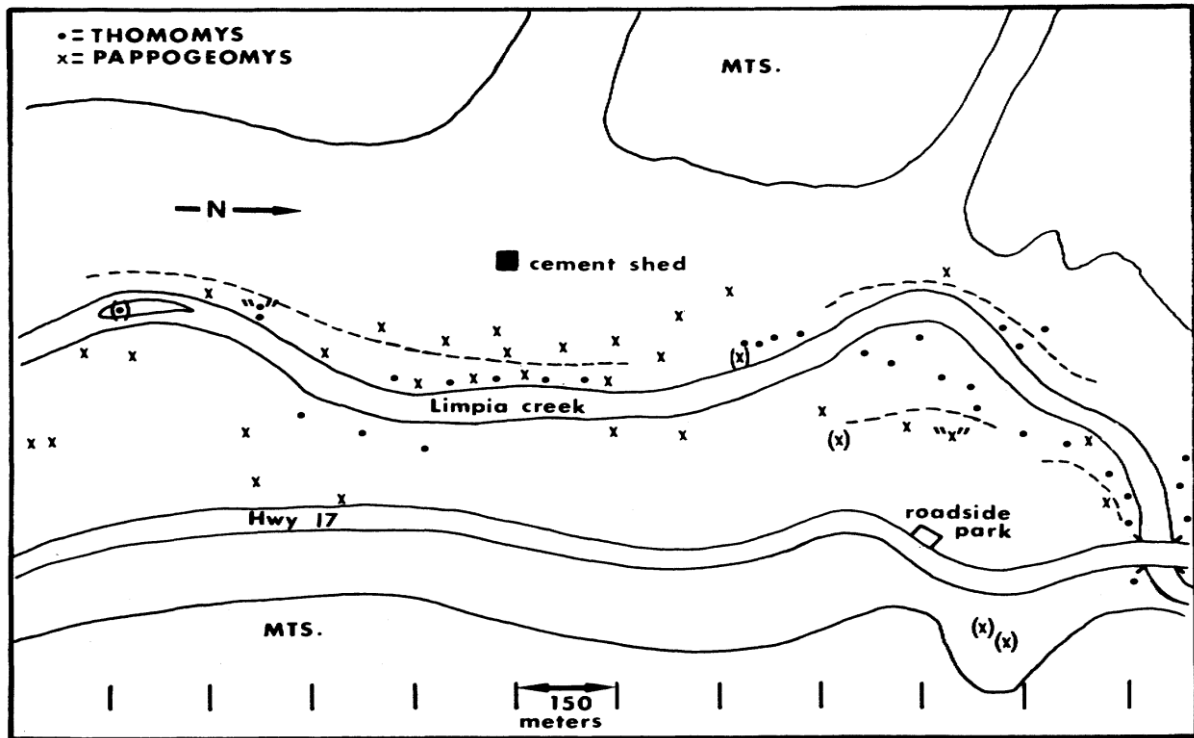
3.5.2. Severní Amerika

V severní Americe se z podzemních hlodavců nachází čeleď pytlonošovití (Geomyidae), která se vyznačuje především alopatrickou distribucí. Předpokládá se, že faktorem ovlivňující jejich distribuci je především dostupnost vhodných půd a také mezidruhová kompetice (Miller, 1964; Eileen & Baker, 1974). Best (1973), uvádí, že sice můžeme nalézt oblasti, s mozaikovitým uspořádáním půd, ve kterých se druhy vyskytují, ale mělo by být nepravděpodobné nalézt v takové oblasti dva různé druhy s podobnými ekologickými. Přesto je ve dvou studiích autory uváděn možný syntopický výskyt, nejprve u pytlonoše horského (*Thomomys bottae limpiae*) a pytlonoše mexického (*Papageomys castanops*) (Reichman & Baker; 1972) a poté u pytlonoše (*Thomomys clusius*) a pytlonoše severního (*Thomomys talpoides*) (Cudworth & Grenier; 2015). Byl dokonce objeven i případ s hybridní zónou mezi dvěma druhy (Heaney, 1985).

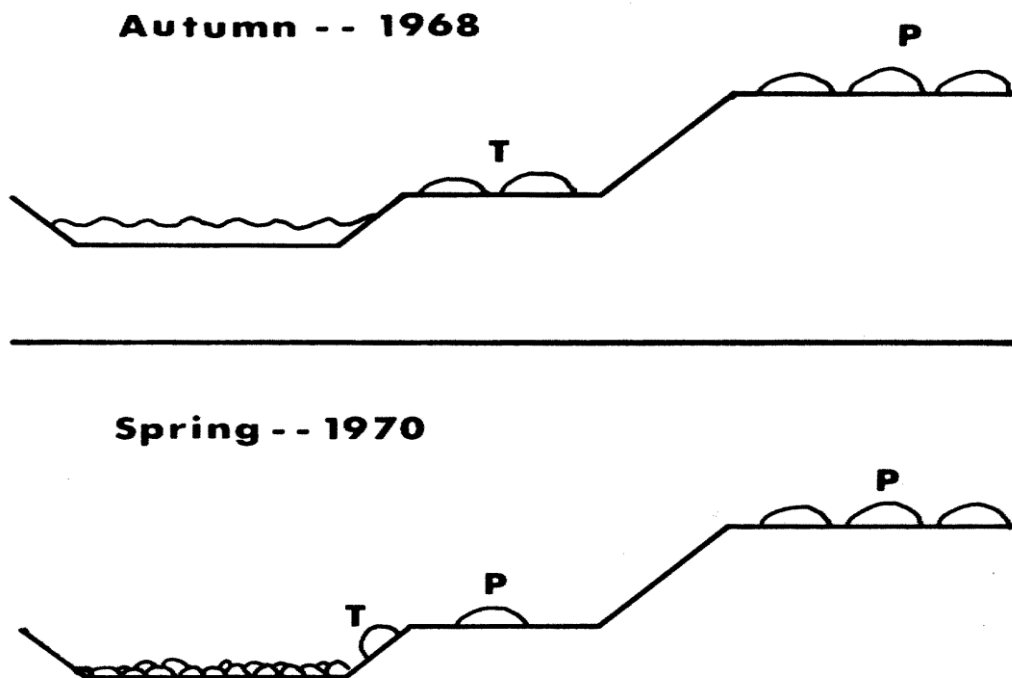
Miller (1964) se ve své studii zaměřil na faktory, které mají největší vliv na distribuci čtyř druhů pytlonošů (*Thomomys bottae*, *T. talpoides*, *Geomys bursarius* a *Cratogeomys*

castanops), jako velikost druhů, preference habitatu a potravy. Ukázalo se, že všechny druhy preferují lehké hluboké půdy, ale rozsah jejich tolerance se liší. Zatímco pytlonoš nížinný (*Geomys bursarius*) preferuje vlhké písčité půdy v okolí řek, nejmenší pytlonoš severní (*Thomomys talpoides*) je schopen využívat i tvrdší a těžší jílovité půdy (Miller, 1964). Na základě této studie vznikla jiná, která se věnovala vztahům a agresivitě mezi dvěma druhy rodu *Thomomys* (Eileen & Baker, 1974). Větší pytlonoš horský (*T. bottae*) se vyskytuje spíše ve vlhčích písčitých půdách v okolí řek, ale je schopen obývat i oblasti s tvrdší jílovitou půdou, zatímco menší pytlonoš severní (*T. talpoides*) je schopen přežít i v tvrdších půdách a využívat tedy širší ekologickou valenci (Miller, 1964). Jelikož nika využívaná pytlonošem severním zahrnuje i niku pytlonoše horského, přišel Miller (1964) s myšlenkou, že pytlonoš horský je dominantní (agresivnější) a schopen vykompetitovat pytlonoše severního. Studie agresivity obou druhů ukázaly přesný opak, neboť pytlonoš severní byl aktivnější a častěji napadal pytlonoše horského, který se konfliktům vyhýbal (Eileen & Baker, 1974).

První ze zmíněných případů možného společného výskytu se nachází v Limpia kaňonu v pohoří Davis Mountains (Reichman & Baker, 1972). V kaňonu se vedle sebe vyskytují pytlonoš mexický (*Cratogeomys castanops*) a dva poddruhy pytlonoše horského (*Thomomys bottae limpiae* a *T. b. texensis*). V nejnižší položené mírně vlhké části kaňonu s mělkými půdami se vyskytuje *T. b. limpiae*, pytlonoš mexický okupuje suché oblasti s přilehlými aridními pastvinami zvanými Chihuahuan a *T. b. texensis* obklopuje pytlonoše mexického z druhé strany, kde obývá vyšší nadmořské výšky s vlhkými mělkými půdami (Reichman & Baker, 1972; Best, 1973). V oblasti vzdálené 9-10 mil od Fort Davis se nachází zóna překryvu mezi pytlonošem mexickým a pytlonošem horským, kterou můžeme vidět na obrázku (Obr. 6). V této oblasti obývá p. horský písčité půdy v okolí koryta řeky, zatímco p. mexický se nachází ve vyšších oblastech s půdami s vyšším obsahem jílu (25 % oproti 12 % u p. horského). Během dvou let, po kterou byla tato oblast pozorována, se kontaktní zóna posunula do nižších nadmořských výšek, blíže k řece. Tento posun (znázorněný na Obr. 7) byl dán změnou klimatických podmínek, které s sebou přinesly menší srážky a tím větší sucho (Reichman & Baker, 1972).



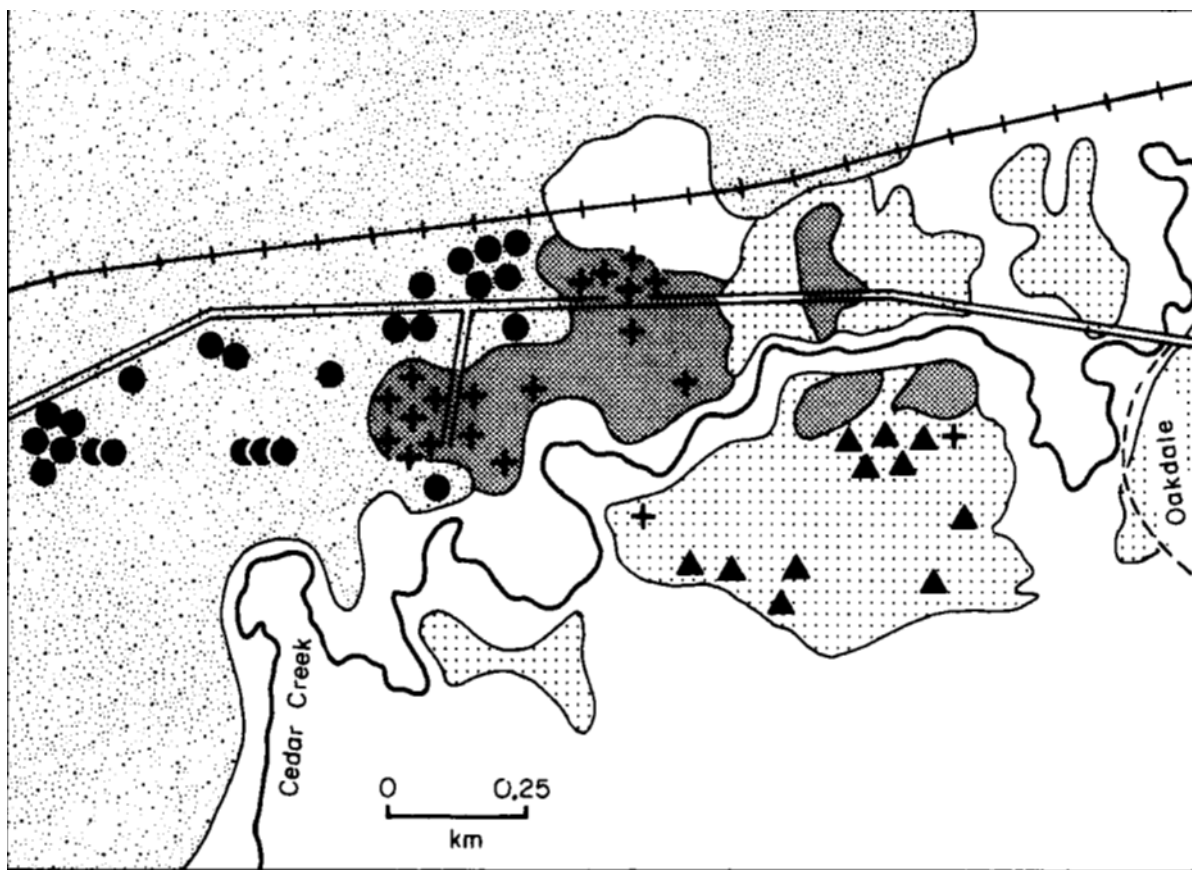
Obr. 6: Distribuce *Papageomys* (x) a *Thomomys* (•) v kaňonu Limpia. (Reichman & Baker, 1972).



Obr. 7: Ukázka posunu kontaktní zóny mezi druhy blíže ke korytu řeky (Reichman & Baker, 1972).

Druhým případem s možností překrývajícího se výskytu dvou druhů je u pytlonoše (*Thomomys clusius*) spolu s pytlonošem severním (*Thomomys talpoides*) (Cudworth & Grenier, 2015). *T. clusius* je endemitem ve Wayomingu, USA, kde obývá dobře odvodněné půdy podél horských hřebenů se spíše odhaleným povrchem s malým množstvím rostlinné biomasy (50-80 % odhalené půdy) (Cudworth & Grenier, 2015). *Thomomys clusius* oproti pytlonoši severnímu preferuje svahy s mírnějším sklonem, obnaženějšími jílovitými půdami, které neobsahují mnoho sutin (Keinath et al. 2014), zatímco pytlonoš severní bude spíše preferovat písčité půdy (Miller, 1964). Rozdílné preference mají druhy i ve výběru potravy, zatímco *Thomomys clusius* volí spíše byliny (převážně lebeda-*Atriplex gardneri*) (Keinath et al. 2014), potravu pytlonoše severního tvoří převážně (93 %) luční byliny následované trávami (Miller, 1964). Přestože byly druhy objeveny v těsné blízkosti, nikdy nebylo prokázáno, že mezi nimi dochází ke kontaktu (Cudworth & Grenier, 2015; Keinath et al. 2014), na základě toho usuzují že se jedná o alotopický výskyt.

Třetí zajímavou oblastí, týkající se výskytu více druhů pytlonošů se nachází v Oakdale v Nebrasce, kde byla objevena hybridní zóna mezi pytlonošem nížinným (*Geomys bursarius*) a pytlonošem (*Geomys lutescens*) (Heaney, 1985). Pytlonoš nížinný obývající vlhké jílovité půdy je velký, červenohnědě zbarvený živočich s dobře vyvinutým sagitálním hřebenem, zatímco *Geomys lutescens* se nachází spíše v písčitých půdách, je malý se žlutohnědým zbarvením a málo vyvinutým sagitálním hřebenem (Heaney, 1985). Oblast spolu s hybridní zónou je zobrazena na obr. 8 (Heaney, 1985).



Obr. 8: Hybridní zóna mezi *G. lulescens* (•), *G. bursarius* (▲) spolu s hybridy (+) oddělené na základě odlišných půdních preferencí (Heaney, 1985).

3.5.3. Jižní Amerika

V Jižní Americe se nachází čeleď tukotukovitých (Ctenomyidae). U několika zástupců této čeledi se hovoří o sympatrickém (myšleno synopickém) výskytu na některých místech, např. u tukotuka jižního (*Ctenomys australis*) a tukotuka talaského (*Ctenomys talarum*) (Vassallo, 1998; 1991; Cutrera et al. 2010) nebo u tukotuka menšího (*Ctenomys minutus*) a tukotuka (*Ctenomys flamarioni*) (Kubiak et al. 2015; 2017 a; 2017 b).

Tukotuko jižní a tukotuko talaský mají většinou alopatrickou distribuci, avšak ve dvou provinciích v Buenos Aires (Monte Hermonso a Necochea, Argentina) bylo zjištěno, že se výskytem překrývají (Vassallo et al. 1991). V provincii Necochea proběhlo několik studií zabývajících se vztahy těchto dvou druhů a rozdíly mezi nimi, např. preferenci typu půdy a potravy (Vassallo et al. 1991, Vassallo, 1993), vzájemné agresivní interakce (Vassallo & Busch, 1992) a rozdíly v morfologii (Vassallo, 1998). Přestože mezi oběma druhy existuje široká kontaktní zóna (uvádí se 4-10 km), dochází k prostorové distribuci obou druhů na základě výběru odlišných mikrohabitátů s různou půdou a travním pokryvem (Vassallo et al.

1991). Zatímco menší tukotuko talaský se vyskytuje v oblastech s vyšším travním pokryvem (v průměru cca 57%) a tvrdší jílovitou půdou, větší tukotuko jižní v oblastech s menším travním pokryvem (v průměru 25%) s méně kompaktními a spíše písčítými půdami (Vassallo et al. 1991; Cutrera et al. 2010). Pomocí behaviorálního experimentu bylo zjištěno, že tukotuko jižní je agresivnější a mohl tedy vytlačit tukotuka talaského z mikrohabitatu (Vassallo & Busch, 1992). V dalším kroku bylo provedeno odlovení tukotuka jižního v místě kontaktní zóny, tak aby bylo možné určit, zda jeho přítomnost ovlivňuje výskyt tukotuka talaského (Vassallo, 1993). Nicméně po odchytu tukotuka jižního nedošlo k okamžitému přesunu jedinců tukotuka talaského do míst dříve obývaných dominantnějším druhem. Po roce od odebrání došlo k přesunu pouze šesti jedinců. Tento přesun byl však nejspíše způsoben disperzí, jelikož jedinci nalezení v dřívějších teritoriích tukotuka jižního byli převážně subadultní jedinci (Vassallo, 1993). Autor tedy předpokládá, že mikrohabitat typický pro tukotuka jižního s hlubší půdou a menší biomasou vegetace je pro tukotuka talaského suboptimální, a tudíž ho nepreferuje. Další spojitostí mezi preferencí mikrohabitatu může být zvýšená predace. Pokud se tukotuko talaský vyskytne v mikrohabitatu tukotuka jižního, mohl by být na světlejší písčité půdě snazší kořistí, než když se bude nacházet v tmavší jílovitě půdě, jelikož má tmavou srst (Vassallo, 1993). Po zjištění, že oba druhy preferují odlišnou půdu, se další výzkum zaměřil na to, zda má odlišná tvrdost půd vliv na morfologii obou druhů. Při kopání v lehčích písčítých půdách oba druhy pouze přední končetiny s podobnou účinností (Vassallo, 1998). V těžších jílovitých půdách zjistili, že větší tukotuko jižní používal převážně přední končetiny (jen výjimečně řezáky), což nebylo moc efektivní (kopání bylo velmi pomalé). Tukotuko talaský využívá v jílovitých půdách přední končetiny i řezáky a tato spolupráce končetin a zubů pomáhá zefektivnit kopání (rychlejší hloubení tunelů) v tvrdších půdách, ve kterých se vyskytuje (Vassallo, 1998).

Druhý studovaný případ se nachází v jižní Brazílii mezi druhy tukotuko menším (*Ctenomys minutus*) a tukotuko (*Ctenomys flamarioni*) (Kubiak et al. 2015; 2017 a). Zda se druhy opravdu vyskytují společně, bylo zkoumáno v několika studiích, které se zabývaly tím, zda mají oba druhy jiné habitatové preference, pokud se rypoši vyskytují spolu, než když mají altopický výskyt (Kubiak et al. 2015). Pomocí metody zvané ekologická modelace nik zase zjišťovali na základě charakteristik prostředí obývaného jednotlivými druhy, oblasti možného společného výskytu, kde by mezi nimi mohlo docházet ke kompetici (Kubiak et al. 2017 a). Tukotuko menší volí habitat s větším množstvím rostlinné biomasy a hustším travním pokryvem než *C. flamarioni*, ale nebyl žádný rozdíl při výběru na základě tvrdosti půdy

(Kubiak et al. 2015). Při bližším pohledu na složení potravy v místech společného výskytu Lopes s kolektivem (2015) zjistili rozdíly ve složení potravy. Tukotuko menší měl potravu složenou z těchto čeledí rostlin: lipnicovité (51%), bobovité (15%), aralkovité (15%), hvězdicovité (12%) a toješťovité (3%), *C. flamarioni* má menší variabilitu potravy a živí se pouze lipnicovitými (66%), aralkovitými (32%) a hvězdicovitými (1%) rostlinami (Lopes et al. 2015). V oblastech alopatrického výskytu volí *C. flamarioni* odlišný habitat než v místech společného výskytu, zatímco tukotuko menší je ve výběru habitatu konzistentní (Kubiak et al. 2015), kdy je schopen obývat dva habitaty (písečné duny a písečná pole) (Kubiak et al. 2017 b). Na základě těchto informací vznikla studie, která testovala, zda dochází k posunu znaků (character displacement) na lebce v místech společného výskytu, který by umožňoval jejich koexistenci (Kubiak et al. 2017 a). Výsledky morfologické studie ukázaly určité rozdíly ve stavbě lebky mezi oběma druhy, kdy dochází k redukci délky lebky u tukotuka menšího. Tento rozdíl by mohl být dán spíše specializací tukotuka menšího na dva rozdílné habitaty, než kompeticí a posunem znaku (Kubiak et al. 2017 a).

Je zřejmé, že u fosoriálních savců mohou rozdíly v charakteristice půd a potravy na intraspecifické úrovni vést ke změně morfologie, která odráží vlastnosti obývaného biotopu (Kubiak et al. 2018). V oblasti výskytu můžeme tukotuka menšího nalézt ve dvou typech habitatu. Prvním z nich jsou písečné duny, které jsou charakterizovány měkčí půdou, hrozící kolapsem tunelů a menší potravní biomasou, zatímco habitat nazvaný písečná pole („sand fields“) je charakterizován o něco tvrdší půdou a větší rostlinnou biomasou pod povrchem a hustším travním pokryvem (Kubiak et al. 2015). Na základě charakteristik habitatů a použití telemetrie bylo zjištěno, že v písečných dunách potřebuje tukotuko menší téměř dvojnásobný domovský okrsek a delší podzemní chodby (Kubiak et al. 2017 b). Odlišná morfologie druhu nemusí být tedy dána pouze kompeticí s jiným druhem a následným posunem znaku, ale může být dána odlišnou charakteristikou habitatů ve kterých se daný druh vyskytuje (Kubiak et al. 2018). Tukotuko menší, používá v odlišných habitatech jinou strategii při hrabání tunelů. Využívání jiné techniky může mít vliv na stavbu těla, kdy tvorba tunelů pomocí zubů (tooth-digging) ovlivní stavbu lebky a je využívána spíše v tvrdších půdách, zatímco kopání pomocí předních nohou (scratch-digging) může ovlivnit stavbu drápů a předních končetin (Vassallo, 1998). Jedinci vyskytující se v tvrdších půdách písečných polí mají silnější skus a zároveň větší lebku než jedinci žijící v měkčích půdách (Kubiak et al. 2018).

3.5.4. Izrael

Skupina slepců druhu *Spalax ehrenbergi* se v Izraeli vyvinula do čtyř morfologicky téměř nerozeznatelných druhů, s rozdílným počtem chromosomů a obývajících odlišné habitaty *Spalax galili* ($2n = 52$), *S. golani* ($2n = 54$), *S. carmeli* ($2n = 58$) a *S. judaei* ($2n = 60$) (Savic & Nevo, 1990). Tyto čtyři karyotypové druhy vykazují parapatrickou distribuci podél severojižního ekologického gradientu. Oblasti výskytu jednotlivých druhů jsou odděleny pouze klimatickými (vlhkost) rozdíly a rozdíly ve vegetaci (Savic & Nevo, 1990; Nevo et al. 1994). Tyto čtyři druhy se dělí na dvě skupiny. Do severní patří *S. galili* se *S. golani*, mezi kterými nedochází k toku genů a jižní (*S. carmeli* a *S. golani*), mezi kterými k výměně genů dochází (Nevo et al. 1994; Karanth, 2004).

U slepce *Spalax galili*, se hovoří o probíhající speciaci (Hadid et al. 2013; Lövy et al. 2015; Šklíba et al. 2016). Ta by měla probíhat na místech se dvěma typy půdy s velmi odlišnými ekologickými charakteristikami: čedič a vápenec. Čedičová půda obsahuje větší potravní nabídku, je vlhčí a těžší než vápenatá půda (Lövy et al. 2015). Mezi oběma populacemi neexistuje geografická bariéra, která je odděluje, aby se dalo uvažovat o možnosti alopatrické speciace. K rozdělení obou populací došlo nejspíše před 0.2-0.4 miliony let, ohledně jejich rozdělení je však řada nejasností např. zda mezi nimi nedochází k sekundárnímu kontaktu (Li et al. 2015). Výzkum zabývající se mikrosatelity ukázal, že oproti předpokladům dochází mezi druhy k toku genů (dochází k migraci mezi oběma typy půdy) (Dovičicová unpubl. data). Mezi populacemi z obou typů půd byly nalezeny rozdíly v haplotypech mitochondriální DNA, cirkadiální aktivitě ale také byl zjištěn rozdíl v klidovém metabolismu, kdy hodnoty byly vyšší u jedinců z čedičové půdy (Hadid et al. 2013). U obou populací byla zjištěna selekce odlišných genů (Li et al. 2015). U populací z čedičové půdy probíhala převážně selekce genů smyslového vnímání, svalů, metabolismu a energetiky, zatímco u populací z vápencových půd jsou více selektovány geny zaměřené na výživu a neurogenetiku (Li et al. 2015). Rozdílné selekční tlaky mohou vést ke genetické divergenci mezi populacemi, které vedou k sympatrické speciaci (Hadid et al. 2013). Příčinou genetické divergence nemusí být pouze adaptace na charakteristiku prostředí. Některé behaviorální rozdíly nemusí být dané druhovými rozdíly, ale mohou být způsobeny například rozdílnou populační hustotou, která způsobí odlišné chování (Šklíba et al. 2016). Rozdílné ekologické podmínky mají vliv i na hustotu obou populací. Populační hustota slepců byla ve vápencové půdě 5x nižší než v čedičové (Lövy et al. 2015). Přestože se předpokládalo, že vyšší aktivita bude u jedinců z vápenaté půdy, kde je menší nabídka potravy, a tedy bude třeba většího úsilí

k dosažení potravy, větší aktivita byla zjištěna na čedičové půdě (Šklíba et al. 2016). Rozdílný typ aktivity není dán odlišnými adaptacemi na různé půdy, ale vyšší aktivitou těchto jedinců kvůli potřebě obrany a patrolování teritoria před ostatními jedinci. (Šklíba et al. 2016).

Tab. IV: Faktory ovlivňující distribuci podzemních hlodavců.

| Druh | Lokalita /země | Distribuce podle autorů | Biotop | | Potrava | Soc. syst. | Dominance | Posun znaku A/N | Velikost | Další rozdíly | Distribuce podle mne | Reference |
|--|----------------|-------------------------|---------------------------------------|-----------------------|--------------------------------------|------------|--|-----------------|----------|--|----------------------|---|
| | | | Půda | Vegetace | | | | | | | | |
| <i>Heliophobius argenteocinereus</i> | Nyika, Keňa | sympatrie | měkká 300-400 N/cm ² | 72 g/m ² | geofyty | sol. | netestováno | N | 180 g | vyšší nadmořská výška, delší hustější srst | parapatric? | Šumbera et al. 2007 Lövy et al. 2012 |
| <i>Fukomys whytei</i> | | | tvrdá 605 N/cm ² | 277 g/m ² | geofyty | soc. | | N | 125 g | menší nadmořské výšky, kratší srst | | |
| <i>Cryptomys hottentotus hottentotus</i> | Západní Kapsko | sympatrie | jílovitá nezměřeno | 3,2 g/cm ² | geofyty (90 %) | soc. | spekuluje se o dominanci <i>C. h. hottentotus</i> nad <i>G. capensis</i> | N | 90 g | tunely do 35 cm pod zem | alotopie | Davies & Jarvis, 1986; Reichman & Jarvis, 1989; Bennett & Jarvis, 1995 Robb et al. 2012; Okrouhlík unpubl. data |
| <i>Georychus capensis</i> | | | jílovitá 200 N/cm ² | 2,3 g/cm ² | geofyty (80 %) trávy (20 %) | sol. | | N | 180 g | | | |
| <i>Bathyergus suillus</i> | | | písčitá 157 N/cm ² | 3,5 g/cm ² | trávy (80 %) | sol. | | N | 620 g | tunely 45-60 cm hluboko | | |
| <i>Tachyoryctes splendens</i> | Loita, Keňa | sympatrie | hluboká, úrodná, vlhká | data chybí | trávy | sol. | <i>T. splendens</i> by měl být dominantní | N | 200 g | adaptace na nadzemí, oblasti s více srážkami >500 mm | parapatric | Kingdon, 1974 |
| <i>Heliophobius argenteocinereus</i> | | | měkká a suchá | data chybí | geofyty | sol. | | N | 180 g | suché oblasti, málo srážek | | |

| Druh | Lokalita/ země | Distribuce podle autorů | Biotop | | Potrava | Soc. syst. | Dominance | Posun znaku A/N | Velikost | Další rozdíly | Distribuce | Reference |
|---------------------------------------|-------------------------|-------------------------------|--------------------------------------|----------------|---|---------------|--|-----------------------|----------|---|------------|---|
| | | | Půda | Vegetace | | | | | | | | |
| <i>Thomomys botae limpiae</i> | Limpia kaňon, USA | sympatrie | vlhká, písčítá (12 % jílu) | nejsou data | luční byliny, sukulenty | sol. | předpoklad dominance <i>P. castanops</i> nad <i>T. b. limpiae</i> | N | 115 g | vyhýbá se suchým, těžkým půdám | parapatric | Miller, 1964 Reichman & Baker, 1972 Best, 1973 |
| <i>Cratogeomys castanops</i> | | | sušší, větší obsah jílu (25 %) | nejsou data | kořeny pouštních keřů, př. Juka | sol. | | N | 270 g | schopen obývat i vlhčí půdy | | |
| <i>Thomomys clusius</i> | Wayoming , USA | sympatrie | odvodněná jílovitá | pokryv 30 % | listy bylin (<i>Atriplex gardneri</i>) | sol. | netestováno | N | 60 g | mírné svahy, bez sutin | alotopie | Keinath et al. 2014 Miller, 1964 Cudworth & Grenier, 2015 |
| <i>Thomomys talpoides</i> | | | spíše mělká, písčítá | pokryv 50 % | luční byliny, trávy | sol. | | N | 110 g | horské hřebeny | | |
| <i>Geomys bursarius</i> | Oakdale, USA | parapatric | vlhká jílovitá | data chybí | byliny | sol. | netestováno | N | 450 g | červeno- hnědý | parapatric | Heaney. 1985 |
| <i>Geomys lutescens</i> | | | písčítá | data chybí | byliny | sol. | | N | 170 g | žluto-hnědý | | |
| hybrid | | | suchá jílovitá | data chybí | byliny | sol. | | N | 300 g | středně hnědý | | |
| <i>Ctenomys talarum</i> | Necochea, Brazílie | sympatrie | jílovitá | pokryv 57 % | trávy | sol. | <i>C. australis</i> dominantní a agresivnější | N | 120 g | světlé zbarvení, hustší srst | alotopie | Vassallo et al. 1991 Vassallo & Busch, 1992 Vassallo, 1993 |
| <i>Ctenomys australis</i> | | | písčítá | pokryv 25 % | trávy | sol. | | N | 400 g | tmavé zbarvení | | |

| Druh | Lokalita/ země | Distribuce podle autorů | Biotop | | Potrava | Soc. syst. | Dominance | Posun znaku A/N | Velikost | Další rozdíly | Distribuce podle mne | Reference |
|--------------------------------|-----------------------------------|---|---|--|---------|---------------|-------------|---------------------------------|--------------|---|----------------------------|---|
| | | | Půda | Vegetace | | | | | | | | |
| <i>Ctenomys minutus</i> | Rio Grande do Sul, Brazílie | dříve sympatrie, nyní spíše parapatric | měkká písčítá 2,8 kg/m ² | 25 g/cm ² | trávy | sol. | netestováno | A -redukce délky lebky | 180 g | v alopatrii volí spíše měkčí půdy | alotopie | Kubiak et al. 2015; 2017 a; 2017 b |
| <i>Ctenomys flamarioni</i> | | | tvrdá písčítá 3,7 kg/m ² | 20 g/cm ² | trávy | sol. | | A -delší lebka | 240 g | | | |
| <i>Spalax galili</i> | Rihaniya, Izrael | sympatrie | čedičová 34 N/cm ² | nadzemní 643 g/m ² podzemní 100 g/m ² | geofyty | sol. | netestováno | N | 110-120 g | vyšší klidový metabolismus | alotopie | Hadid et al, 2013; Lovy et al. 2015; Šklíba et al. 2016 |
| | | | vápencová 17 N/cm ² | nadzemní 445 g/m ² podzemní 73 g/m ² | geofyty | sol. | | N | 120-130 g | 5x nižší popul. hustota | | |

Parametry použité v tabulce: Půda-tvrdość půdy uváděná buď v N/cm², kg/m² nebo není uvedena, pokud data nebyla změřena. Vegetace-uváděno množství rostlinné biomasy v g/m², g/cm² nebo byl získán údaj pouze o procentech plochy pokryté vegetací či data chybí. Soc. syst. - sociální systém (sol.- soliterní, soc.- sociální). Posun znaku-A: byl testován + uvedený rozdíl, N: netestováno.

4. Metody výzkumu

Existuje řada způsobů, jak zkoumat vztahy mezi konkurujícími si druhy s podobnými ekologickými nároky. Vztahy lze studovat v kontrolovaných podmínkách v laboratoři, nebo v přírodě přímo v místě kontaktu obou zkoumaných druhů. Mezi nejčastěji používané metody patří studium agresivních interakcí a pokusy založené na odstranění jednoho druhu z místa kontaktu (Anderson et al. 2002 b).

4.1. Analýza habitatových nároků

U druhů s předpokládanou kompeticí je vhodné porovnat jejich biotopové nároky, kam patří například vegetace, půda a potrava. Ze získaných informací lze určit, zda si druhy budou konkurovat (podobné biotopové nároky) či nikoli.

Habitatové nároky podzemních savců lze zkoumat pomocí hodnocení vegetace a pomocí analýzy vlastností půdy. Mezi zkoumané parametry potravy lze zařadit převážně nadzemní a podzemní biomasu a hustotu potravy. Nejčastějšími parametry zabývajícími se vlastnostmi půdy jsou tvrdost, objemová hmotnost, vlhkost, obsah a podíl hrubých fragmentů (Lövy et al. 2012). Pomocí těchto charakteristik byly zkoumány oblasti obývané rypošem stříbřitým (*Heliophobius argenteocinereus*) a *Fukomys whytei* (Lövy et al. 2012), ale také v oblasti obývané dvěma populacemi slepce (*Spalax galili*) (Lövy et al. 2015). Na základě informací, zjištěných ohledně jednotlivých druhů a ekologických podmínek prostředí, které obývali, bylo možné zjistit, zda si druhy konkurují, či obývají odlišné habitaty (Lövy et al., 2012; 2015).

Analýzu potravy druhů lze provádět také z obsahu žaludku (Achura & Rodriguez, 2016), ze vzorků stolice (Lopes et al. 2015) či z tělesných tkání (Rob et al. 2012). Lopes a kol. (2015) prováděli u tukotuka (*Ctenomys flamarioni*) a tukotuka menšího (*Ctenomys talarum*) analýzu potravy ze vzorku trusu, kdy z něj získali DNA rostlin. Získané DNA bylo porovnáno s DNA rostlin vyskytujících se v okolí podzemních chodeb. Následovalo určení konzumovaných druhů a jejich množství v potravě (Lopes et al. 2015). Výsledky ukazují větší variabilitu potravy u tukotuka menšího složenou z lipnicovitých (51%), bobovitých (15%), aralkovitých (15%), hvězdnicovitých (12%) a toješťovitých (3%) rostlin, zatímco potrava *Ctenomys flamarioni* byla složená pouze z lipnicovitých (66%), aralkovitých (32%) a hvězdnicovitých (1%) rostlin (Lopes et al. 2015). Robb a kol. (2012) se ve své studii zaměřili na porovnání typu potravy a odlišnostmi mezi třemi druhy rypošů (rypoše kapského, rypoše prasečího a rypoše hotentotského) v Západním Kapsku z dlouhodobého hlediska za pomoci

zkoumání izotopů ve třech typech tkání (krev, dráp a srst). Z krve byly schopni zjistit složení aktuální potravy, z drápů potravu, kterou zvířata využívala na jaře a začátkem léta a ze vzorků srsti poté dlouhodobější potravu. Větší rozdíly mezi druhy byly nalezeny pouze u drápů a srsti. Ze všech tří druhů je rypoš prasečí nejvíce závislý na trávě (až 80 %) a nejméně na geofytech, potrava rypose kapského se skládala zejména z geofytů (80 %) a většího množství trav (až 20 %). Potrava rypose hotentotského byla složena převážně z geofytů (90 %) s malým podílem trav (Robb et al. 2012)

Ecological niche modelation

Ecological niche modelation je metoda, jejíž smyslem je odhadnout makroklimatické charakteristiky jednotlivých druhů (např. srážky a teplota). Podle získaných charakteristik lze poté hledat místa, kde se tyto charakteristiky potkávají u více druhů a může docházet ke kompetici. Metodu modelace nik lze použít jak u suchozemských, tak i vodních ekosystémů (Elith & Leathwick, 2009).

Další metodou zabývající se modelací nik patří využití algoritmu Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction (GARP) (Anderson et al. 2002 a). Tento přístup využívá sesbírané informace o lokalitě výskytu druhu spolu s daty o prostředí, za účelem vytvoření modelu environmentálních požadavků druhu na výběr niky. Takto vytvořený model je poté promítnut do geografického prostoru jako mapa potenciálního výskytu druhu. GARP vyhledává asociace mezi environmentálními charakteristikami míst s potvrzeným výskytem druhu s lokalitami, kde výskyt ještě není potvrzen. Tímto způsobem lze objevit i předpovídat místa, na nichž se druh mohl také vyskytovat (Stockwell & Noble, 1992). Tento typ modelace byl použit pro nalezení potenciální geografické distribuce dvou druhů z čeledi pytloušovitých (Heteromyidae) na severozápadě Jižní Ameriky. Výsledkem byl GARPem uváděný výskyt druhu *Heteromys australis* po celých horských oblastech s vlhkým klimatem na severozápadu a v některých vlhčích nížinách, zatímco u *Heteromys anomalus* je předpokládán výskyt v suchých oblastech karibského pobřeží a v údolí And (Anderson et al. 2002 a).

Nevýhodou použití GARP algoritmu je, že nezahrnuje většinu proměnných, které ovlivňují výskyt druhu v oblasti, zatímco v současnosti dostupné digitální mapy (GIS), dokáží poskytnout dostatečné množství environmentálních údajů, pro lepší odhad distribuce (Elith & Leathwick, 2009). Tento model označuje oblasti s potenciálně vhodnými podmínkami pro daný druh, avšak jen málo druhů obývá všechny oblasti s vhodnými podmínkami, některé oblasti mohou být obsazeny blízkými příbuznými druhy s podobnými ekologickými nároky nebo

se do této oblasti druh nebyl schopen rozšířit či v oblasti vyhynul (Anderson et al. 2002 b). Modelace výskytu pomocí GISu byla použita pro zjištění výskytu a hledání vhodného biotopu myšivky horské (*Sicista betulina*) (Weiter et al. 2002). Studie ukázala, že myšivka preferuje oblasti v blízkosti potoka s rovným terénem, severovýchodní a jihovýchodní expozici s nadmořskými výškami od 700 do 900 m.n.m. (Weiter et al. 2002). Za pomoci GISu lze objevit i místa s možným společným výskytem druhů s podobnými ekologickými nároky a napomoci odhalit kompetitivní vyloučení či uvolnění (Anderson et al. 2002 b). Technika modelování pomocí GISu byla použita k testování environmentální a geografické předpovědi kompetitivního vyloučení či uvolnění u čeledi pytloušovitých (Heteromyidae) na základě předchozího výzkumu pomocí metody GARP (Anderson et al. 2002 a)

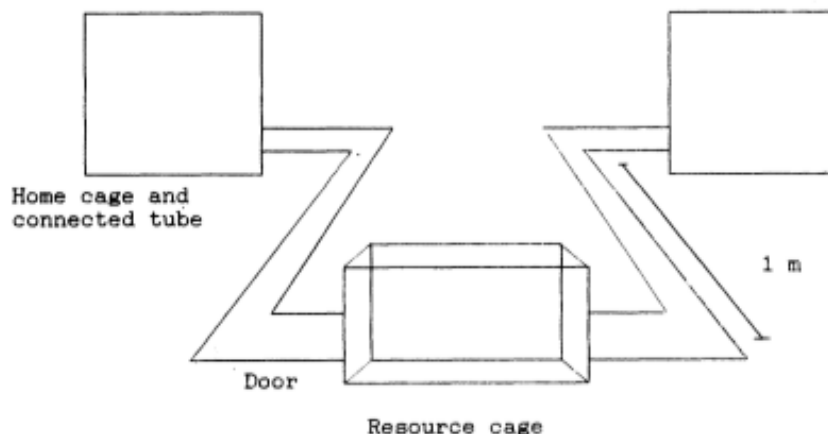
Ekologická modelace nik byla použita pro dokumentaci výskytu a ekologických podmínek prostředí využívaného podzemními hlodavci z čeledi tukotukovitých (*Ctenomyidae*), tukotuko menšího (*Ctenomys minutus*) a *Ctenomys flamarioni* (Kubiak et al. 2017 a). Pro oba druhy byly vytvořeny modely potenciálního výskytu a na základě těchto modelů byly objeveny oblasti s možným společným výskytem. V těchto oblastech se vyskytovaly vhodné habitaty pro oba druhy, ale nebyly objeveny žádné důkazy, že by se zde druhy vzájemně vyskytovaly (Kubiak et al. 2017 a).

4.2. Studium agresivních interakcí

Behaviorální interakce mezi druhy, jako například agresivita, mohou mít vliv na koexistenci druhů a evoluční procesy, které v některých případech mohou vést až k posunu znaku (Grether et al. 2017). Agrese je dominantní formou přímé kompetice mezi živočichy (Grether et al. 2013).

Laboratorní pokusy obvykle probíhají na základě pozorování interakcí zvířat, kdy můžeme pozorovat chování, které nemusí být v přírodě vidět. Pokusy umožňují přesněji definovat vztahy mezi druhy a určit agresivnější či dominantní druh, který by mohl vytěsnit kompetitivně slabší druh (Grether et al. 2017). K takovým pokusům se může použít například aparatura na obr. 9. (Nevo et al. 1975), která byla používána i dalšími autory (Vassallo & Busch, 1992) Tento systém se skládá ze dvou domácích boxů (jeden pro každý z testovaných druhů), propojených se zdrojovým boxem, ve kterém je potrava. Propojení domácích boxů se zdrojovým je tvořeno tunelem. Do aparatury jsou vloženy oba druhy, každý do svého boxu, a pak následuje otevření vchodu do zdrojového boxu. Dojde-li mezi oběma jedinci ke kontaktu, lze podle chování vyhodnotit vzájemné vztahy obou druhů (Nevo et al. 1975). Použít se dá i jednodušší verze, kdy jedince obou druhů vložíme do akvária rozděleného přepážkou, kterou

lze vyjmout a umožnit vzájemný kontakt (Eileen & Baker, 1974). Kontakt obou druhů lze umožnit okamžitě po vložení do akvária, popř. jeden z druhů nechat v akváriu aklimatizovat po několik hodin či dní a poté vložit další druh (Sheppard, 1971). Eileen a Baker při svých pokusech přišli s poznatkem, že chování druhů a větší či menší agresivitu může ovlivnit reprodukční sezóna jednoho z druhů (Eileen & Baker, 1974).



Obr. 9: Aparatura na pozorování agresivních interakcí podle Neva (Vassallo & Busch, 1992).

Ve volné přírodě se může pozorovat chování druhů bez stresu z manipulace, avšak prostředí, ve kterém se druhy vyskytují, může pozorování komplikovat zejména v tom, že dochází jen k minimu interakcí (Brown, 1971). Tento problém lze vyřešit pomocí tzv. krmicí stanice, jež obsahuje oblíbenou potravu pozorovaných druhů a umožní snazší pozorování interakcí mezi druhy, což se ukázalo jako efektivní při studiu čipmanků (Brown, 1971). Další možností, využívané velmi často u ptáků, je použití hlasových nahrávek (Freeman, 2016.) nicméně takové pozorování je téměř nemožné u podzemních hlodavců kvůli jejich skrytému způsobu života.

4.3. Přesun do uvolněného habitatu (habitat shift)

Vliv kompetice na výskyt v nějakém prostoru lze zkoumat pomocí metody založené na odstranění jednoho z druhů (obvykle dominantnějšího). Tento přístup lze použít, jak při zkoumání vnitrodruhové (Marra et al. 1993), tak i mezidruhové kompetice (Vassallo, 1993; Maitz & Dickmen, 2001; Klemetsen et al. 2002). Prvním krokem je určení kompetitivně silnějšího druhu v případě mezidruhové kompetice, což následuje odstranění jedinců dominantnějšího druhu (Marra et al. 1993; Maitz & Dickmen, 2001).

Tento experiment může být relativně krátkodobý (jeden rok), ale i trvající mnoho let, jako tomu bylo v případě jezera Takvanth (Klemetsen et al. 2002). V rámci experimentu bylo

z jezera vyloveno 31 tun sivena severního (*Salvelinus alpinus*), který měl mít nepříznivý vliv na populace pstruha obecného (*Salmo trutta*) a koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*). Odlov sivena měl příznivý vliv na růst populace pstruha. Po 20 letech od výlovu došlo díky snížení kompetitivního tlaku k ustálení a vyrovnaní počtů pstruha a sivena a také se zvětšila průměrná velikost všech tří druhů (Klemetsen et al. 2002).

Zda má vliv na výskyt druhu v oblasti vliv kompetice bylo zjišťováno v případě krysy v Austrálii (Maitz & Dickmen, 2001). Pomocí telemetrie bylo zjištěno, že krysa (*Rattus fuscipes*) se vyskytuje spíše v lesním biotopu a méně ve vřesovištích, zatímco krysa bahenní (*Rattus lutreolus*), se nachází pouze ve vřesovištích. Po odstranění krysy bahenní z vřesovišť došlo během krátké doby k přesunu krysy do vřesovišť, která jak se ukázalo jsou bohatší na potravu (Maitz & Dickmen, 2001). Podobný experiment byl proveden Vassallem (1993) na dvou druzích fosoriálních hlodavců z čeledi tukotukovitých (viz výše). V tomto případě je možné, že distribuce druhů je způsobena habitatovými preferencemi a ne kompeticí, i když autor uznává, že jeden rok je krátké období a změna by se mohla ukázat až v dlouhodobějším horizontu (Vassallo, 1993).

4.4. Morfologické rozdíly a posun znaku

Hlavním cílem morfometrie je studium tvarů, což je v biologii použito k popisu organismů (Adams et al. 2004). Tradiční morfometrie je provedena za pomoci měření lineárních vzdáleností (délka, šířka, výška), někdy se počítá také s poměry a úhly. Metoda se používá k popisu vzorců tvarových variací uvnitř a mezi skupinami. Výhodou je jednoduchost, to s sebou však nese i určité problémy. Největší problém je to, že měření lineární vzdálenosti je obvykle korelované s velikostí, což činí analýzu tvaru obtížnou. Z tohoto důvodu byla vytvořena sofistikovanější metoda zvaná geometrická morfometrie (Adams et al. 2004).

Geometrická morfometrie používá k popisu tvaru množinu orientačních bodů. Orientační bod je tvořen dvou či třírozměrným bodem popsáním za pomoci přesně definovaného souboru pravidel. Výsledky metody přímo závisí na kvalitě orientačních bodů (Gelšvartas, 2010). Zvolení správných orientačních bodů, které mají evoluční význam, je třeba s vynaložením velkého úsilí. Vybrané body se musí vyskytovat na každém ze studovaných organismů. Největší nevýhodou metody je, že v některých případech mohou být dostupné orientační body nedostatečné k zachycení tvaru objektu (Gelšvartas, 2010).

V praxi může geometrická morfometrie pomoci nalézt funkční rozdíly mezi blízkými příbuznými druhy. Metoda byla použita například u rodu *Leposternom* z čeledi dvouplazovitých (*Amphisbaenidae*) v Jižní Americe s alotopickým výskytem Rod

Leptosternom se vyznačuje podzemním způsobem života a jejich lebka slouží jako nástroj na hloubení nor v zemi. Lopatovitý tvar jejich hlavy je nejlépe specializovaný ke kopání v zemi. Mezi jednotlivými alotopickými druhy tohoto rodu vznikají rozdíly ve tvaru lebky, které jsou způsobeny rozdílnou velikostí těla a geografickými faktory mezi které patří odlišné klima či odlišný typ půdy (Hohl et al. 2018). Hohl (2018) s týmem ve své studii porovnával pět druhů z rodu *Leptosternom* s překrývajícím se výskytem a byly zjištěny morfologické rozdíly ve stavbě a velikosti lebky. Nalezené rozdíly ve stavbě lebky mohou způsobit modifikace síly skusu a ovlivnit rychlost hrabání jednotlivých druhů, ale mohou mít vliv i na druh potravy a pohybové schopnosti. Posun znaku mezi druhy umožňuje druhům využívat odlišnou niku a tím se vyhnout kompetici (Hohl et al. 2018).

Podobná studie vznikla na podzemních hlodavcích pytlonoších (*Geomys*) a zabývala se mezidruhovou morfometrickou variabilitou u sedmi druhů. Zaměřila se na rozdíly ve stavbě lebečních a postkraniálních kostí. Tyto rozdíly ve stavbě kostí měli za úkol pomoci rozlišit jednotlivé druhy a ukázat jakým směrem se ubírala jejich speciace. Ze studie vyplynulo, že mezi druhy dochází k habitatové specializaci (Mauk et al. 1999).

Geometrická a tradiční morfometrie nám umožňují efektivně zkoumat posun znaku (character displacement). Posun znaku byl poprvé popsán Brownem a Wilsonem (1956). Autoři zjistily, že příbuzné druhy (např. sovy) jsou od sebe v alopatrii téměř nerozeznatelné, avšak v oblastech společného výskytu se u nich vyskytují znaky, díky kterým je lze snadno odlišit (odlišná délka křídel) (Gehlbach, 2003). Příčina vzniku posunu znaku může mít ekologický charakter, kdy je posun znaku způsoben kompeticí. Výsledkem jsou odlišné požadavky na niky, které oba druhy využívají (Brown & Wilson, 1956).

O evolučním významu posunu znaků se dlouho diskutovalo a hledal se správný způsob, jak posun znaku zkoumat (od použitých statistických metod, výběru druhů a volbou správných morfologických znaků a jejich funkčním významu až po důkazy o rozdělení zdrojů) (Dayan & Simberloff, 2005). Schluter & McPhail (1992) zformulovali kritéria, která by měla být pro zjištění posunu znaku splněna. Zkoumaný znak nemohl vzniknout náhodně, měl by mít genetický základ a morfologické rozdíly by měly odrážet využívání odlišných zdrojů. Oblasti společného a alopatrického výskytu by se neměla výrazně lišit ve složení potravy, klimatu, či jiných environmentálních faktorech, které by mohly ovlivnit fenotyp. A konečně měli by existovat nezávislé důkazy o kompetici mezi druhy (Schluter & McPhail 1992).

Existuje řada studií, které se zabývaly posunem znaku u nejrůznějších taxonů, ať už se jedná o savce, plazy, ptáky, obojživelníky, hmyz či dokonce rostliny (přehled viz. Dayan & Simberloff, 2005). Masožraví savci patří mezi nejvíce studované živočichy, jelikož se mezi nimi nachází řada druhů s velkým geografickým rozšířením a velkou morfologickou variabilitou (Simberloff et al. 2000; Sidorovich et al. 1999), díky které jsou schopni lovit různě velkou kořist (Gittleman, 1985). Příkladem je studie zabývající se změnou velikosti norka evropského (*Mustela lutreola L.*) před a po příchodu tchoře tmavého (*Mustela putorius L.*) na území Běloruska. Po příchodu tchoře došlo ke zmenšení velikosti norka (Sidorovich et al. 1999).

U Galapážských pěnkav byl na ostrovech zjištěn zrychlený vývoj morfologických rozdílů mezi jednotlivými druhy oproti kontinentům, nejspíše v důsledku adaptace na nová prostředí (Schluter, 1988). V oblastech společného výskytu výřečka amerického (*Megascops asio*) a výřečka západního (*Otus kennicottii*) dochází ke zkrácení délky křídla u výřečka západního (Gehlbach, 2003).

Posun znaku za pomoci geometrické morfometrie byl zkoumán u podzemních hlodavců z čeledi tukotukovitých tukotuko menšího (*Ctenomys minutus*) a *Ctenomys flamarioni*. Výsledky analýzy posunu znaku ukázaly redukci velikosti lebky u tukotuko menšího (Kubiak et al. 2017 a). (viz výše)

5. Závěr

Se syntopickým výskytem se u podzemních hlodavců nejspíše nesetkáme. Společný výskyt druhů, ve většině případů uváděný jako syntopický, se po bližším prozkoumání habitatových nároků jednotlivých druhů jeví spíše jako alotopický. Při alotopickém výskytu, dochází u podzemních hlodavců ke specializaci na odlišný mikrohabitat, lišící se např. odlišnými klimatickými podmínkami (teplota, srážky), tvrdostí a typem půdy nebo rozdílnou vegetací. Specializace na odlišný mikrohabitat také umožňuje podzemním hlodavcům úspěšně se vyhýbat kompetici, přestože u některých druhů bylo zaznamenáno dominantní chování. Další možností, jak se mohli podzemní hlodavci vyhnout kompetici je pomocí posunu znaku. Posun znaku byl však testován pouze u jedné dvojice společně se vyskytujících podzemních hlodavců, a i v tomto případě lze spekulovat, zda nevznikl specializací na odlišné mikrohabitaty.

6. Reference

Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E. (2004) Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71, 5-16.

Adams D. C., Rohlf, F. J., (2000) Ecological character displacement in *Plethodon*: Biomechanical differences found from a geometric morfometric study. *Proceedings of the National Academy of Science* 97, 4106-4111.

Achurra A., Rodriguez P. (2016) Syntopy in subterranean fauna: Trophic specialisation in two new species of *Rhyacodrilus* Bretscher, 1901 (Annelida, Clitellata, Rhyacodrilinae). *Journal of comparative zoology* 261, 1-11.

Aliabadian M., Kaboli M., Nijman V., Vences M. (2009) Molecular Identification of Birds: Performance of Distance-Based DNA Barcoding in Three Genes to Delimit Parapatric Species. *PLoS ONE* 4, 4119.

Almeida-Gomez M., Hatano F. H., Monique V. S., Rocha C. F. D. (2007) Diet and microhabitat use by two Hylodinae species (Anura, Cycloramphidae) living in sympatry and syntopy in a Brazilian Atlantic Rainforest area. *Séria Zoologia* 97, 27-30.

Anderson R. P., Gómez-la Verde M., Peterson A. T. (2002 a) Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology & Biogeography* 11, 131-141.

Anderson R. P., Peterson A. T., Gomez-la Verde M. (2002 b) Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98, 3–16.

Ansell W. F. H., Dowsett R. J. (1988) *Mammals of Malawi. An annotated check list and atlas.* The Trendine Press, Zennor, St. Ives, Cornwall.

Arif S., Adams D. C., Wicknick J. A. (2007) Bioclimatic modelling, morphology, and behaviour reveal alternative mechanisms regulating the distributions of two parapatric salamander species. *Evolutionary Ecology Research* 9, 843-854.

Augros S., Fabulet P. Y., Hawlitschek O. (2017) First report of the co-existence of the three endemic *Phelsuma* species of Mayotte Island (Indian Ocean) in anthropogenic habitats. *The Herpetological Bulletin* 140, 20-22.

Barluenga M., Stölting K. N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A. (2006) Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439, 719-723.

Barun A., Simberloff D., Meiri S., Tvrtković N., Tadić Z. (2015) Possible character displacement of an introduced mongoose and native marten on Adriatic Islands, Croatia. *Journal of Biogeography* 42, 2257-2269.

Begon M., Townsend C. R., Harper J. L. (2005) *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4th edition, Wiley-Blackwell.

Bennett N. C., Jarvis J. U. M. (1995) Coefficients of digestibility and nutritional values of geophytes and tubers eaten by southern African mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). *J. Zool.* 236, 189-198.

Bennett, N.C. & Faulkes, C.G. (2000). *African mole-rats: ecology and eusociality*. Cambridge: Cambridge University Press.

Beolochini F., Loy A. (2004) Diet of syntopic moles *Talpa romana* and *Talpa europaea* in central Italy. *Mamm. Biol.* 69, 140-144.

Best, T. L. (1973) Ecological separation of three genera of pocket gophers (Geomyidae). *Ecology* 54, 1311-1319.

Brannon P. M. (2000) Niche relationships of two syntopic species of shrews, *Sorex fumeus* and *S. cinereus*, in the southern Appalachian mountains. *Journal of Mammalogy*, 81(4), 1053–1061.

Brown, J. H. (1971) Mechanisms of competitive exclusion between two species of Chipmunks. *Ecology* 52, 305-11.

Brown, W. L., Wilson, E. O. (1956) Character displacement. *Systematic Zoology* 5, 49–64.

Bueno A. A., Motta-junior J. C. (2004) Food habits of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural* 77, 5-14.

Buffenstein R. (2000) Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. *Life underground the biology of subterranean rodents*. Lacey, E. A., Patton J. L., Cameron G. N., The University of Chicago Press., Chicago, 62-110.

Bull C. M. (1991) Ecology of parapatric distributions. *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics* 22, 19-36.

- Busch C., Antinuchi S. D., Valle C., Kittlein M. J., Malizia A. I., Vassallo A. I., Zenuto R. R.** (2000) Population Ecology of Subterranean Rodents. Life underground the biology of subterranean rodents. Lacey, E. A., Patton J. L., Cameron G. N., The University of Chicago Press., Chicago, 183-226.
- Cain A. J.** (1953). Geography, Ecology and Coexistence in Relation to the Biological Definition of the Species. *Evolution*, 7, 76-83.
- Cameron G. N.** (1971) Niche overlap and competition in woodrats. *Journal of Mammalogy* 52, 288-96.
- Cicero C.** (2004) Barriers to sympatry between avian sibling species (*Paridae*. *Baeolophus*) in local secondary contact. *Evolution* 58, 1573-1587.
- Connell J. H.** (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35, 131-138.
- Coyone J. A.** (1992) Genetics and speciation. *Nature* 355, 511-515.
- Crawford R. J. M., David J. H. M., Williams A. J., Dyer B. M.** (1989) Competition for space: Recolonising seals displace endangered, endemic seabirds off Namibia. *Biological Conservation* 48, 59-72.
- Cudworth N. L., Grenier M. B.** (2015) *Thomomys clusius* (Rodentia: Geomyidae). *Mammalian species* 47, 57-62.
- Cutrerera A. P., Mora M. S., Antenucci C. D., Vassallo A. I.** (2010) Intra- and interspecific variation in home-range size in sympatric tuco-tucos, *Ctenomys australis* and *C. talarum*. *Journal of Mammalogy* 91, 1425-1434.
- Danielson B.J., Swihart R. K.** (1987) Home range dynamics and activity patterns of *Microtus ochrogaster* and *Synaptomys cooperi* in syntopy. *Journal of mammalogy* 68 (1), 160-165.
- Davies K. C., Jarvis J. U. M.** (1986) The burrow systems and burrowing dynamics of the mole-rats *Bathyergus suillus* and *Cryptomys hottentotus* in the fynbans of the south-western Cape, South Africa. *Journal of Zoology* 209, 125-147.
- Dayan T., Simberloff D.** (2005) Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters* 8, 875-894.

- Diamond J. M.** (1977) Continental and insular speciation in Pacific land birds. *Systematic Zoology*, 26, 263–269.
- Dieckmann U., Doebeli M.** (1999) On the origin of species by sympatric speciation. *Nature* 400, 354-357.
- Dieckmann U., Doebeli M., Metz A. J., Tautz D.** (2004) Adaptive speciation. Cambridge Cambridge Univ. Press. ISBN 0521828422.
- Dixon K. L.** (1989) Contact zones of avian congeners on the southern Great Plains. *Condor* 91, 15-22.
- Eileen A., Baker M.** (1974) Interspecific Aggressive Behavior of Pocket Gophers *Thomomys bottae* and *T. talpoides* (Geomyidae: Rodentia) *Ecology* 55, 671-673
- Elith, J., Leathwick, J. R.** (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 677–697.
- Ferry N., Dray S., Fritz H., Valeix M.** (2016) Interspecific interference competition at the resource patch scale: do large herbivores spatially avoid elephants while accessing water? *Journal of Animal Ecology* 85, 1574-1585.
- Fitzpatrick B. M., Fordyce J. A., Gavrillets S.** (2008) What, if anything, is sympatric speciation? *Journal of Evolutionary Biology* 21, 1452-1459.
- Footo A. D., Morin P. A., Durban J.W.** (2011) Out of the Pacific and back again: insights into the matrilineal history of Pacific killer whale ecotypes. *PLOS ONE* 6, e 24980.
- Ford J. K. B.** (2009) K-Killer whale: *Orcinus orca*. *Encyclopedia of Marine Mammals* 2, 650-657.
- Freeman B. G.** (2016) Strong asymmetric interspecific aggression between two sympatric New Guinean robins. *International journal of avian science* 158, 75-81.
- Gannon W. L.** (1998) Syntopy between Two Species of Long-Eared Bats (*Myotis evotis* and *Myotis auriculus*). *The Southwestern Naturalist*, 43, 394-396.
- Gannon W. L., Rácz G. R.** (2006) Character displacement and Ecomorphological analysis of two long-eared *Myotis* (*M. auriculus* and *M. evotis*) *Journal of Mammalogy* 87, 171-179.

Gavrilets S., Vose A. (2007) Case studies and mathematical models of ecological speciation. 2. Palms on an oceanic islands. *Molecular ecology* 16, 2910-2921.

Gehlbach F.R. (2003). Body size variation and evolutionary ecology of eastern and western screech owls. *Southwest. Nat.*, 48, 70–80.

Gelšvartas J. (2010) *Geometric morphometrics* [online], 1-4 [cit. 2019-04-15].
Dostupné z:
http://homepages.inf.ed.ac.uk/rbf/CVonline/LOCAL_COPIES/AV0910/gelsvartas.pdf

Grant P. R. (1972) Interspecific competition among rodents. *Annual Reviews* 3, 79-106.

Greenstone M. H. (1980) Contiguous Allotopy of *Pardosa ramulosa* and *Pardosa tuoba* (Araneae: *Lycosidae*) in the San Francisco Bay Region, and Its Implications for Patterns of Resource Partitioning in the Genus. *The American Midland Naturalist* 104, 305-311.

Grether G. F., Anderson C. N., Drury J. P., Kirschel A. N. G., Losin N., Okamoto K., Peiman K. S. (2013) The evolutionary consequences of interspecific aggression. *ANNALS of the New York academy of science* 1289, 48-68.

Grether G. F., Peiman K. S., Tobias, J. A., Robinson B. W. (2017). Causes and Consequences of Behavioral Interference between Species. *Trends in Ecology & Evolution*, 32, 760–772.

Hadid Y., Tzur S., Pavlíček T., Šumbera R., Šklíba J., Lövy M., Fragman-Sapir O., Beiles A., Arieli R., Raz S., Nevo E. (2013) Possible incipient sympatric ecological speciation in blind mole rats (*Spalax*). *PNAS* 110(7):2587-2592.

Haffer J. (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, 131–137.

Harrington L. A., Harrington A. L., Yamaguchi N., Thom M. D., Ferreras P., Windham T. R., Macdonald D. W. (2009). The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression. *Ecology*, 90, 1207–1216.

Hart K. M., Iverson A. R., Fujisaki I., Lamont M. M., Bucklin D., Shaver D. J. (2018) Sympatry or syntopy? Investigating drivers of distribution and co-occurrence for two imperiled sea turtle species in Gulf of Mexico neritic waters. *Ecology and Evolution* 8, 12656–12669.

Heaney L. R. (1985) Morphology, genetics, and ecology of pocket gophers (genus *Geomys*) in narrow hybrid zone. *Journal of the Linnean Society* 25, 301-317.

Heller H. C. (1971) Altitudinal zonation of Chipmunks (*Eu tamias*); interspecific aggression. *Ecology* 52, 312-319.

Hoffmann R. S., Wright P. L., Newby F. E. (1969) The Distribution of Some Mammals in Montana I. Mammals Other Than Bats. *Journal of Mammalogy* 50(3), 579-604.

Hohl L. S. L., Barros-Filho J. D., Rocha-Barbosa O. (2018) Skull variation in a shovel-headed amphisbaenian genus, inferred from the geometric morphometric analysis of five South American *Leposternon* species. *Wiley Morphology* 279, 1665-1678.

Hutchinson G. E. (1965) *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale Univ. Press., New Haven, Conn., 139.

Jones M., Bertola L. D., Razgour O. (2016) Predicting the effect of interspecific competition on habitat suitability for the endangered African wild dog under future climate and land cover changes. *Hystrix, the Italian Journal of Zoology* doi:10.4404/hystrix-27.1-11678.

Karant K. P., Avivi A., Beharav A., Nevo E. (2004) Microsatellite diversity in populations of blind subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi* superspecies) in Israel: speciation and adaptation. *Biological journal of the Linnean Society* 83, 229-241.

Keinath D. A., Griscom H. R., Anderson M. D. (2014) Habitat and distribution of the Wyoming pocket gopher (*Thomomys clusius*). *Journal of Mammalogy* 95, 803–813.

Key K. H. L. (1981) Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. *Systematic Zoology* 30, 425-458.

Kingdon J. (1974) Mole-rats, blesmols, root-rats. In: *East African Mammals*, vol II, Pt B (Hares and Rodents). Academic Press, London, p. 474–494.

Klemetsen A., Amundsen Per-A., Grotnes Per. E., Knudsen R., Kristoffersen R., Svenning M., A. (2002) Takvatn through 20 years: long-term effects of an experimental mass removal of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from a subarctic lake. *Environmental Biology of Fishes* 64, 39-47.

Kubiak B. B., Maestri R., T. S. de Almeida, Borges L. R., Galiano D., Fornel R., Thales R. O. de Freitas (2018) Evolution in action: soil hardness influences morphology in

a subterranean rodent (Rodentia: Ctenomyiidae). *Biological journal of the Linnean Society* 125, 766-776.

Kubiak, B. B., Galiano D., Thales R. O. de Freitas (2015) Sharing the space: Distribution, Habitat Segregation and Delimitation of a New Sympatric Area of Subterranean Rodents. *PLoS ONE* 10 (4), DOI: 10.1371/journal.pone.0123220.

Kubiak B. B., Galiano D., Thales R. O. de Freitas (2017 b) Can the environment influence species home-range size? Case study on *Ctenomys minutus* (Rodentia, Ctenomyiidae). *Journal of Zoology*, DOI: 10.1111/jzo.12444.

Kubiak B. B., Gutiérrez E. E., Galiano, Maestri D. R., Thales R. O. de Freitas (2017 a) Can Niche Modeling and Geometric Morphometrics Document Competitive Exclusion in a Pair of Subterranean Rodents (Genus *Ctenomys*) with Tiny Parapatric Distributions? *Scientific Reports* 7, DOI: 10.1038/s41598-017-16243-2.

Kullander S. (1986) *Cichlid fishes of the Amazon river drainage of Peru*. Stockholm: Swedish Museum of Natural History. 431 pp.

Lacey E. A., Patton J. L., Cameron G. N. (2000) *Life underground the biology of subterranean rodents*. The University of Chicago Press. Chicago.

Lanyon W. E. (1956) Ecological Aspects of the Sympatric Distribution of Meadowlarks in the North-Central States. *Ecology* 37, 98-108.

Lawson L. P., Bates J. M., Menegon M., Loader S. P. (2015) Divergence at the edges: peripatric isolation in the montane spiny throated reed frog complex. *BMC Evolutionary Biology* 15, 128.

Li K., Hong W., Jiao H., Wang, G. D., Rodriguez K. A., Buffenstein R., Zhao Y., Nevo E., Zhao H. (2015) Sympatric speciation revealed by genome-wide divergence in the blind mole rat *Spalax*. *PNAS Early Edition* 112, 11905-11910.

Liaolo P., Seoane J., Obeso J. R., Illera J. C. (2017) Ecological divergence among young lineages favours sympatry, but convergence among old ones allows coexistence in syntopy. *Global ecology and biogeography* 26, 601-608.

Lin Y. F., Chappuis A., Rice S., Dumont E. R. (2016) The effects of soil compactness on the burrowing performance of sympatric eastern and hairy-tailed moles. *Journal of zoology*

Lopes C. M., De Barba M., Boyer F., Mercier C., da Silva Filho P. J. S., Heidtmann L. M., Galiano D., Kubiak B. B., Langone P., Garcias, F. M., Gielly L., Coisac E., de Freitas T. R. O., Taberlet P. (2015) DNA metabarcoding diet analysis for species with parapatric vs sympatric distribution: case study on subterranean rodents. *Heredity* 114, 525-536.

Losin N., Drury J. P., Peiman K. S., Storch C., Grether G. F. (2016). The ecological and evolutionary stability of interspecific territoriality. *Ecology Letters*, 19, 260–267.

Lövy M., Šklíba J., Hrouzková E., Dvořáková V., Nevo E., Šumbera R. (2015) Habitat and Burrow System Characteristics of the Blind Mole Rat *Spalax galili* in an Area of Supposed Sympatric Speciation. *PLoS ONE* 10 (7)

Lövy M., Šklíba J., Chitaukali W. N., Šumbera R. (2012) Ecological characteristics in habitats of two African mole-rat species with different social system in an area of sympatry: implications for the mole-rat social evolution. *Journal of Zoology*, DOI: 10.1111/j.1469-7998.2011.00860.x

Loy A., Capanna E. (1998) A parapatric contact area between two species of moles: character displacement investigated through the geometric morphometrics of skull. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44, 151-164.

Loy A., Cassini M. H., Colangelo P., Febbraro M. (2017) Distribution, spatial interaction and niche analysis in three species of European moles (genus *Talpa*, Soricomorpha: Mammalia) in Italy. *Biological journal of the Linnean society* 20, 1-11.

Lundberg A. (1980) Why are the Ural Owl *Strix uralensis* and the Tawny Owl *S. aluco* parapatric in Scandinavia? *Scandinavian Journal of Ornithology* 11, 116-120.

M'Closkey R., T., Fieldwick B. (1975) Ecological separation of sympatric rodents (*Peromyscus* and *Microtus*). *Journal of mammalogy*, 56, 119-129.

Maitz W. E., Dickman C. R. (2001) Competition and habitat use in native Australian *Rattus*: is competition intense, or important? *Oecologia* 128, 526-538.

Malmquist M. G. (1985) Character displacement and biogeography of the pygmy shrew in northern Europe. *Ecology* 66, 372-377.

Marra P. P., Sherry T. W., Holmes R. T. (1993) Territorial Exclusion by a Long-Distance Migrant Warbler in Jamaica: A Removal Experiment with American Redstarts (*Setophaga ruticilla*). *The Auk: Ornithological Advances* 110, 565-572.

- Mauk C. L., Houck M. A., Bradley R. D.** (1999) Morphometric analysis of seven species of pocket gophers (*Geomys*). *Journal of mammalogy* 80, 499-511.
- Mayer F., Helversen O. V. (2001) Sympatric distribution of two cryptic bat species across Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 74, 365-374.
- McIntosh A. R., Townsend C. R., Crow T. A.** (1992) Competition for space between introduced brown trout (*Salmo trutta* L.) and a native galaxiid (*Galaxias vulgaris* Stokell) in a New Zealand stream. *Journal of fish biology* 41, 63-81.
- McNab B. K.** (1979) The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology* 60, 1010-1021.
- Melville J.** (2002) Competition and character displacement in two species of scincid lizards. *Ecology* 5, 386-393.
- Micancin J. P., Tóth A., Anderson R., Mette J. T.** (2012) Sympatry and syntopy of the cricket frogs *Acris crepitans* and *Acris gryllus* in southeastern Virginia, USA and decline of *A. gryllus* at the northern edge of its range. *Herpetological Conservation and Biology* 7, 276-298.
- Miller R. S.** (1964) Ecology and Distribution of Pocket Gophers (*Geomyidae*) in Colorado. *Ecology* 45, 256-272.
- Neet C. R., Hausser J.** (1990) Habitat Selection in Zones of Parapatric Contact Between the Common Shrew *Sorex araneus* and Millet's Shrew *S. coronatus*. *Journal of Animal Ecology* 59, 235-250.
- Nevo E.** (1995) Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenetic interfaces. *Acta Theriologica* 3, 9-31.
- Nevo E., Filippucci M. G., Redi C., Korol A., Beiles A.** (1994) Chromosomal speciation and adaptive radiation of mole rats in Asia Minor correlated with increased ecological stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, 8160-8164.
- Nevo E.** (1979) Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 10, 269-308.
- Nevo E., Naftaly G., Guttman R.** (1975). Aggression pattern and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 72, 3250-3254.

Odendaal F. J., Bull C. M. (1982) A parapatric boundary between *Ranidella signifera* and *R. riparia* (Anura: Leptodactylidae) in South Australia. *Australian Journal of Zoology* 30, 49-57.

Odum E. P. (1977) *Základy ekologie*. Academia 1

Partha R., Chauhan B. K., Ferreira Z., Robinson J. D., Lathrop K., Nischal K. K., Chikina M., Clark N. L. (2017) Subterranean mammals show convergent regression in ocular genes and enhancers, along with adaptation to tunneling. *Genomics and Evolutionary Biology* 6, e25884.

Peers M. J. L., Thornton D. H. & Murray D. L. (2013) Evidence for large-scale effects of competition: niche displacement in Canada lynx and bobcat. *Proceedings of the Royal Society* 280, 20132495.

Piálek L., Říčan O., Casciotta J., Almirón A., Zrzavý J. (2012) Multilocus phylogeny of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae), with biogeography of the *C. lacustris* group: Species flocks as a model for sympatric speciation in rivers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62, 46-61.

Pyron R. A., Burbrink F. T. (2010) Hard and soft allopatry: physically and ecologically mediated modes of geographic speciation. *Journal of Biogeography* 37, 2005-2015.

Reif J., Reifová R., Skoracka A., Kuczyński L. (2018) Competition-driven niche segregation on a landscape scale: Evidence for escaping from syntopy towards allotopy in two coexisting sibling passerine species. *Journal of Animal Ecology* 87, 774-889.

Reifová R., Kverek P., Reif J. (2011). The first record of a hybrid female between the common nightingale (*Luscinia megarhynchos*) and the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) in nature. *Journal of Ornithology* 152, 1063–1068.

Reichman O. J., Baker R. J. (1972) Distribution and movements of two species of pocket gopher (Geomyidae) in an area of sympatry in the davies mountains, Texas. *Journal of mammalogy* 53, 21-33.

Reichman O. J., Jarvis J. U. M. (1989) The Influence of Three Sympatric Species of Fossorial Mole-Rats (Bathyergidae) on Vegetation. *Journal of Mammalogy* 70, 763-771.

Riddle B.R., Hafner D.J. & Alexander L.F. (2000) Phylogeography and systematics of the *Peromyscus eremicus* species group and the historical biogeography of North American warm regional deserts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17, 145–160.

Rivas L. R. (1964) A reinterpretation of the concepts “Sympatric” and “Allopatric” with proposal of the additional terms “Syntopic” and “Allotopic”. *Systematic Zoology* 13, 42-43.

Robb G. N., Woodborne S., Bennett N. C. (2012) Subterranean Sympatry: An Investigation into Diet Using Stable Isotope Analysis. *PLoS ONE* 7 (11).

Rosellini S., Osorio E., Ruiz-González A., Pinerio A., Barja I. (2008) Monitoring the small-scale distribution of sympatric European pine martens (*Martes martes*) and stone martens (*Martes foina*): a multievidence approach using faecal DNA analysis and camera-traps. *Wildlife research* 35, 434-440.

Řičan O. (2017) Sympatry and syntopy of cichlids (Teleostei: Cichlidae) in the Selva Central, upper Ucayali river basin, Peru. *Check list* 13, 2146.

Savic I. R., Nevo E. (1990) The spalacidae: Evolutionary history, speciation and population biology. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*, 129-153.

Savolainen V., Anstett M. C., Lexer C., Hutton I., Clarkson J. J., Norup M. N., Powell M. P., Springate D., Salamin N., Baker W. J. (2006) Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 441, 210-213.

Semlitsch R. D. (1988) Allotopic distribution of two salamanders: Effects of fish predation and competitive interactions. *Copeia* 1988, 290-298.

Shigesada N., Kawasaki K., Teramoto E. (1979) Spatial segregation of populations. *Journal of Theoretical Biology* 79, 83-99.

Shirose L. J., Brooks R. J. (1995) Age structure, mortality, and longevity in syntopic populations of three species of ranid frogs in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 73, 1878-1886.

Schliewen U. K., Tautz D., Paabo S. (1994) Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature* 368, 629–623.

Schluter D., McPhail J.D. (1992). Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *Am. Nat.*, 140, 85–108.

Schluter D. (1988). Character displacement and the adaptive divergence of finches on islands and continents. *The American Naturalist* 131, 799–824.

Schmidt K. A., Earnhardt J. M., Brown J. S., Holt R. D. (2000) Habitat selection under temporal heterogeneity: exorcizing the ghost of competition past. *Ecology* 81, 2622-2630.

Schoener T.W. (1982) The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70, 586–595.

Schoener T. W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185, 164–168.

Sidorovich V., Kruuk H. & MacDonald D.W. (1999). Body size and interactions between European and American mink (*Mustela lutreola* and *M. vison*) in Eastern Europe. *Journal of Zoology* 248, 521–527.

Simberloff D., Dayan T., Jones C., Ogura G. (2000) Character displacement and release in the small indian mongoose, *Herpestes javanicus*. *Ecology* 81, 2086-2099.

Sluys M. V., Rocha C. F. D., Vrcibradic D., Galdino C. A. B., Fontes A. F. (2004) Diet, Activity, and Microhabitat Use of Two Syntopic *Tropidurus* Species (*Lacertilia: Tropiduridae*) in Minas Gerais, Brazil. *Journal of Herpetology* 38, 606-611.

Stockwell D.R.B. Noble I.R. (1992) Induction of sets of rules from animal distribution data: a robust and informative method of data analysis. *Mathematics and Computers in Simulation* 33, 385–390.

Svanbäck R., Bolnick D. I. (2007) Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society* 274, 839-844.

Symonds M. R. E., Elgar M. A. (2004) Species overlap, speciation and the evolution of aggregation pheromones in bark beetles. *Ecology letters* 7, 202-212.

Šklíba J., Lövy M., Koeppen S.C.W., Pleštilová L., Vitámvás M., Nevo E., Šumbera R. (2016) Activity of free-living subterranean blind mole rats *Spalax galili* (Rodentia: Spalacidae) in an area of supposed sympatric speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 118, 280–291.

Šumbera R., Zelová J., Kunc P., Knížková I., Burda H. (2007) Patterns of surface temperatures in two mole-rats (Bathyergidae) with different social systems as revealed by IR-thermography. *Physiology & Behavior* 92, 526–532.

Šumbera R., Krásová J., Lavrenchenko L. A., Mengistu S., Bekele A., Mikula O., Bryja J. (2018) Ethiopian highlands as a cradle of the African fossorial root-rats (genus: *Tachyoryctes*), the genetic evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 126, 105-115.

Tallian A., Aordiz A., Metz M. C., Milleret C., Wikenros C, Smith D. W., Stahler, D. R., Kondberg J., MacNulty D. R., Wabakken, P., Swenson J. E., Sand H. (2017) Competition between apex predators? Brown bears decrease wolf kill rate on two continents. *The Royal Society, Collection* 284,

Thiéry A. (1991) Multispecies coexistence of branchiopods (Anostraca, Notostraca & Spinicaudata) in temporary ponds of Chaouia plain (western Morocco): sympatry or syntopy between usually allopatric species. *Hydrobiologia* 212, 117-136.

Thomson D. M. (2016) Local bumble bee decline linked to recovery of honey bees, drought effect on floral resources. *Ecology Letters* 19, 1247-1255.

Trombulak S. C. (1985) The Influence of Interspecific Competition on Home Range Size in Chipmunks (*Eutamias*). *Journal of Mammalogy* 66, 329-337.

Vassallo A. I. (1993) Habitat shift after experimental removal of the bigger species in sympatric *Ctenomys talarum* and *Ctenomys australis* (RODENTIA: OCTODONTIDAE). *Behaviour* 127, 247-263.

Vassallo A. I., Busch C. (1992) Interspecific Agonism between Two Sympatric Species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae) in Captivity. *Behaviour* 120, 40-50

Vassallo A. I., Malizia A. I., Bush C., (1991) Population and habitat characteristics of two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriologica* 36, 87-94.

Vassallo A. I. (1998) Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology* 244, 415-427.

Vejmělka F., The detection of thermal windows in fossorial rodents with varied sociality degree. České Budějovice, 2018, Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta přírodovědecká, vedoucí práce Radim Šumbera.

Weir J. T., Price T. D. (2011) Limits to speciation inferred from times to secondary sympatry and ages of hybridizing species along a latitudinal gradient. *The American Naturalist* 4, 462-469.

Weiter L., Heřman M., Sedláček F., Zemek F. (2002) Potential occurrence of birch mouse (*Sicista betulina*) in the Bohemian Forest (Šumava): a geographical information system approach. *Folia zoologica* 51, 133-144.