

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Jan Havelka

Prostorová aktivita ptáků a metody jejího kontinuálního sledování
Spatial activity of birds and methods of its continuous monitoring

Bakalářská práce

Školitel:

RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, 2019

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně a uvedl jsem všechny použité prameny a literaturu.

V Praze, dne 16. 8. 2019

Tímto děkuji mému školiteli RNDr Ondřeji Sedláčkovi Ph.D., za pomocnou ruku a cenné rady v průběhu příprav této bakalářské práce. Stejně tak děkuji svým blízkým, bez jejichž podpory bych práci dokončil jen stěží.

Abstrakt

Cílem této práce bylo shromáždit současné znalosti o prostorové aktivitě ptáků se zaměřením na studium její vnitřní struktury pomocí moderních telemetrických zařízení, která umožňují kontinuální sledování malých druhů zvířat. Ve světle těchto metod se jeví dříve staticky studované domovské okrsky ptáků jako dynamické oblasti, měnící se spolu s denní dobou, stádiem hnízdního cyklu, pohlavím, věkem a sociálním statutem jedince. Díky detailní automatizované telemetrii dokážeme studovat i velmi skryté ptačí chování a jeho charakteristiky ve více rozměrném prostoru. Kontinuální sledování umožňuje také detailnější studium migrace, její konektivity a její vliv na ostatní části života ptáků. Tyto nově nabyté znalosti by měly být v budoucnu využity k cílené ochraně vzácných druhů ptáků.

Klíčová slova

Prostorová aktivita, využívání prostředí, teritorialita, migrace, disperze, telemetrie, geolokátory.

Summary

The aim of this work was to collect current knowledge of avian spatial activity focusing to its internal structure, using modern telemetry devices which allows continuous monitoring of small animal species. In the light of these new methods, avian home ranges seem to be more dynamic structures, changing during diurnal and nocturnal activities, breeding cycle, age, sex and social status of a bird. Thanks to detailed radiotelemetry we can observe even secretive animal behaviour and its characteristics in three dimensions. Continual monitoring allows us to study migration in a detailed way, its influence to other parts of their annual cycle and to assess migration connectivity. In future these new information should be used for targeted conservation of endangered species.

Key words

Space use, territoriality, migration, movements, dispersal, telemetry, geolocators.

Obsah

1. Úvod	4
2. Metody kontinuálního sledování ptáků	5
2.1. Radiotelemetrie	5
3. Geolokátory	6
3.1. Satelitní telemetrie	7
3.2. RFID	8
3.3. Akustické lokalizační systémy	8
4. Obecné vzory prostorové aktivity	9
4.1. Prostorová aktivita a její překryv ve 3D	11
5. Prostorová aktivita ptáků a podmínky prostředí	12
6. Prostorová aktivita ptáků v průběhu hnízdního období	14
6.1. Hnízdní cyklus	14
6.2. Mimopárové paternity	16
7. Mímohnízdní období	19
7.1. Načasování migrace a hnízdění	19
7.2. Migrační bariéry	20
7.3. Migrační zastávky a zimoviště	21
7.4. Migrační konektivita	22
7.5. Tahové cesty	22
8. Závěr	24
9. Použitá literatura	25

1. Úvod

Ačkoli jsou ptáci jednou z nejstudovanějších skupin zvířat, některé aspekty jejich biologie jsou dosud zastřeny rouškou tajemství. Tak tomu je i v oblasti ptačí prostorové ekologie.

Znalosti o tom, jak se ptáci během hnízdního období pohybují v rámci svého teritoria a co jejich pohyby ovlivňuje, bylo dlouho možné studovat jen přímým pozorováním. To ptáky ruší a může jejich chování pozměnit. Navíc je při mnohých aktivitách obtížné nebo dokonce nemožné takto skrytě žijící druhy pozorovat. Jak se toto chování liší mezi jednotlivci, různými druhy a co za ním stojí, nebylo zkrátka možné detailně studovat.

S koncem období hnízdění nastává pro mnohé ptáky čas dálkových přesunů a vyhledávání alternativních zdrojů. Ptáci tehdy čelí nejrůznějším nebezpečím, cestují na vzdálená místa a leckdy dosahují pro člověka nepředstavitelných výkonů. Znalosti o těchto přesunech umožnila dlouholetá tradice kroužkování. Data jím získaná se však omezují na jednotlivé případy, a osamocené body zjištěných výskytů v krajině, které bez znalosti cesty a podmínek v neznámu mezi nimi, ztrácí velkou část své výpovědní hodnoty.

S postupujícím vývojem elektroniky byly naštěstí vyvinuty různé druhy zařízení, které umožňují ptáky během jejich pohybů sledovat téměř kontinuálně. A shrnutí právě těchto sledovacích metod i znalostí o prostorových aktivitách během hnízdního období i migračních přesunů, které jsme díky nim nabyli, bylo cílem mé rešerše.

Konkrétně bych zde chtěl tyto techniky a metody, které jsou v současnosti dostupné, popsat a ukázat jaké výhody i obtíže pro výzkum ptačí ekologie znamenají; detailně probrat výsledky studií využívajících tato zařízení k popisu prostorové aktivity ptáků v průběhu ročního cyklu, zaměřit se zejména na hnízdní období a jeho vztah k následujícímu tahu a zbytku období mimohnízdního. Obecně bych chtěl potom poukázat na nově vznikající metody – a kam jejich využití v oblasti znalostí ptačích aktivit směřují.

2. Metody kontinuálního sledování ptáků

2.1. Radiotelemetrie

Radiotelemetrie, přesněji VHF telemetrie (z anglického *Very High Frequention Tracking*), je dlouho používanou metodou. Počátky jejího využití ke studiu ptáků sahají až do šedesátých let minulého století – například práce Jerome (1966). VHF využívá vysokofrekvenčních vysílaček, které v pravidelných časových intervalech vysílají impulsy o určité délce a frekvenci. Uživatel signál zachytává pomocí radiového přijímače s uzpůsobenou anténou. Na základě intenzity a směru tohoto signálu určuje vzdálenost a polohu vysílačky (Kenward, 2001).

Při volbě vysílané frekvence musíme brát v potaz krom rozsahu přijímače také fyzikální podmínky studované oblasti. Například hustý lesní porost pohlcuje vlny o vyšších kmitočtech – a tak je možné takovou vysílačku sledovat jen na omezenou vzdálenost. Odlišných frekvencí vysílaných signálů se využívá také pro odlišení několika různých jedinců v jedné sledované oblasti. Moderní přijímače jsou naštěstí schopné rozlišit poměrně jemné rozdíly a tak není problém na jedné lokalitě sledovat i velké množství označených ptáků. Alternativní možností jak vzájemně odlišit několik vysílaček o stejném kmitočtu je rozdělení pulsů jednotlivých zařízení na odlišné krátké unikátní sekvence o více pulzech (Kenward, 2001).

V případě volby radiových značek pro studie ptačí aktivity je nutné brát v potaz maximální přijatelnou zátěž zvířete - běžně uznávané maximální zatížení je 3 až 5 % tělesné váhy ptáka – například podle Brigham (2015). Je potřeba rozmýšlet, zda je cílem studie získání dlouhodobých, méně přesných dat, nebo naopak kontinuálnější záznam aktivity, po kratší dobu. Vysílačky, které vysílají pulzy v krátkých intervalech, totiž vyčerpají baterii za kratší dobu – a jejich životnost je podmíněna právě vahou (Kenward, 2001).

Klasickou metodou určování polohy zvířete nesoucího radiovou značku je triangulace. Pomocí přijímače je alespoň na dvou místech odhadnut směr odkud signál přichází, podle jeho intenzity. V průsečíku těchto dvou přímk je potom odhadovaná pozice sledovaného zvířete. S vícenásobným měřením je možné pomocí triangulace získat přesnější lokalizaci, to však platí, pouze pokud se zvíře nepohybuje. V opačném případě vznikají nepřesnosti odhadu, a je potom nutné jednotlivá měření provést co nejrychleji po sobě, ideálně současně za pomoci více přijímačů rozmístěných v krajině (White & Garrott, 1990).

Takovým způsobem fungují některé automatizované systémy. Automatizované radiotelemetrické přijímače snímají v pravidelných intervalech intenzitu a směr, ze kterého signál přichází. Umístí-li se v krajině několik takových stanic, je možné snímat prostorovou aktivitu ptáků kontinuálně automaticky a triangulaci provést až později (Kenward, 2001). Takové systémy se skvěle hodí k detailnímu výzkumu skrytých aktivit ptáků, jako jsou noční výpady mimo teritoria, ke studiu různého chování, které může být

byť vzdálenou přítomností člověka narušeno, k získání informací o pohybech rychle a nepředvidatelně se pohybujících ptáků jako ve studii Lenske & Nocera (2018) a nebo k popisu překryvu dvou sousedících teritorií ve třech rozměrech (Cooper, Sherry & Marra, 2014). Vysokofrekvenční radiotelemetrie obecně je vhodná (vzhledem k omezenému dosahu a přesnosti) zejména pro sledování prostorové aktivity jemného měřítka na hnízdištích, jako určení určování domovských okrsků a jejich jader, pohybů v jejich blízkosti a podobně.

V současnosti jsou na trhu radiové vysílačky a další telemetrická zařízení, určená ke sledování pohybů zvířat například od výrobců Biotrack (www.biotrack.co.uk), Holohil (www.holohil.com), Lotek (www.lotek.com) nebo Wildlife Materials (www.wildlifematerials.com).

3. Geolokátory

Geolokátor (*light level geolocator*) je zařízení snímající v pravidelných intervalech intenzitu světla. Na základě měření času místního poledne a půlnoci je potom možné dopočítání zeměpisné délky a podle délky dne/noci dopočítání zeměpisné šířky (Lisovski *et al.*, 2012). K této analýze dat (převodu na souřadnice) je třeba využít některého počítačového softwaru dodávaného výrobcí geolokátorů, jako BAStack (British Antarctic Survey), Multitrace (www.jensen-software.com) nebo balíček do programu R GeoLight (Lisovski and Hahn, 2012).

Ačkoliv byly geolokátory využívány už od devadesátých let dvacátého století, prvním, kdo je využil pro sledování migrace ptáků, byl až Stutchbury *et al.* (2009) ve své studii migrace drozda lesního (*Hylocichla mustelina*) a staly se revolucí zejména v oblasti studia ptačí migrace. Během jedné sezóny umožňují získat víc detailnějších dat, než kolik bylo získáno od počátků kroužkování (Hickel *et al.* 2011).

I běžné geolokátory lze použít odlišným způsobem. Například Gow, Wiebe & Fox (2015) využili naměřené hodnoty osvitů (respektive jeho absence) ke zjištění, nakolik využívá datel zlatý (*Colaptes auratus*) v průběhu roku k nocování dutiny stromů.

Takzvané „SST geolokátory“ (z anglického *sea surface temperature*) umožňují odhad lokace měřením teploty hladiny oceánu. V ukázkové studii dálkových záletů albatrosů laysanských (*Phoebastria immutabilis*) kombinací klasické geolokace s touto technologií Young *et al.* (2009) výrazně snížil odchylku měření.

Nejmodernější geolokátory umožňují snímání dalších informací o ptačí aktivitě. Liechti *et al.* (2018) předvedl ve studii s dudkem chocholatým (*Upupa epops*) a rákosníkem velkým (*Acrocephalus arundinaceus*) zařízení o váze 1,4 gramu, obsahující navíc senzory atmosférického tlaku, teploty a zrychlení. Lze tak odhadnout výšku a rychlost letu. Autor tak zjistil zajímavé skutečnosti, jako letové výšky běžně

přesahující 1000 metrů nad mořem (bez ohledu na reliéf krajiny) a jednorázové nadmořské vystoupení až do výšky 3000 metrů!

Bäckman *et al.* (2017) vytvořil pomocí geolokátoru se zabudovaným akcelerometrem příkladovou studii popisující celoroční aktivitu tuháka obecného (*Lanius collurio*). Výsledkem je tzv. aktogram, rozlišující mezi různými aktivitami ptáka na hodinové bázi. Hodnoty naměřené akcelerometrem vyhodnocují autoři jako chvíle nulové aktivity (které je možno vysvětlit jak spánkem, odpočinkem, ale i jinými nepohyblivými aktivitami - číhání na kořist, nebo zpěv), aktivita na stupnici mezi nulou a třemi je běžnou denní aktivitou - a hodnoty čtyři až pět značí dlouhodobou letovou aktivitu, během migrace. Záznam může probíhat i několik let – a do budoucna se tak otevírají nové možnosti výzkumu ptačí ekologie.

Výhodou geolokátorů je, že měření intenzity světla zabírá zlomek vteřiny a v mezičasech tak může přejít do úspornějšího režimu (Bridge *et al.*, 2013). Přesto je váha stále limitujícím faktorem využitelnosti zařízení. Celková váha je dána zejména váhou baterie, která je víceméně úměrná její životnosti (Afanasyev, 2004). Ta udržuje v chodu mikroprocesor a zařízení udržující přesný čas.

Nevýhodou oproti satelitní telemetrii je relativní nepřesnost odhadu lokalizace a skutečnost, že pro získání dat je nutné ptáka opětovně odchytit a geolokátor sejmout (Bridge *et al.*, 2013). To může být zejména u některých druhů ptáků otázka dlouhé doby - například albatrosi šedohlaví (*Thalassarche chrysostoma*) se na rodné hnízdiště nevrací pět až sedm let, během které může zvíře uhynout, nebo ztratit zařízení (Afanasyev, 2004).

Dalším omezením, které je nasnadě, je nutnost udržet světločivý senzor geolokátoru nezakrytý ptačím peřím. Toho lze docílit vhodným umístěním na tělo zvířete, nebo využitím modelů, které mají senzor (či optické vlákno, které k němu vede) vysunutý nad úroveň zbytku zařízení. Pro studie cílené na dlouhonohé ptáky (například bahňáky) jsou výhodné geolokátory umístěvané na nohu (Bridge *et al.*, 2013).

3.1. Satelitní telemetrie

Satelitní telemetrie je oproti geolokátorům přesnější (odchylka 10 m oproti 100-1000 km) a některé jeho typy umožňují téměř v reálném čase (Bridge *et al.*, 2011) poměrně přesně sledovat ptačí pohyby.

Oproti tomu menší data loggery, z nichž nejmenší dosahují váhy okolo jednoho gramu (takže je dnes jejich využití možné i na středně velké druhy ptáků), živé sledování neumožňují, informace lokací ukládají do své paměti a ptáky je potom nutné opětovně odchytit (Hallworth and Marra, 2015). Nevýhodou metody je také nemožnost lokalizace ptáků v dutinách nebo jeskyních, které někteří využívají k nocování (Kennedy *et al.*, 2015).

GPS data loggery využívají *Global Positioning System* k získání informace o lokaci zařízení, která se do něj v pravidelných časových intervalech ukládá. K získání těchto dat je třeba zvíře opětovně odchytnout a data z dataloggeru nahrát (Bridge *et al.*, 2011).

Další technologií je PTT (z anglického *Platform transmitting terminals*) (Lindenberg & Walker, 2005). Ta využívá satelitní systém Argos, se kterým v uživateli stanovených časových intervalech komunikuje. Lokalizace je určena na základě Dopplerova jevu modulujícího frekvenci vysílačky. Data jsou pak uživateli zasílána například elektronickou podobou. Alternativou jsou zařízení odesílající získaná data přes satelit na počítačový server. Tato zařízení jsou však těžší a lze je použít jen na větší druhy ptáků (Bridge *et al.*, 2011).

Satelitní telemetrii je možné využívat ke studiu aktivity větších druhů ptáků v průběhu hnízdního období jako ve studii autorů Schwemmer & Garthe (2011) či Puente *et al.* (2016), ale jejich nejčastější využití nachází studie ptačí migrace – například ve studii, kterou zpracoval Vardanis *et al.*, (2011).

3.2. RFID

Technologie RFID (z anglického *radio frequency identification*) využívá miniaturních značek PIT (*passive integrated transpondent*) velkých několik milimetrů, s nízkou váhou umožňující jejich využití i na nejmenší druhy ptáků (Bonter and Bridge, 2010). Tyto značky je možno připevnit na kůži či drobné opeření těla, nebo ji implantovat pod kůži. Vzhledem k tomu, že identifikační značka není závislá na vlastním zdroji energie, její životnost překračuje délku života studovaných ptáků a lze ji využívat k tvorbě obrovských datasetů čítajících i několik desítek tisíc záznamů pro jednoho jedince. Nevýhodou je, že lokalizovat ptáky je možné jen na pevných stanovištích s RFID přijímačem, který má omezený dosah do jednoho metru vzdálenosti. Tato metoda tedy sice neumožňuje sledovat kontinuálně ptáka samotného, ale umožňuje kontinuálně sledovat pro něj důležitá místa, jako jsou krmítka, nebo hnízdo.

Id *et al.* (2018) využil tuto metodu k výzkumu využívání několika krmítek kalypkou růžovohlavou (*Calypte anna*) a kolibříkem kalifornským (*Selasphorus sasin*). Zaznamenával jejich návštěvu a délku těchto návštěv, určil hierarchii mezi ptáky, kteří je využívali a efekty, které z této hierarchie plynou. Samci totiž, oproti samicím, které trávily na krmítkách delší dobu, často přelétali a krmením trávili kratší časové úseky. To si autoři vysvětlují právě teritorialitou ptáků – hájením potravních zdrojů. Jednotlivé záznamy ukázaly dokonce noční aktivitu kolibříků (jinak známých torporem) na krmítkách poblíž pouličního osvětlení.

3.3. Akustické lokalizační systémy

Akustické lokalizační systémy (ALS) jsou sestavy stereofonních mikrofonů, rozmístěné v prostoru, které umožňují pomocí triangulace odhadnout lokalizaci zvířete při jeho vokalizaci (Foote *et al.*, 2008). K analýze časově-synchronizovaných dat se využívá výpočet korelace mezi zvukovými vlnami z jednotlivých

nahrávacích zařízení rozmístěných v prostoru – aby bylo určeno jejich relativní časové zpoždění, ze kterého lze odhadnout lokaci různými způsoby triangulace (Collier, Kirschel & Taylor 2010).

Akustický lokalizační systém lze využít i pro určení pozic dvou duetujících pěvců, jak tomu udělal Mennill *et al.* (2006), který zkoušel přesnost lokalizace pomocí reprodukováných nahrávek střízlíků rezavobílých (*Thryothorus rufalbus*) v jejich přirozeném prostředí, kostarickém vždyzeleném lese. Jeho systém sestávající z osmi mikrofonů o průměrné vzdálenosti mikrofonů asi 75 metrů, při lokalizacích vykazoval odchylku 2.82 ± 0.26 metrů a odchylku vzdálenosti mezi duetujícími ptáky 2.12 ± 0.42 m. To prokazuje, že tento systém funguje poměrně dobře i v hustém porostu. Autor největší část chybovosti připisuje nepřesnosti lokalizace mikrofonů pomocí GPS. Navíc určení polohy pomocí GPS má i v ideálních podmínkách odchylku zhruba 10 metrů, což činí metodu pro takové studie nevhodnou. Autor navrhuje jako alternativní řešení problému využití zeměměřičských technik, které se však moc dobře nehodí do terénu.

Mennill *et al.* (2012) v další studii zjistil průměrnou odchylku $1,87 \pm 0,13$ m. Nejpřesnější lokalizace vznikly, když byly rekordéry umístěny blízko u sebe a zvuk přicházel z vnitřní části oblasti. Vyšší přesnosti docílil systém v otevřeném prostoru oproti lesnímu porostu, kde se zvuk láme a odráží. Navíc, přesnosti lze docílit zvýšením množství mikrofonních stanic. Collier, Kirschel & Taylor (2010) zkoušeli přesnost systému taktéž a docílili odchylky pod 0,9 metru, a to i při lokalizování úryvků vokalizace krátkých pouze 0,2 sekundy.

Aby bylo možné přejít k analýze nahrávek automatickým lokalizačním systémem a následné triangulaci, je nejprve nutné cílové vokalizace vyhledat v jednotlivých záznamech, a odlišit je od okolního šumu. Mennill *et al.* (2006) porovnával automatizované vyhledávání pomocí počítačového softwaru. Poukázal na to, že oproti manuálnímu vyhledávání vokalizací v nahrávkách tvoří automatizované programy nezanedbatelné množství falešně pozitivních výsledků, zatímco jiné vokalizace vůbec nezaznamenal.

4. Obecné vzory prostorové aktivity

William Henry Burt (1943) popsal domovský okrsek (*home range*) jako oblast, ve které tráví zvíře běžně svůj čas rozmnožováním, hledáním potravy a péčí o mláďata. V průběhu minulého století byly využívány nejrůznější metody, jak domovské okrsky značit a odhadovat na základě pozorování a zaznamenávání zpěvů ptáků, nejužívanější metodou byl asi MCP.

S nástupem metod, které umožnily vytvářet větší množství dat ptačích lokalizací, vznikl přístup odhadů hustoty výskytu (*utilization distribution*), které na základě zjištěných dat o pozorování odhaduje pravděpodobnost výskytu zvířete na místě v čase. Výsledkem jsou mapy vrstevnic pravděpodobnosti výskytu. K odhadům se využívá Kernelův odhad (*Kernel estimation*), např. (Millsaugh *et al.*, 2004)

Laver & Kelly (2008) upozorňují na riziko neexistence standardizovaných metodik pro studie domovských okrsků. Současné studie využívají rozmanité techniky, které často nejsou zcela vhodné, a navíc velmi dobře neumožňují výsledky různých studií porovnávat mezi sebou. Toto by vyřešil minimální redakční standard vyžadující konkrétnější výsledky. Některé časopisy navíc nabádají autory, aby ve studiích, které nesledují jedince po jeho celý život, nevyužívali pojem domovský okrsek a nahradili jej jiným, což může vést k dalším nedorozuměním.

Domovské okrsky dvou zvířat stejného druhu se můžou překrývat (Burt, 1943). Prostorový překryv (*spatial overlap*) může pramenit jednoduše z vyšší koncentrace jedinců daného druhu do určité oblasti, která je výhodná například kvůli snadněji dostupné potravě (Goldenberg, George & Black, 2016) ale třeba i z extrateritoriálních výpadů. Metodu prostorového překryvu lze využít i pro porovnání domovského okrsku jednoho zvířete v průběhu určité doby/za různých podmínek/dne či noci.

Už od počátku využívání konceptu domovského okrsku bylo uvažováno o takzvaných jádrových oblastech (*core areas*), místech, kde tráví pták nejvíce času. V přístupu *utilization distribution* se jedná o (většinou) 50% vrstevnici hustoty výskytu.

S jádrovými oblastmi souvisí i koncept takzvaných „funkčních jednotek“, známých u některých druhů kachen a třeba sluky lesní (*Scolopax rusticola*); jde o využívání různých alternativních jader aktivity, které zastávají stejné funkce a mezi kterými v průběhu dnů ptáci dělí svou aktivitu, Sluky, zatímco přes den ptáci hledají potravu v relativně stálých lesních jádrových oblastech, v noci využívají alternativní strategii – putování mezi alternativními jádrovými oblastmi (funkčními jednotkami) – bohatšími lučními lovišti, kde navíc vzhledem k bohatosti potravní nabídky oproti denním lovištím tolerují i další jedince (Duriez *et al.*, 2005).

Schwemmer & Garthe (2011) studovali za pomoci GPS data loggerů aktivitu ústřičníků velkých (*Haematopus ostralegus*) a zjistili, že tyto relativně prostorově (*site fidelity*) věrní ptáci konali větší pohyby za potravou v noci oproti dni. Svě potravní výpady se snažili provádět tak, aby mohli v období největší zranitelnosti mláďat ze strany ptačích predátorů trávit v jejich blízkosti na hnízdní lokalitě. A to zejména v nejrizikantnějších hodinách, zatímco během nočních hodin toto riziko opadlo.

V případě vyčerpání potravy či zvýšených disturbancí vyhledávají zimující sluky lesní (*Scolopax rusticola*) nová místa, do kterých směřují své aktivity – nové jádrové oblasti domovského okrsku. Jedná se o jakousi fidelitu ke kvalitní jádrové oblasti, dokud potravní úspěšnost neklesne pod určitý práh. Na druhou stranu ptáci mohou provozovat druhou strategii a často měnit alternativní jádrové oblasti (snad vlivem disturbance nebo vyšší nepředvídatelnosti potravních zdrojů), do kterých se po nějaké době napravidelně navrací (Duriez *et al.*, 2005). Stejně tak u pěvců dochází při nevyhovujících podmínkách k posunu

domovského okrsku na místa slibnější (Smith, Reitsma & Marra, 2011). Ptáci mohou vazbu na určité stejné potravní sítě a strategie zimování mohou využívat po zbytek života (Smith, Reed & Trevis, 1992).

4.1. Prostorová aktivita a její překryv ve 3D

Jen velmi málo studií se zabývá prostorovou aktivitou ptáků (i jiných zvířat) ve třech rozměrech (Laver and Kelly, 2008); přitom vertikální využívání prostoru je běžnou součástí života ptáků a jeho ignorování může vést k nepřesným výsledkům. Ve vertikálně pestrých habitatech, jako jsou třeba pralesy, může existovat právě vertikální ose prostorová segregace – a proto je důležité se zabývat prostorovou aktivitou ve třech rozměrech (Cunha & Vieira, 2008).

Trojrozměrné modelování odhadů hustoty výskytu (*utilization distribution*) obratlovců má své kořeny u vodních druhů. Simpfendorfer *et al.* (2012) vytvořil pro svou studii o úhořích říčních (*Anguilla anguilla*) trojrozměrný odhad hustoty výskytu, vycházející z běžného kernelova odhadu. Tato metoda lze stejně dobře aplikovat i na ptačí prostorovou aktivitu.

Tak tomu učinili i Cooper, Sherry & Marra (2014); poukázali přitom na nutnost většího datového souboru oproti dvourozměrným studiím. Na svém modelovém druhu, lesňáčku lejskovitém (*Setophaga ruticilla*) navíc porovnali koeficienty překryvu prostorové aktivity vytvořené na základě dvourozměrných a třírozměrných modelů a zjistili, že indexy vypočtené z dvourozměrných modelů míru překryvu přeceňovali. To naznačuje, že si ptáci prostor dělí ve všech třech rozměrech, a v místech horizontálního překryvu se pohybují v odlišných výškách. V prostředí s vyšším a komplexnějším porostem bude (oproti nízkým křovinatým porostům, ve kterých tato studie probíhala) rozdíl pravděpodobně ještě větší. Nezodpovězenou otázkou zůstávají vícerozměrné prostorové interakce mezi různými druhy.

Italský tým (Gustin *et al.*, 2018) se vydal při tvorbě trojrozměrných modelů prostorové aktivity jiným směrem a vytvořil přístup, jak ji snadno znázornit tzv. „objemový odhad domovského okrsku“ (*volumetric estimation*), znázorňující výškový rozměr ptačí aktivity za pomoci různě objemných (a tedy i různě vysokých) šestiúhelníkových hranolů pokrývajících v pravidelné síti domovský okrsek. Pro každou lokaci (určenou GPS data loggery) spočítali výšku nad terénem a vyřadili odchylky nad 95% konfidenční interval (připisované krátkodobým výkyvům prostředí). Samotný objem (přeneseně jeho výška) jednotlivých hranolů vychází z objemového odhadu domovského okrsku, který byl vypočítaný podle rovnice:

$$V_{HR} = \sum_{i=1}^n V_i = \sum_{i=1}^n A_{hex} * H_{hex_i}$$

Kde V_i je objem náhodného (itého) hranolu, A_{hex} velikost šestiúhelníkové základny hranolu (zvolená tak, aby každá obsahovala alespoň 100 pozorování) a H_{hex_i} je 95 % percentil naměřených výšek v ítem hranolu.

Tento postup je možné aplikovat zvláště na noční a denní domovské okrsky vzhledem k odlišnostem během nočních aktivit – jako nižší letové výšky modelové poštolky jižní (*Falco naumanni*).

5. Prostorová aktivita ptáků a podmínky prostředí

Ačkoli se domovský okrsek, který zvířata obývají, často jeví jako jednotvárný prostor, z ptačího pohledu jde o pestrou mozaiku různorodě rozmístěných plošek odlišné kvality, útočišť i zdrojů. Jejich rozmístění pak ovlivňuje, jak se ptáci v prostoru pohybují během svých každodenních aktivit.

Jedním z určujících faktorů (zejména pro pozemní ptáky aridních oblastí) může být teplota prostředí, ovlivněná charakterem porostu. (Al, 2015) v radiotelemetrické studii s křepelou viržinským (*Colinus virginianus*) Například ukázal, že křepelové svou aktivitu během horkých dní koncentrují do zarostlejších, stinných míst – protože dlouhodobé vystavování se přímému slunci může vést k přehřátí a smrti. Proto je na domovský okrsek ptáka třeba pohlížet jako na oblast dynamicky měnící svou velikost vzhledem k aktuálním podmínkám prostředí.

Takové zmenšení využitelných částí okrsku působí do jisté míry podobně jako predační riziko – ptáci řeší *trade off* mezi rizikem přehřátí a hladem. Tanner, Elmore & Fuhlendorf (2017) porovnali pomocí indexu překryvu telemetricky získané domovské okrsky křepelů využívané během nejnižších a nejvyšších teplot v roce, s výsledkem 38 % Nejde tedy o zanedbatelné rozdíly. Carroll *et al.* (2015) u téhož druhu poukázal, že ptáci volí i umístění hnízda tak, aby bylo během extrémních veder mimo ohrožení.

Klimatické podmínky obývaného prostředí můžou působit i zprostředkovaně – například omezením dostupnosti potravních zdrojů. Smith, Reitsma & Marra (2011) pozorovali pomocí radiotelemetrie domovské okrsky lesňáček olšových (*Parkesia noveboracensis*), z nichž ty, které se nacházely na sušších místech, byly rychleji potravně vyčerpány, a tak své okrsky lesňáčci postupně posouvali do předtím neobývaných míst, zatímco ptáci, kteří dříve zvolili vhodnější umístění, zůstávali v průběhu roku víceméně stálí.

Odlišnosti v prostorové aktivitě jsou jedním z faktorů, které umožňují soužití různých druhů ptáků s podobnými potravními nároky. Friedemann *et al.* (2016) využil GPS satelitní telemetrii ke studiu dvou sympatricky žijících druhů dravců orlíka krátkoprstého *Circaetus gallicus* a káně bělochosté *Buteo rufinus*. Zjistil, že ačkoli oba druhy vyhledávaly podobnou potravu, její lov směřovaly do různých typů porostů, což umožňuje jejich soužití.

Prostorová aktivita ptáků se často liší s ohledem na denní dobu. Denní rytmy mohou být bimodální s největší aktivitou během ranních a večerních hodin, zatímco čas kolem poledne je vyhrazen odpočinku – ačkoli lovecká úspěšnost se nemusí mezi denními hodinami lišit (Rutz, 2006). Ústříčníci velcí (*Haematopus*

ostralegus) při sběru potravy například preferují místa dále od břehu, která jsou při přílivu déle pod hladinou vody, tudíž se tu nakupí více potravy (Schwemmer & Garthe, 2011).

Humphrey *et al.* (2001) zkoumal radiotelemetricky jespáky rezavé (*Calidris canutus*), během migrační zastávky v Patagonii. Bylo zaznamenáno, že přelétají mezi různými potravními lovišti ve dne a v noci jako odpověď na odlišné predační tlaky. Zatímco přes den jim hrozila predace ze strany sokola stěhovavého (*Falco peregrinus*) a bylo výhodnější sbírat potravu v hejnech. Zatímco v noci, kdy byl hlavním rizikem výr virginský (*Bubo virginianus*), se jespáci rozprostřeli do šíře, čímž znesnadnili svou detektabilitu a přestali si mezi sebou natolik konkurovat. Alternativně si lze toto vysvětlit odlišnou distribucí potravy během dne a noci.

(Taborsky and Taborsky, 1995) zkoumali jak kiwi jižní (*Apteryx australis*) mění svou prostorovou aktivitu v čase. V noci vyhledávali ke svým potravním aktivitám spíše přirozené habitaty, zatímco přes den vyhledávali k hřadování hustší antropogenní porosty a potravnímu chování se věnovali jen minimálně. V antropogenním prostředí bývá často snáze dostupná potrava, hrozí odlišná nebezpečí, a to vede k rozdílnému rozvržení aktivit ptáků.

Goldenberg, George & Black (2016) zkoumali pomocí telemetrie vliv takového prostředí (kempů v blízkosti přirozených lesních habitatů) na prostorovou aktivitu sojek Stellerových (*Cyanocitta stelleri*). Jejich domovské okrsky se sice nelišily velikostí (tu paradoxně nepodmiňovalo množství potravy, ale vzdálenost k nejbližšímu vhodnému nocovišti), ale v místech snadno dostupné potravy trávily výrazně více času (50 – 95% času), než sojky lesní v kterémkoli místě svých okrsků. Dobrá dostupnost potravy v kempech zde vedla navíc k prostorovému překryvu mnoha okrsků sousedících ptáků. Podobně Rutz, (2006) zjistil za pomoci radiotelemetrie, že domovské okrsky městských jestřábů lesních (*Accipiter gentilis*) byly oproti těm lesním menší, stejně jako čas trávený letem kratší, zato s vyšší loveckou úspěšností.

Na prostorovou i časovou aktivitu může mít vliv světelný také smog. Pomocí RFID bylo pozorováno, že kolibříci, kteří jsou normálně známí svým nočním torporem, v místech blízkých pouličnímu osvětlení navštěvovali krmítka i v noci (Id *et al.*, 2018). Naopak u ptáků typicky nočních jsou predikovány změny prostorové aktivity vlivem světelného smogu a zvukových disturbancí, znesnadňujících lov. (Scobie, Bayne & Wellicome (2016) však ve své telemetrické studii o sýčcích králičích (*Athene cunicularia*) s využitím GPS data loggerů poukázal, že skutečným důvodem mohou být i změny vegetace lovišť způsobené údržbou okolní infrastruktury.

6. Prostorová aktivita ptáků v průběhu hnízdního období

6.1. Hnízdní cyklus

S postupujícím hnízdním cyklem řeší ptáci odlišné problémy spjaté s rozmnožováním. Na základě nich mění svou aktivitu, která bývá leckdy odlišná pro samce a samici.

Velikost domovského okrsku se v průběhu hnízdního cyklu vyvíjí v závislosti na aktuálním stádiu hnízdění. Největší prostor bývá využíván v předhnízdním a pohnízdním období, zatímco během období inkubace se domovský okrsek stahuje do blízkosti hnízda. To bylo pomocí telemetrie prokázáno například u tenkozobce amerického (*Recurvirostra americana*) viz Demers *et al.* (2008). Aktivita tenkozobců se do blízkosti budoucího hnízda koncentrovala s nadcházejícím obdobím inkubace.

Ornis, Scandinavian & Sep (2016) zkoumali sezónní změny prostorové aktivity sojky obecné (*Garrulus glandarius*) pomocí radiotelemetrie a ukázali, že tyto změny jsou závislé na hustotě populace. Při vysokých denzitách dospělých ptáků se v předhnízdni době domovské okrsky jednotlivých párů zmenšovaly, naopak během let s nižší hustotou osídlení sojkami se jejich domovský okrsek s počátkem hnízdění roztáhnul na větší plochu. Nehnízdící jedinci měli domovské okrsky vždy větší než páry hnízdící.

Odlišnosti pramení i ze sociálního statutu konkrétních ptáků. U teritoriálních druhů ptáků můžeme rozlišit hnízdící teritoriální ptáky a tuláky, kteří nevykazují teritoriální chování, i když mohou vést relativně usedlý život na víceméně fixním okrsku (tzv. stop fáze). U výra velkého *Bubo bubo* si volí teritoriální samci při lovu viditelnější a výhodnější pozice zatímco „tuláci“ vybírají pozice méně viditelné bez ohledu, jsou-li zrovna ve stop fázi, čímž se vyvarují vnitrodruhové teritoriální agresivitu; potulné samice jsou méně opatrné, snad ze stejného důvodu – menší agresivity vůči nim (Campioni, Delgado and Penteriani, 2010).

Při volbě teritoria bylo u slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) radiotelemetricky pozorováno rozvržení aktivity podle zpěvové aktivity teritoriálních samců (Amrhein, Kunc & Naguib, 2004). Samec během ranního maxima zpěvové aktivity prolétal v blízkosti vokalizujících teritoriálních samců a mohl tak snadno zjistit, která místa jsou již zabraná a jak kvalitní samci je obhajují. V průběhu zbytku dne a noci trávil čas v oblastech nikým nehájených. Oproti tomu podobná studie (Roth *et al.*, 2009) pohybů nespárovaných samic slavíků ukázala, že samice partnery vyhledávají a posuzují během noci, kdy zpívají nejintenzivněji především samci bez partnerky.

Při interpretaci výběru umístění hnízda a prostorového chování ptáků s mláďaty je potřeba brát v potaz potřeby mláďat. Mláďata kiwi jižního (*Apteryx australis*) v prvních dnech života pořádají krátké výpravy za potravou v blízkosti hnízda (ve kterém jsou stále krmeny rodiči po dobu týdne či dvou) a proto dospělí soustředí hnízda do míst s potravou přístupnou mláďatům, zatímco sami při hledání potravy zacházejí dál od hnízda, čímž šetří zdroje pro mláďata (Taborsky & Taborsky, 1995).

Denní a noční prostorová distribuce ptáků se v průběhu hnízdního období mnohdy liší. (Jirinec *et al.*, 2015) radiotelemetricky zjistil, že někteří samci (31%) drozda lesního (*Hylocichla mustelina*) hřadují během období samičí inkubace zcela mimo svůj denní domovský okrsek. Tato místa obsahovala o něco hustší porost oproti plochám uvnitř teritoria (zhruba o 7%), a vzhledem k tomu, že je vyhledávali zejména mladší samci, se dá spekulovat o vyhledávání bezpečnějších nocovišť (která dominantnější starší samci obsáhnou vlastním teritoriem). Na druhou stranu, fakt, že v předinkubačním období či po nezdařilém hnízdění, kdy je samice plodná, trávil samec noci poblíž samice, svědčí i pro možnost vyhledávání mimopárových kopulací.

Některé druhy ptáků již koncem hnízdění za populačních hustot, které to umožňují, zvětšují domovské okrsky tak aby pokryly rostoucí potravní nároky mláďat (Sokolov, Lecomte & Sokolov, 2014; Ornis, Scandinavian & Sep, 2016). Větší domovské okrsky vykazují nehnízdící jedinci či jedinci s neúspěšným hnízděním (Marzluff *et al.*, 1997; Kelly & Roth, 2007; Ornis, Scandinavian & Sep, 2016), protože si bez vazby ke hnízdu mohou dovolit sledovat aktuálně nejvhodnější podmínky na různých i vzdálenějších místech (Kelly and Roth, 2007). U některých druhů, například dravců může k výpadům do větších vzdáleností docházet ale i během hnízdění (Puente *et al.*, 2016).

Časté jsou rozdíly na základě pohlaví, kdy samci obývají větší domovské okrsky, zatímco samice jsou vlivem větší vazby na hnízdo spíše sedentární, jako například u sokola stěhovavého *Falco peregrinus* (Jenkins & Benn, 1998). Domovské okrsky samců a samic mohou mít podobné velikosti během námluv, při obnovování pouta páru či z důvodu ostražitosti samce během kritické fáze hnízdní periody, jak ukazují telemetrické studie havranů polních (*Corvus corax*) viz Oth, Elly & Ydeman (2004).

Zajímavý příklad vlivu načasování hnízdního cyklu na prostorovou aktivitu vykazují rybáci (odcitovat konkrétní druh), kteří loví ve vzdálenějších lovištích bohatší potravu a jejichž dospívající mláďata se učí lovit v tzv. rybích školkách (ryby v larválním stádiu), ve kterých jsou ale vzhledem k snížení dostupnosti bohatší potravu nuceni lovit i opožděně hnízdící dospělí rybáci obecní (*Sterna hirundo*), kteří vzhledem k menší úživnosti této kořisti musí vykonat více cest z potravní sítě na hnízdiště (Burness, Morris and Bruce, 2008).

Ačkoli ptáci mohou běžně tolerovat další jedince svého druhu v lovištích svého domovského okrsku, v blízkosti částí určených hnízdění bývá vlivem teritoriality prostorový překryv nulový, resp. cizí jedinci jsou z hnízdních oblastí okrsku vyhnáni (Goldenberg, George & Black, 2016).

Hnízdní parazité jako kukačka (*Cuculus canorus*) v průběhu hnízdního cyklu také svou prostorovou aktivitu pozměňují; prostor, ve kterém hledají potravu a hostitelská hnízda či kopulace jsou od sebe oddělena prostorově i časově – v ranních hodinách se zaměřují na rozmnožovací chování, s postupujícím dnem vyhledávají potravu (Nakamura & Miyazawa, 1997; Vogl *et al.*, 2004). Zajímavé vzory prostorové aktivity vykazuje také další hnízdní parazit, vlhovec hnědohlavý (*Molothrus ater*), který každodenně přelétá mezi odpoledními lovišti v otevřené krajině (kde se chová dokonce poměrně sociálně), zatímco rána tráví o

samotě ve vzdálených lesních porostech, kde vyhledává vhodná hostitelská hnízda; reflektuje tak optimální lokace pro odlišné typy aktivit a díky tomu se pohybuje po jednom z největších pěvčích domovských okrsků o velikosti až 442 hektarů (Stevens, 2018).

Ptáci jsou tedy nuceni hnízda střežit před hnízdními parazity a také před jejich predátory. V období inkubace a krmení mladých samice tráví většinu svého času v blízkosti hnízda a ptáci přizpůsobují bezpečí hnízda i své potravní aktivity. Například ústřičníci velcí (*Haematopus ostralegus*) přes den tráví velkou část času strážním hnízda, protože hrozí relativně vysoké riziko hnízdní predace ze strany racků, zatímco v noci, kdy toto riziko pomíjí, se vydávají za potravou i na vzdálenější místa (Schwemmer & Garthe, 2011).

Na konci hnízdního období nastává čas přípravy ptáků na nadcházející migraci. Mukhin, Kosarev & Ktitorov (2005) studovali radiotelemetricky noční aktivity juvenilních rákosníků obecných (*Acrocephalus scirpaceus*) v předmigračním období. Mladí ptáci započali noční pohyby ve stáří 38 dnů, přičemž migrace nastala zhruba po 50 dnech stáří. Noční pohyby směřovaly opakovaně mimo a zpět do jejich rodného teritoria. Motivace k takovým letům gradovala s rostoucím věkem. Autoři to připisují potřebě zdokonalování hvězdného kompasu a orientace podle něj.

Ve větším měřítku je známé rozdíly v aktivitě i u dravců. Puente *et al.* (2016) kteří studovali pomocí GPS satelitní telemetrie orla nejmenšího (*Aquila pennata*), nenašli žádné pohlavní rozdíly ve velikosti domovských okrsků (a u předchozích studií to připisují malé velikosti vzorku). Aktivita se centrovala do bližšího okolí v předhnízdni době (před inkubací), naopak největšímu rozptylu docházelo v období před migrací. Zjistili také, že však i během hnízdění provádějí výpady přes 20 kilometrů od hnízda až do vzdálenosti 95 kilometrů. Pravděpodobně šlo o využívání stoupajících vzdušných proudů, které umožňují lov ve vzdálenějších místech za nižších energetických výdajů. Každopádně zhruba polovinu své aktivity koncentrovali do okruhu jednoho kilometru kolem hnízda.

6.2. Mimopárové paternity

Nové technologie kontinuálního sledování aktivity umožňují podrobnější vhled i do intimního života ptáků. Oblíbeným tématem je sledování prostorové aktivity samců i samic vzhledem k mimopárovým kopulacím. Neudorf, Stutchbury & Piper (1997) zkoumali radiotelemetricky lesňáčka kápoitého (*Wilsonia citrina*) a zjistili, že samice pořádaly skryté extrateritoriální výpady jen během plodné periody, zatímco během pozdějších fází hnízdního cyklu ne. Tyto výpady mohou sloužit k odhadům kvality samců, extrapárovým kopulacím, nebo dokonce vnitrodruhovému hnízdnímu parazitismu. Tyto motivace se navíc vzájemně nevylučují. Další věcí je, že během inkubace má samice méně času ke krmení (tráví čas přímo na hnízdě) a tak nemá velkou šanci se záletů účastnit.

Jedním z alternativních vysvětlení je, že ptáci pořádají výpady do cizích teritorií za potravou. Proti němu stojí studie, ve které Humbird & Neudorf (2008) obohatil některá teritoria kardinála červeného (*Cardinalis*

cardinalis) o experimentálně přidanou potravu. Samice přesto pořádaly výpady do cizích teritorií bez jakékoli preference k těm obohacným, a tak lze potravní obohacení (jako primární důvod) záletů vyloučit.

Pro vysvětlení výpadů extrapárovými kopulacemi svědčí i výzkum který provedli Chiver, Stutchbury & Morton (2008). Ti zkoumali lesňáčka kápového (*Wilsonia citrina*). Množství záletů samic do cizích teritorií zde korelovalo s množstvím extrapárových mlád'at v hnízdě. Častější výpady pořádaly samice, jejichž samec zpíval s menším úsilím (*song rate*), k samcům s větší zpěvovou aktivitou. Tyto časté zálety umožnily samici nejen samotnou kopulaci, ale také předchozí odhad kvality sousedních samců. Samice totiž nelétaly výhradně rovnou do teritorií samců s větším zpěvovým úsilím. Naguib, Altenkamp & Griessmann (2001) zaznamenali podobné (na zpěvové aktivitě závislé) chování radiotelemetricky u slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*), kdy se výpadů mimo teritorium účastnili zejména samci s vysokou zpěvovou aktivitou, v jejichž teritoriích se narušitelé vyskytovali jen vzácně.

Hanski *et al.* (2017) pozoroval radiotelemetricky pěnkavu obecnou (*Fringilla coelebs*). Během plodného období samice je partneri hlídali, zatímco cizí samci se je snažili následovat při svých záletech. Jakmile započala inkubace a riziko ztráty paternity opadlo, samci začali pořádat výpady do cizích teritorií. To se dělo bez prvotní selektivity k preinkubačnímu stádiu sousedů, což může být dáno tím, že první z výprav sloužily k získání dostatečného přehledu o okolních teritoriích a jejich obyvatelích. Takovéto zálety byly pozorovány pomocí telemetrie i u slavíka modráčka (*Luscinia svecica svecica*), jak popsal Amundsen (1995).

Mays & Ritchison (2004) zkoumali radiotelemetricky lesňáčka žlutoprsého (*Icteria virens*). Výpady mimo vlastní teritorium pořádali během plodné periody samci i samice. Samci své partnerky během těchto výpadů následovali, aby zabránili extrapárovým kopulacím, někdy dokonce na samičku útočili. Samice reagovaly vyhledáváním nepřehledných hustých porostů při zemi. Podobné chování zaznamenal i Ward *et al.* (2014). Zdá se, že tyto aktivity jsou u některých druhů právě pod kontrolou samic, které jsou sice v nočních hodinách méně aktivní, ale 50 % z těchto aktivit tvoří právě invadování do cizích teritorií (samci jen 25 %). Během plodné periody cizích samic prováděli výpady i lesňáčci kápozí (*Wilsonia citrina*), u kterých bylo toto chování iniciováno pravděpodobně samičí vokalizací (Stutchbury, 1998). Dobbs, Webster & Holmes (2001) sledovali radiotelemetricky lesňáčka modrohřbetého (*Dendroica caerulescens*), aby posoudili efektivitu samčího hlídání samic během jejich plodné periody. Není překvapením, že takoví samci, kteří hlídali a následovali své samičky těsněji, měli méně extrapárových mlád'at na hnízdo. Odchycení sledovaného samce i na jednu hodinu, mělo signifikantní vliv na nárůst pravděpodobnosti, že bude mít v hnízdě nevlastní mládě.

Jiní ptáci, zdá se, vlivem hustého a nepřehledného porostu, ve kterém je velmi obtížné samici strážit, rezignují na její následování a hlídání, a svůj reprodukční úspěch se snaží zvyšovat pouze svými mimopárovými zálety. Tak tomu bylo ve studii (Fedy, Norris and Stutchbury, 2014), kteří zkoumali radiotelemetricky lesňáčka kápového (*Wilsonia citrina*). Sociální důležitost takových mimopárových

interakcí, zejména u některých druhů, vyzdvihuje telemetrická studie lesňáčka kápoitého ve výrazně fragmentovaném lesním habitatu (Norris and Stutchbury, 2001). I v takovém prostředí samci často přelétali do vzdálených fragmentů lesa (až 2,5 kilometru) a riskovali predací přelety v otevřené krajině. U druhů, jejichž reprodukční úspěch je reprodukční úspěšnost podmíněna mimoteritoriálními zálety a extrapárovým rodičovstvím může mít rozsáhlá fragmentace hnízdních habitatů pravděpodobně fatální následky na životaschopnost místní populace.

V další podobné studii (Double & Cockburn, 2000) sledovali modroplášťka nádherného (*Malurus cyaneus*). Samice zhruba dva až čtyři dny před naklazením prvního vejce započaly s výpady za cizími samci mimo vlastní teritoria. Výpady pořádaly skrytě, před úsvitem, zatímco během dne se samice držela uvnitř teritoria – protože by byla nápadná. Jak už bylo zmíněno v předchozích studiích, i čistě denní ptáci právě tyto aktivity směřují do nočních hodin. Reprodukční úspěch samců je, u tohoto druhu řízený samicemi, které asymetricky preferují samce s konkrétním fenotypem.

Akçay *et al.* (2012) zkoumal telemetricky strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) a zjistil, že v předhnízdním období pořádali pravidelné zálety do sousedních teritorií oba členové páru, často i společně. V plodné periodě výpady ustaly, samice zůstávala ve svém teritoriu a samec se pohyboval v její blízkosti, zatímco intruze do jejich teritoria (podobně jako v předchozích studiích) v tu chvíli zběžněly. Častější výpady mimo teritorium pořádali samci starší dvou let. To poukazuje na *trade off* samců mezi jistotou paternity a možností mimopárových kopulací, které si mladší samci nemohou dovolit. Společné mimoteritoriální výpady pozorovali i Evans, Stutchbury & Woolfenden (2008) u drozda lesního. Samci trávili v plodném období samic zhruba 90 % svého času v jejich blízkosti a obsáhli téměř během tři čtvrtiny všech samičích záletů.

Výběr partnera pro mimopárovou paternitu – potažmo směřování záletů, může být podmíněno i zbarvením těchto samců. Pedersen, Dunn & Whittingham (2006) zkoumali lesňáčky žlutohrdlé *Geothlypis trichas* a zjistili telemetricky, že samice provádí výpady nejčastěji (91 %) do teritorií přímo sousedících samců, směřujíc během plodné periody zejména do teritorií samců s výraznější ornamentací (větší maskou na hlavě), se kterými měly nejvíce extrapárových potomků. Naopak samci intrudovali do teritorií plodných samic s partnerem s menší maskou.

U druhů se společným nocováním dochází k mimopárovým kopulacím právě zde, jako u vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*), jejíž samice nevolí k odpočinku nejbližší nocoviště, ale zalétají i do od svého denního domovského okrsku poměrně vzdálených míst – snad aby zvýšily možnosti výběru mimopárových partnerů (Dunn & Whittingham, 2014).

Woolfenden, Stutchbury & Morton (2005) zkoumali radiotelemetricky a geneticky tyranovce zelenavé (*Empidonax virescens*), kteří mají úzká teritoria založená podél vodních toků, což vede k tomu, že má samec

k dispozici jen jednu či dvě přímo sousedící samice v blízkosti sto metrů - a tak má limitované možnosti k extrapárovým aktivitám bez vzdálenějších záletů. Bylo zjištěno, že samci tyranovců zalétávali i do vzdálených teritorií (0,4 výpadu za hodinu, až 1500 metrů) a jen málokdy prováděli extrapárové kopulace s přímými sousedy (jen 24 % extrapárových mlád'at), což kontrastuje s pěvci, kteří volí k mimopárovým aktivitám běžně nejbližší sousedy. Autoři si častost vzdálených výpadů vysvětlují tím, že při malém počtu sousedů převáží výhody plynoucí z extrapárových kopulací energetické ztráty spojené s přelety.

7. Mimohnízdní období

Ačkoliv primárním cílem mojí práce nebylo popisovat metody kontinuálního sledování ptáků ve vztahu k migraci, těžko se vzhledem k množství studií, jež se jí zabývají tomuto tématu zcela vyhnout. V následujícím přehledu uvádím alespoň základní přehled témat, které souvisí s celoročním cyklem prostorové aktivity ptáků, včetně migrace. Vyhýbám se zde ale množství prací, které popisují pouze trasu a cíl migrace a pro tuto práci jsou víceméně irelevantní.

7.1. Načasování migrace a hnízdění

Hnízdní období a migrace nejsou v životě ptáků zcela oddělená období. Naopak, z nepříznivé hnízdní části sezóny (a naopak) si může pták odnést do etap dalších znevýhodnění ve formě opoždění v jejich načasování či snížení fitness (tzv. *carry over effect*).

Briedis *et al.* (2017) manipuloval hnízdni úspěšností lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) a sledoval, že se tento efekt projevil opožděním následujících etap ročního cyklu a sníženou úspěšností v následujícím hnízdni období. Využíval k tomu jak individuálního značení jedinců, tak geolokátory. Bogdanova *et al.* (2011) zkoumala, jak se tento efekt projevuje u racka tříprstého (*Rissa tridactyla*). Pomocí geolokátorů zjistila, že samci po neúspěšném hnízdění pořadali vzdálené (více než 3000 km) výpady do západního Atlantiku, oproti těm úspěšným (kteří migrovali na východ, méně než 1000 km). Přílety na hnízdiště v následujícím roce to přesto nikterak neovlivnilo.

Catry *et al.* (2013) zkoumal totéž u buřňáka šedého (*Calonectris diomedea*) manipulací s reprodukčním úspěchem dospělých. Znevýhodnění ptáci započali s migračními přesuny dříve a dříve dorazili i na hnízdiště. Oproti tomu ptáci v předchozím roce úspěšně dorazili na hnízdiště následující rok později a často vynechali rozmnožování. Fayet *et al.* (2016) studoval v podobném manipulačním experimentu pomocí geolokátorů buřňáky severní (*Puffinus puffinus*) a měnil různé stará mlád'ata mezi hnízdy. Rodiče, kteří díky tomu ukončili hnízdění dříve, však s migrací dříve nezačali – a na hnízdišti vydrželi po běžně dlouhou dobu; oproti tomu ptáci znevýhodnění si odnesli časově-energetický dluh do další hnízdni sezóny, během které snášeli menší vejce, a jejich reprodukční úspěch byl celkově nižší.

Saino *et al.* (2017) přišel za pomoci geolokátorů na to, že takový přenos opoždění do dalších částí ročního cyklu může být i pohlavně podmíněný. U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) jej totiž pozoroval jen u samic. Takové rozdíly mohou navíc vést k pohlavně podmíněné mortalitě.

Jindy k žádnému pozorovatelnému efektu nedochází, jako v případě ťuhýka obecného (*Lanius collurio*), a opoždění ptáci domigrují přímějším směřováním ve stejném čase jako ptáci nezvýhodnění (Pedersen *et al.*, 2016). Senner *et al.* (2014) sledoval za pomoci geolokátorů břehouše Hudsonova (*Limosa haemastica*) a nezjistil žádný vliv opoždění jedné části ročního cyklu na jeho další etapy. (Stutchbury *et al.*, 2011) pozoroval, že u drozda lesního (*Hylocichla mustelina*) zpoždění s postupem migrace mizelo a na zimoviště dorazili postižení ptáci ve stejném čase jako ostatní.

Stejně jako předcházející hnízdní období ovlivňuje načasování migrace, jarní migrace bývá u různých druhů ptáků mnohem rychlejší za účelem spěšného přesunu na hnízdiště a získání dobrých teritorií. Ouwehand & Both (2017) toto chování popsali u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*). Podobně podzimní migrace drozda Wilsonova (*Catharus fuscescens*) trvá tři měsíce, zatímco ta jarní jen 17 dní (Heckscher *et al.*, 2011). Briedis *et al.* (2017) sledoval rychlejší jarní tah lindušky úhorní (*Anthus campestris*) a lejska černokrkého (*Ficedula semitorquata*), Tøttrup *et al.* (2012) totéž u ťuhýka obecného (*Lanius collurio*).

Konečně, roli v načasování migrace hraje i vzdálenost hnízdiště od zimovišť. Břehouš rudý (*Limosa lapponica baueri*), známý nejdelší známou jednorázovou migrací na vzdálenost 18,000 km volí načasování počátku migrace s ohledem na zeměpisnou šířku, ve které hnízdí (Conklin *et al.*, 2010). Podobně Briedis *et al.* (2017) sledoval dvě geograficky vzdálené populace lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) a zjistil, že severní populace mají načasování počátku tahu z afrických zimovišť dříve.

7.2. Migrační bariéry

Ptáci na tahu překonávají nejrůznější překážky. Ty největší se snaží překonávat intenzivními rychlými přelety. Lemke *et al.* (2013) studoval švédskou hnízdní populaci rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) a zjistil, že ptáci při přeletu bariér (Středozevní moře, Sahara) během cesty na zimoviště v subsaharské Africe ve snaze o jejich rychlé překonání téměř nezastavují. Bělořit kyperský (*Oenanthe cypriaca*) přelétá Středozevní moře a Saharu během dvou a půl dne (Ouwehand *et al.*, 2016) a včelojed lesní (*Pernis apivorus*) zrychluje při přeletu této pouště z denních 125 kilometrů na 270 (Hake *et al.*, 2014).

Briedis *et al.* (2017) sledoval geolokátory několik druhů ptáků a ukázal, že jinak noční migranti při překonávání bariér táhnou často až do denních hodin – s nejvyšším výskytem tohoto chování s blížící se hranice této překážky. Během posledního dne přeletu tak činilo 80 % ptáků.

Některé dlouhé a rychlé přesuny, mohou být vyhodnoceny jako snaha o co nejrychlejší překonání bariér mylně. Například Klaassen *et al.* (2011) poukazuje na to, že táhnoucí bekasina větší (*Gallinago media*) během 4300 až 6800 km dlouhých jednorázových přeletů trvajících 48 až 96 hodin nepřelétá jen neobyvatelné pouště a moře, nýbrž i pro ni vhodné habitaty. A pokud není důvodem tohoto chování únik před nějakým negativním faktorem v míjených oblastech, jde jen o určitou migrační strategii.

Alves *et al.* (2016) vysvětluje jednorázové 11,000 km dlouhé přelety kolihy malé (*Numenius phaeopus*) také jako určitou migrační strategii vedoucí ke zvýšení fitness, což převažuje vysoká nebezpečí s takovým přeletem spjatých.

7.3. Migrační zastávky a zimoviště

V předvoji před bariérami, které musí během své migrace překonat, nebo po dlouhém vyčerpávajícím letu bez větších zastávek vyhledávají ptáci místa vhodná k doplnění zásob energie. Tyto zastávky mají ze své podstaty klíčový vliv na přežívání tažných druhů ptáků a identifikace takových míst, důležitých pro ohrožené druhy, jako ve studii, kterou uveřejnil Salewski *et al.* (2013), zabývající se rákosníkem ostřicovým (*Acrocephalus paludicola*) nebo Burger *et al.* (2012) o jespákoví rezavém (*Calidris canutus*), by měla vést k jejich cílenější a promyšlenější ochraně.

Někdy je hranice mezi tím, co nazýváme zimoviště a co migrační zastávka poměrně. Například ůhýk obecný (*Lanius collurio*) hnízdící ve Skandinávii tráví na hnízdišti zhruba dva a půl měsíce, na zimovišti zhruba čtyři a půl. Jeho zastávky v Sahelu ale někdy trvají až dva měsíce, což je téměř srovnatelné s délkou hnízdního období a stojí tedy za zamyšlení, zda tyto zastávky nevnímá jako několik následných zimovišť (Tøttrup *et al.*, 2012).

Stach *et al.*, (2012) sledoval geolokátory slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*). Ukázali využívání několika migračních zastávek, ve kterých slavíci zůstali téměř polovinu času stráveného v Africe. Zde snad lze hovořit spíše než o migračních zastávkách o několika (v tomto případě třech) v sousledu využívaných zimovišť. Slavíci svými přesuny ve skutečnosti sledovali období dešťů v různých místech, která pro ně pravděpodobně skýtala lepší potravní podmínky.

Thorup *et al.* (2017) ve své studii sledující kukačku obecnou (*Cuculus canorus*), ůhýka obecného (*Lanius colurio*) a slavíka tmavého (*Luscinia luscinia*) zjistil, že tito ptáci během migračních přesunů vlastně sledují aktuálně „nejzelenější“ oblasti (vyjádřených pomocí vysokého NDVI indexu). Nárůst produktivity sledoval i bobolink kanadský, který využívá produktivní období ke kompletnímu přepelichání (Renfrew *et al.*, 2013). U tohoto druhu je orientace ke zvýšené rostlinné produktivitě o to výraznější, protože je primárně semenožravý. Podobný efekt popsali McKinnon, Stanley & Stutchbury (2015) u drozda lesního (*Hylocichla mustelina*).

K přesunu zimovišť z nížinných pralesů do vyšších poloh dochází vlivem záplav (které znemožňují sběr potravy z podrostu) dochází u drozda Wilsonova (*Catharus fuscescens*). Výsledkem jsou dvě v průběhu zimy dlouho využívané oblasti vzdálené zhruba 100 kilometrů (Heckscher *et al.*, 2011). Naopak Briedis *et al.* (2017) popsal, že lindušky úhorní (*Anthus campestris*) zimují v nejaridnějších částech Sahelu – a také tak sledují svou ekologickou niku.

7.4. Migrační konektivita

Míra migrační konektivity (pospolitosti ptáků jedné populace na zimovištích) bývá dána vzdáleností a mírou disperse hnízdních populací, jako to ukázal Bairlein *et al.* (2014) u motáků lužních (*Circus pygargus*), kteří podle umístění evropských hnízdišť na východozápadním gradientu volili i různé migrační trasy. Ryder, Fox & Marra (2011) pomocí geolokace drozdce černohlavého (*Dumetella carolinensis*) ze dvou hnízdních populací v severní Americe vytyčili jeho migrační rozhraní – kde někteří ptáci táhli na Floridu a do Karibiku, zatímco druhá skupina do střední Ameriky. Poukazuje také na důležitost geolokátorů při studiu migrační konektivity pěvců. Pomocí geolokátorů popsal u slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) vysokou konektivitu Hahn *et al.* (2013), nebo Briedis *et al.* (2017) u lindušky úhorní (*Anthus campestris*). Bobolink kanadský (*Dolichonyx oryzivorus*) vykazuje poměrně silnou migrační konektivitu také (Renfrew *et al.*, 2013), autor však varuje, že vzhledem k velkým odchylkám geolokace nelze konektivitu studovat v jemném měřítku (na úrovni společně hnízdních nebo sousedících jedinců), ale jen na úrovni celých populací.

Macdonald *et al.* (2013) studoval sněhuli severní (*Plectrophenax nivalis*) hnízdní v kanadské Arktidě pomocí geolokátorů a zjistili u zdejších populací silnou migrační konektivitu, s migračním rozhraním táhnoucím se přes Hudsonův průliv. Ke grafickému znázornění (jak zde autoři ukázali) lze využít oproti běžně používaným bodům odhad hustoty využívání prostoru, což má vzhledem k nepřesnosti geolokace a pohyblivosti ptáků během zimního období lepší výpovědní hodnotu. Delmore, Fox & Irwin (2012) kteří zkoumali pomocí geolokátorů dva poddruhy drozda malého (*Catharus ustulatus*) zjistili, že ptáci hnízdní ve vnitrozemí a ti příbřežní volí jinou migrační cestu na podobná zimoviště, využívajíc stejné migrační zastávky. V tomto případě jde pravděpodobně o pozůstatek maxima posledního glaciálu. Ouwehand *et al.* (2016) popsal u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) silnou migrační konektivitu – pozoroval, že rozdílné (severní a jižní) populace, z různých částí Evropy sice táhnou podobnou trasou, ale na odlišná zimoviště.

7.5. Tahové cesty

Kruhová migrace (*loop migration*), která se vyznačuje využíváním odlišných tahových cest na podzim a jiných během jarního návratu na hnízdiště, byla objevena pomocí geolokátorů například u dudka

chocholatého (*Upupa epops*) (Bächler *et al.*, 2010), Eraud *et al.* (2013) u hrdličky divoké (*Streptopelia turtur*), Kristensen, Tøttrup & Thorup (2013) ji ukázali u rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*).

Asi nejextrémnějším příkladem kruhové migrace je tahová cesta kolem celé planety, kterou zaznamenal Bairlein *et al.* (2012) u bělořita šedého (*Oenanthe oenanthe*), který přelétá z Aljašky do afrických zimovišť - a potom přes celou Asii opačnou cestou zpět.

Cesta, jakou volí migrující ptáci, se někdy liší s ohledem na stáří jedince. Hake *et al.* (2014) popsal pomocí satelitního sledování, že mladí včelojedi lesní (*Pernis apivorus*) během podzimní migrace táhnou oproti dospělým, kteří několikrát mění směr přímo na jih – do západní Afriky. Ve velkém měřítku přímý pohyb mladých ptáků je ale ve skutečnosti kostrbatější a tak na zimoviště docestují zhruba o dvacet dní později.

Trasa a načasování migrace nemusí být zdaleka předvídatelná – a liší se individuálně u konkrétních jedinců. Vardanis *et al.* (2011) sledoval několik let po sobě migraci motáka pochopa (*Circus aeruginosus*) a zjistil, že stejní jedinci využívají pravidelně pro ně typické trasy, podobně jako načasování migrace. Hahn *et al.* (2014) studoval pomocí geolokátorů migraci slavíka obecného (*Luscinia megarhynchos*) a zjistil různě, že ptáci při cestě volí různě dlouhé okliky, vysvětlitelné jen náhodnou individuální variabilitou. Mckinnon *et al.* (2012) objevil u tažných supů mrchožravých (*Neophron percnopterus*) meziroční variabilitu ve volbě migrační trasy.

8. Závěr

S využitím metod kontinuálního sledování prostorové aktivity se naše znalosti o ekologii ptáků v mnoha ohledech výrazně prohloubily.

Domovský okrsek ptáků, jako základní jednotka prostorové aktivity se jeví spíše než staticky jako dynamická oblast, která mění svůj tvar a velikost v závislosti na etapě hnízdního cyklu (Demers *et al.*, 2008), pohlaví (Jenkins & Benn, 1998) a denní době (Jirinec *et al.*, 2015). Některé studie ukazují, že k různě opodstatněným aktivitám (zejména pak mimopárové rozmnožování) dochází i mimo ptačí domovské okrsky a teritoria (např. Double & Cockburn, 2000). S budoucím využíváním automatizovaných telemetrických systémů lze na tomto poli očekávat další zajímavé objevy.

Zajímavé pole pro budoucí bádání skýtají třírozměrné prostorové interakce (Cunha & Vieira, 2008). Soudobé práce poukazují na přeceňování vyhodnocení překryvu sousedících okrsků využíváním pouze dvou rozměrů (Cooper, Sherry & Marra, 2014). O prostorových interakcích ve třech rozměrech, zejména pak mezidruhových, nevíme téměř nic – a jejich studium by mohlo ozřejmit některé aspekty obecnějších ekologických vztahů mezi druhy.

Neméně zajímavým polem studií je ptačí migrace. Odhady tahových cest lze pomocí uvedených metod, zejména geolokátorů značně upřesnit a pomocí satelitní telemetrie dokonce sledovat v reálném čase (Bridge *et al.*, 2011). Dokážeme určit, které oblasti tvoří při dálkových přesunech nebezpečné bariéry a pozorovat, jak se s nimi ptáci vypořádají rychlými přelety a migračními zastávkami k doplnění sil. Za pomoci znalosti charakteristik prostředí dokonce dokážeme předvídat, které oblasti si za tyto zastávky a pozdější zimoviště zvolí.

Zařízení umožňující sledovat konkrétní jedince a jejich aktivity několik po sobě následujících let (Bäckman *et al.*, 2017) pravděpodobně ozřejmí již dnes zkoumaný vliv předchozích etap ročního cyklu na ty další – a vnímat roční cyklus i v něm probíhající změny v rámci životního kontinua (Fayet *et al.*, 2016).

Konečně, mnoho z těchto nově nabytých znalostí lze efektivně využít při cílené ochraně různých ptačích druhů (např. Salewski *et al.*, 2013) a management ochrany přírody by z nich měl do budoucna více těžit.

9. Použitá literatura

- Afanasyev, V. (2004). A miniature daylight level and activity data recorder for tracking animals over long periods.
- Akçay, Ç., Searcy, W. A., Campbell, S. E., Reed, V. A., Templeton, C. N., Hardwick, K. M., & Beecher, M. D. (2011). Who initiates extrapair mating in song sparrows?. *Behavioral Ecology*, 23(1), 44-50.
- Carroll, J. M., Davis, C. A., Elmore, R. D., Fuhlendorf, S. D., & Thacker, E. T. (2015). Thermal patterns constrain diurnal behavior of a ground-dwelling bird. *Ecosphere*, 6(11), 1-15.
- Alves, J. A., Dias, M. P., Méndez, V., Katrínardóttir, B., & Gunnarsson, T. G. (2016). Very rapid long-distance sea crossing by a migratory bird. *Scientific reports*, 6, 38154.
- Amrhein, V., Kunc, H. P., & Naguib, M. (2004). Non-territorial nightingales prospect territories during the dawn chorus. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(suppl_4), S167-S169.
- Smiseth, P. T., & Amundsen, T. (1995). Female Bluethroats (*Luscinia s. svecica*) regularly visit territories of extrapair males before egg laying. *The Auk*, 112(4), 1049-1053.
- Bogdanova, M. I., Daunt, F., Newell, M., Phillips, R. A., Harris, M. P., & Wanless, S. (2011). Seasonal interactions in the black-legged kittiwake, *Rissa tridactyla*: links between breeding performance and winter distribution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1717), 2412-2418.
- Bonter, D. N., & Bridge, E. S. (2011). Applications of radio frequency identification (RFID) in ornithological research: a review. *Journal of Field Ornithology*, 82(1), 1-10.
- Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S., Chilson, P. B., Diehl, R. H., Fléron, R. W., ... & Wikelski, M. (2011). Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *Bioscience*, 61(9), 689-698.
- Bridge, E. S., Kelly, J. F., Contina, A., Gabrielson, R. M., MacCurdy, R. B., & Winkler, D. W. (2013). Advances in tracking small migratory birds: a technical review of light-level geolocation. *Journal of Field Ornithology*, 84(2), 121-137.
- Aldridge, H. D. J. N., & Brigham, R. M. (1988). Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: a test of the 5% "rule" of radio-telemetry. *Journal of Mammalogy*, 69(2), 379-382.
- Burger, J., Niles, L. J., Porter, R. R., Dey, A. D., Koch, S., & Gordon, C. (2012). Migration and overwintering of red knots (*Calidris canutus rufa*) along the Atlantic coast of the United States. *The Condor*, 114(2), 302-313.
- Burness, G. P., Morris, R. D., & Bruce, J. P. (1994). Seasonal and annual variation in brood attendance, prey type delivered to chicks, and foraging patterns of male Common Terns (*Sterna hirundo*). *Canadian Journal of Zoology*, 72(7), 1243-1251.
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy*, 24(3), 346-352.
- Campioni, L., Delgado, M. D., & Penteriani, V. (2010). Social status influences microhabitat selection: breeder and floater Eagle Owls *Bubo bubo* use different post sites. *Ibis*, 152(3), 569-579.
- Carroll, J. M., Davis, C. A., Elmore, R. D., & Fuhlendorf, S. D. (2015). A ground-nesting galliform's response to thermal heterogeneity: implications for ground-dwelling birds. *PloS one*, 10(11), e0143676.
- Catry, P., Dias, M. P., Phillips, R. A., & Granadeiro, J. P. (2013). Carry-over effects from breeding modulate the annual cycle of a long-distance migrant: an experimental demonstration. *Ecology*, 94(6), 1230-1235.
- Chiver, I., Stutchbury, B. J., & Morton, E. S. (2008). Do male plumage and song characteristics influence female off-territory forays and paternity in the Hooded Warbler?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(12), 1981.
- Collier, T. C., Kirschel, A. N., & Taylor, C. E. (2010). Acoustic localization of antbirds in a Mexican rainforest using a wireless sensor network. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 128(1), 182-189.
- Conklin, J. R., Battley, P. F., Potter, M. A., & Fox, J. W. (2010). Breeding latitude drives individual schedules in a trans-hemispheric migrant bird. *Nature Communications*, 1, 67.
- Cooper, N. W., Sherry, T. W., & Marra, P. P. (2014). Modeling three-dimensional space use and overlap

in birds. *The Auk: Ornithological Advances*, 131(4), 681-693.

Cunha, A. A., & Vieira, M. V. (2004). Two bodies cannot occupy the same place at the same time, or the importance of space in the ecological niche. *The Bulletin of the Ecological Society of America*, 85(1), 25-26

Delmore, K. E., Fox, J. W., & Irwin, D. E. (2012). Dramatic intraspecific differences in migratory routes, stopover sites and wintering areas, revealed using light-level geolocators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1747), 4582-4589.

Demers, S. A., Colwell, M. A., Takekawa, J. Y., & Ackerman, J. T. (2008). Breeding stage influences space use of female American Avocets in San Francisco Bay, California. *Waterbirds*, 31(3), 365-372.

Double, M., & Cockburn, A. (2000). Pre-dawn infidelity: females control extra-pair mating in superb fairy-wrens. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1442), 465-470.

Dunn, P. O., & Whittingham, L. A. (2005). Radio-tracking of female Tree Swallows prior to egg-laying. *Journal of Field Ornithology*, 76(3), 259-263.

Duriez, O., Fritz, H., Said, S., & Ferrand, Y. (2005). Wintering behaviour and spatial ecology of Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* in western France. *Ibis*, 147(3), 519-532.

Eraud, C., Rivière, M., Lormée, H., Fox, J. W., Ducamp, J. J., & Boutin, J. M. (2013). Migration routes and staging areas of trans-Saharan Turtle Doves appraised from light-level geolocators. *PloS one*, 8(3), e59396.

Bächler, E., Hahn, S., Schaub, M., Arlettaz, R., Jenni, L., Fox, J. W., ... & Liechti, F. (2010). Year-round tracking of small trans-Saharan migrants using light-level geolocators. *PloS one*, 5(3), e9566.

Briedis Martins (2017) 'Linking events through the annual cycle in migratory songbirds: causes and consequences of different spatiotemporal strategies'.

Evans, M. L., Stutchbury, B. J., & Woolfenden, B. E. (2008). Off-territory forays and genetic mating system of the Wood Thrush (*Hyllocichla mustelina*). *The Auk*, 125(1), 67-75.

Fayet, A. L., Freeman, R., Shoji, A., Kirk, H. L., Padgett, O., Perrins, C. M., & Guilford, T. (2016). Carry-over effects on the annual cycle of a migratory seabird: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 85(6), 1516-1527.

Fedy, B. C., Norris, D. R., & Stutchbury, B. J. (2002). Do male Hooded Warblers guard their mates when their paternity is most at risk?. *Journal of field ornithology*, 73(4), 420-427.

Foote, J. R., Fitzsimmons, L. P., Mennill, D. J., & Ratcliffe, L. M. (2008). Male chickadees match neighbors interactively at dawn: support for the social dynamics hypothesis. *Behavioral Ecology*, 19(6), 1192-1199.

Friedemann, G., Leshem, Y., Kerem, L., Shacham, B., Bar-Massada, A., McClain, K. M., ... & Izhaki, I. (2016). Multidimensional differentiation in foraging resource use during breeding of two sympatric top predators. *Scientific reports*, 6, 35031.

Friedemann, G., Leshem, Y., Kerem, L., Shacham, B., Bar-Massada, A., McClain, K. M., ... & Izhaki, I. (2016). Multidimensional differentiation in foraging resource use during breeding of two sympatric top predators. *Scientific reports*, 6, 35031.

Gow, E. A., Wiebe, K. L., & Fox, J. W. (2015). Cavity use throughout the annual cycle of a migratory woodpecker revealed by geolocators. *Ibis*, 157(1), 167-170.

Ferrarini, A., Giglio, G., Pellegrino, S. C., Frassanito, A. G., & Gustin, M. (2018). A new methodology for computing birds' 3D home ranges. *Avian Research*, 9(1), 19.

Hahn, S., Amrhein, V., Zehndijev, P., & Liechti, F. (2013). Strong migratory connectivity and seasonally shifting isotopic niches in geographically separated populations of a long-distance migrating songbird. *Oecologia*, 173(4), 1217-1225.

Hahn, S., Emmenegger, T., Lisovski, S., Amrhein, V., Zehndijev, P., & Liechti, F. (2014). Variable detours in long-distance migration across ecological barriers and their relation to habitat availability at ground. *Ecology and Evolution*, 4(21), 4150-4160.

Hake, M., Kjellén, N., & Alerstam, T. (2003). Age-dependent migration strategy in honey buzzards *Pernis apivorus* tracked by satellite. *Oikos*, 103(2), 385-396.

Hallworth, M. T., & Marra, P. P. (2015). Miniaturized GPS tags identify non-breeding territories of a small breeding migratory songbird. *Scientific reports*, 5, 11069.

Hanski, I. K. (1992). Territorial behaviour and mixed reproductive strategy in the chaffinch. *Ornis Scandinavica*, 475-482.

Heckscher, C. M., Taylor, S. M., Fox, J. W., & Afanasyev, V. (2011). Veery (*Catharus fuscescens*) wintering locations, migratory connectivity, and a revision of its winter range using geolocator technology. *The Auk*, 128(3), 531-542.

Chuang-Dobbs, H. C., Webster, M. S., & Holmes, R. T. (2001). The effectiveness of mate guarding by male black-throated blue warblers. *Behavioral Ecology*, 12(5), 541-546.

Humbird, S. K., & Neudorf, D. L. (2008). The effects of food supplementation on extraterritorial behavior in female Northern Cardinals. *The Condor*, 110(2), 392-395.

Sitters, H. P., González, P. M., Piersma, T., Baker, A. J., & Price, D. J. (2001). Day and Night Feeding Habitat of Red Knots in Patagonia: Profitability versus Safety?(Alimentación Diurna y Nocturna por Parte de *Calidris canutus* en Patagonia: Ganancia vs. Seguridad?). *Journal of Field Ornithology*, 86-95.

Bandivadekar, R. R., Pandit, P. S., Sollmann, R., Thomas, M. J., Logan, S. M., Brown, J. C., ... & Tell, L. A. (2018). Use of RFID technology to characterize feeder visitations and contact network of hummingbirds in urban habitats. *PloS one*, 13(12), e0208057.

Jenkins, A. R., & Benn, G. A. (1998). Home range size and habitat requirements of Peregrine falcons on the Cape peninsula. *J. Raptor Res*, 32, 90-97.

Cebula, J. J. (1966). Radio-telemetry as a technique used in greater prairie chicken (*Tympanuchus cupido pinnatus*) mobility studies.

Jirinec, V., Varian, C. P., Smith, C. J., & Leu, M. (2015). Mismatch between diurnal home ranges and roosting areas in the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*): Possible role of habitat and breeding stage. *The Auk: Ornithological Advances*, 133(1), 1-12.

Bäckman, J., Andersson, A., Alerstam, T., Pedersen, L., Sjöberg, S., Thorup, K., & Tøttrup, A. P. (2017). Activity and migratory flights of individual free-flying songbirds throughout the annual cycle: method and first case study. *Journal of avian biology*, 48(2), 309-319.

Bäckman, J., Andersson, A., Alerstam, T., Pedersen, L., Sjöberg, S., Thorup, K., & Tøttrup, A. P. (2017). Activity and migratory flights of individual free-flying songbirds throughout the annual cycle: method and first case study. *Journal of avian biology*, 48(2), 309-319.

Kennedy, E. M., Kemp, J. R., Mosen, C. C., Perry, G. L., & Dennis, T. E. (2015). GPS telemetry for parrots: A case study with the Kea (*Nestor notabilis*). *The Auk: Ornithological Advances*, 132(2), 389-396.

Kenward, R. E. (2000). *A manual for wildlife radio tagging*. Academic press.

Klaassen, R. H., Alerstam, T., Carlsson, P., Fox, J. W., & Lindström, Å. (2011). Great flights by great snipes: long and fast non-stop migration over benign habitats. *Biology letters*, 7(6), 833-835.

Kristensen, M. W., Tøttrup, A. P., & Thorup, K. (2013). Migration of the Common Redstart (*Phoenicurus phoenicurus*): A Eurasian songbird wintering in highly seasonal conditions in the West African Sahel. *The Auk*, 130(2), 258-264.

Laver, P. N., & Kelly, M. J. (2008). A critical review of home range studies. *The Journal of Wildlife Management*, 72(1), 290-298.

Lemke, H. W., Tarka, M., Klaassen, R. H., Åkesson, M., Bensch, S., Hasselquist, D., & Hansson, B. (2013). Annual cycle and migration strategies of a trans-Saharan migratory songbird: a geolocator study in the great reed warbler. *PLoS One*, 8(10), e79209.

Lenske, A. K., & Nocera, J. J. (2018). Field test of an automated radio-telemetry system: tracking local space use of aerial insectivores. *Journal of Field Ornithology*, 89(2), 173-187.

Liechti, F., Bauer, S., Dhanjal-Adams, K. L., Emmenegger, T., Zehntindjiev, P., & Hahn, S. (2018). Miniaturized multi-sensor loggers provide new insight into year-round flight behaviour of small trans-Saharan avian migrants. *Movement ecology*, 6(1), 19.

Lindberg, M. S., & Walker, J. (2007). Satellite telemetry in avian research and management: sample size considerations. *The Journal of Wildlife Management*, 71(3), 1002-1009.

Lisovski, S., Hewson, C. M., Klaassen, R. H., Korner-Nievergelt, F., Kristensen, M. W., & Hahn, S. (2012). Geolocation by light: accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 603-612.

Lisovski, S., & Hahn, S. (2012). Geolight-processing and analysing light-based geolocator data in

R. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 1055-1059.

Macdonald, C. A., Fraser, K. C., Gilchrist, H. G., Kyser, T. K., Fox, J. W., & Love, O. P. (2012). Strong migratory connectivity in a declining Arctic passerine. *Animal Migration*, 1, 23-30.

Marzluff, J. M., Kimsey, B. A., Schueck, L. S., McFadzen, M. E., Vekasy, M. S., & Bednarz, J. C. (1997). The influence of habitat, prey abundance, sex, and breeding success on the ranging behavior of Prairie Falcons. *The Condor*, 99(3), 567-584.

Mays, H. L., & Ritchison, G. (2004). The effect of vegetation density on male mate guarding and extra-territorial forays in the yellow-breasted chat (*Icteria virens*). *Naturwissenschaften*, 91(4), 195-198.

McKinnon, E. A., Fraser, K. C., & Stutchbury, B. J. (2013). New discoveries in landbird migration using geolocators, and a flight plan for the future. *The Auk*, 130(2), 211-222.

McKinnon, E. A., Stanley, C. Q., & Stutchbury, B. J. (2015). Carry-over effects of nonbreeding habitat on start-to-finish spring migration performance of a songbird. *PLoS One*, 10(11), e0141580.

Mennill, D. J., Burt, J. M., Fristrup, K. M., & Vehrencamp, S. L. (2006). Accuracy of an acoustic location system for monitoring the position of duetting songbirds in tropical forest. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 119(5), 2832-2839.

Mennill, D. J., Battiston, M., Wilson, D. R., Foote, J. R., & Doucet, S. M. (2012). Field test of an affordable, portable, wireless microphone array for spatial monitoring of animal ecology and behaviour. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 704-712.

Millsbaugh, J. J., Gitzen, R. A., Kernohan, B. J., Larson, M. A., & Clay, C. L. (2004). Comparability of three analytical techniques to assess joint space use. *Wildlife Society Bulletin*, 32(1), 148-157.

Mukhin, A., Kosarev, V., & Kitorov, P. (2005). Nocturnal life of young songbirds well before migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1572), 1535-1539.

Naguib, M., Altenkamp, R., & Griessmann, B. (2001). Nightingales in space: song and extra-territorial forays of radio tagged song birds. *Journal für Ornithologie*, 142(3), 306-312.

Nakamura, H., & Miyazawa, Y. (1997). Movements, space use and social organization of radio-tracked common cuckoos during the breeding season in Japan. *Japanese Journal of Ornithology*, 46(1), 23-54.

Neudorf, D. L., Stutchbury, B. J., & Piper, W. H. (1997). Covert extraterritorial behavior of female hooded warblers. *Behavioral Ecology*, 8(6), 595-600.

Norris, D. R., & Stutchbury, B. J. (2001). Extraterritorial movements of a forest songbird in a fragmented landscape. *Conservation Biology*, 15(3), 729-736.

Grahn, M. (1990). Seasonal changes in ranging behaviour and territoriality in the European Jay *Garrulus g. glandarius*. *Ornis Scandinavica*, 195-201.

Roth, J. E., Kelly, J. P., Sydeman, W. J., & Colwell, M. A. (2004). Sex differences in space use of breeding Common Ravens in western Marin County, California. *The Condor*, 106(3), 529-539.

Ouwehand, J., Ahola, M. P., Ausems, A. N. M. A., Bridge, E. S., Burgess, M., Hahn, S., ... & Velmala, W. (2016). Light-level geolocators reveal migratory connectivity in European populations of pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, 47(1), 69-83.

Ouwehand, J., & Both, C. (2017). African departure rather than migration speed determines variation in spring arrival in pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology*, 86(1), 88-97.

Pedersen, L., Fraser, K. C., Kyser, T. K., & Tøttrup, A. P. (2016). Combining direct and indirect tracking techniques to assess the impact of sub-Saharan conditions on cross-continental songbird migration. *Journal of Ornithology*, 157(4), 1037-1047.

Pedersen, M. C., Dunn, P. O., & Whittingham, L. A. (2006). Extraterritorial forays are related to a male ornamental trait in the common yellowthroat. *Animal Behaviour*, 72(2), 479-486.

López-López, P., de La Puente, J., Mellone, U., Bermejo, A., & Urios, V. (2016). Spatial ecology and habitat use of adult Booted Eagles (*Aquila pennata*) during the breeding season: implications for conservation. *Journal of Ornithology*, 157(4), 981-993.

Renfrew, R. B., Kim, D., Perlut, N., Smith, J., Fox, J., & Marra, P. P. (2013). Phenological matching across hemispheres in a long-distance migratory bird. *Diversity and Distributions*, 19(8), 1008-1019.

Roth, T., Sprau, P., Schmidt, R., Naguib, M., & Amrhein, V. (2009). Sex-specific timing of mate searching and territory prospecting in the nightingale: nocturnal life of females. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1664), 2045-2050.

Rutz, C. (2006). Home range size, habitat use, activity patterns and hunting behaviour of urban-breeding Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *ARDEA-WAGENINGEN*-, 94(2), 185.

Ryder, T. B., Fox, J. W., & Marra, P. P. (2011). Estimating migratory connectivity of gray catbirds (*Dumetella carolinensis*) using geolocator and mark—recapture data. *The Auk*, 128(3), 448-453.

Saino, N., Ambrosini, R., Caprioli, M., Romano, A., Romano, M., Rubolini, D., ... & Liechti, F. (2017). Sex-dependent carry-over effects on timing of reproduction and fecundity of a migratory bird. *Journal of Animal Ecology*, 86(2), 239-249.

Salewski, V., Flade, M., Poluda, A., Kiljan, G., Liechti, F., Lisovski, S., & Hahn, S. (2013). An unknown migration route of the 'globally threatened' Aquatic Warbler revealed by geolocators. *Journal of Ornithology*, 154(2), 549-552.

Schwemmer, P., & Garthe, S. (2011). Spatial and temporal patterns of habitat use by Eurasian oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) in the eastern Wadden Sea revealed using GPS data loggers. *Marine biology*, 158(3), 541-550.

Scobie, C. A., Bayne, E. M., & Wellicome, T. I. (2016). Influence of human footprint and sensory disturbances on night-time space use of an owl. *Endangered Species Research*, 31, 75-87.

Senner, N. R., Hochachka, W. M., Fox, J. W., & Afanasyev, V. (2014). An exception to the rule: carry-over effects do not accumulate in a long-distance migratory bird. *PLoS One*, 9(2), e86588.

Simpfendorfer, C. A., Olsen, E. M., Heupel, M. R., & Moland, E. (2012). Three-dimensional kernel utilization distributions improve estimates of space use in aquatic animals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69(3), 565-572.

Smith, J. A., Reitsma, L. R., & Marra, P. P. (2011). Influence of moisture and food supply on the movement dynamics of a nonbreeding migratory bird (*Parkesia noveboracensis*) in a seasonal landscape. *The Auk*, 128(1), 43-52.

Smith, K. W., Reed, J. M., & Trevis, B. E. (1992). Habitat use and site fidelity of Green Sandpipers *Tringa ochropus* wintering in southern England. *Bird Study*, 39(3), 155-164.

Smith, J. A., Reitsma, L. R., & Marra, P. P. (2011). Multiple space-use strategies and their divergent consequences in a nonbreeding migratory bird (*Parkesia noveboracensis*). *The Auk*, 128(1), 53-60.

Sokolov, V., Lecomte, N., Sokolov, A., Rahman, M. L., & Dixon, A. (2014). Site fidelity and home range variation during the breeding season of peregrine falcons (*Falco peregrinus*) in Yamal, Russia. *Polar biology*, 37(11), 1621-1631.

Stach, R., Jakobsson, S., Kullberg, C., & Fransson, T. (2012). Geolocators reveal three consecutive wintering areas in the Thrush Nightingale. *Animal Migration*, 1, 1-7.

Rothstein, S. I., Verner, J., & Steven, E. (1984). Radio-tracking confirms a unique diurnal pattern of spatial occurrence in the parasitic brown-headed cowbird. *Ecology*, 65(1), 77-88.

Stutchbury, B. J. (1998). Extra-pair mating effort of male hooded warblers, *Wilsonia citrina*. *Animal Behaviour*, 55(3), 553-561.

Stutchbury, B. J., Tarof, S. A., Done, T., Gow, E., Kramer, P. M., Tautin, J., ... & Afanasyev, V. (2009). Tracking long-distance songbird migration by using geolocators. *Science*, 323(5916), 896-896.

Stutchbury, B. J., Gow, E. A., Done, T., MacPherson, M., Fox, J. W., & Afanasyev, V. (2010). Effects of post-breeding moult and energetic condition on timing of songbird migration into the tropics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1702), 131-137.

Taborsky, B., & Taborsky, M. (1995). Habitat use and selectivity by the brown kiwi (*Apteryx australis mantelli*) in a patchy environment. *The Auk*, 112(3), 680-689.

Tanner, E. P., Elmore, R. D., Fuhlendorf, S. D., Davis, C. A., Dahlgren, D. K., & Orange, J. P. (2017). Extreme climatic events constrain space use and survival of a ground-nesting bird. *Global change biology*, 23(5), 1832-1846.

Thorup, K., Tøttrup, A. P., Willemoes, M., Klaassen, R. H., Strandberg, R., Vega, M. L., ... & Rahbek, C. (2017). Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants. *Science Advances*, 3(1), e1601360.

Tøttrup, A. P., Klaassen, R. H., Strandberg, R., Thorup, K., Kristensen, M. W., Jørgensen, P. S., ... & Alerstam, T. (2011). The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian–African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring migration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*

Sciences, 279(1730), 1008-1016.

Trierweiler, C., Klaassen, R. H., Drent, R. H., Exo, K. M., Komdeur, J., Bairlein, F., & Koks, B. J. (2014). Migratory connectivity and population-specific migration routes in a long-distance migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1778), 20132897.

Vardanis, Y., Klaassen, R. H., Strandberg, R., & Alerstam, T. (2011). Individuality in bird migration: routes and timing. *Biology letters*, 7(4), 502-505.

Taborsky, B., Honza, M., Vogl, W., Teuschl, Y., & Taborsky, M. (2004). Habitat and space use of European cuckoo females during the egg laying period. *Behaviour*, 141(7), 881-898.

Ward, M. P., Alessi, M., Benson, T. J., & Chiavacci, S. J. (2014). The active nightlife of diurnal birds: extraterritorial forays and nocturnal activity patterns. *Animal Behaviour*, 88, 175-184.

White, G., & Garrott, R. (1990). Analysis of wildlife radio-tracking data Academic press.

Woolfenden, B. E., Stutchbury, B. J., & Morton, E. S. (2005). Male Acadian flycatchers, *Empidonax virens*, obtain extrapair fertilizations with distant females. *Animal Behaviour*, 69(4), 921-929.

Young, L. C., Vanderlip, C., Duffy, D. C., Afanasyev, V., & Shaffer, S. A. (2009). Bringing home the trash: do colony-based differences in foraging distribution lead to increased plastic ingestion in Laysan albatrosses?. *PloS one*, 4(10), e7623.