

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Kadlecová

Přesuny tažných suchozemských ptáků na zimovišti
Movements within non-breeding grounds in terrestrial migratory birds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Vojtěch Brlík

Praha, 2022

Charles University
Faculty of Science

Study programme: Biology
Branch of study: Biology



Barbora Kadlecová

Movements within non-breeding grounds in terrestrial migratory birds
Přesuny tažných suchozemských ptáků na zimovišti

Bachelor's thesis

Supervisor: Mgr. Vojtěch Brlík

Prague, 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 31. 07. 2022

Barbora Kadlecová

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala školiteli Mgr. Vojtěchu Brlíkovi za trpělivé a svědomité vedení mé práce a za výstižné připomínky k textu této bakalářské práce. Dále patří poděkování mému konzultantovi RNDr. Petru Procházkovi, Ph.D. především za pomoc při hledání konkrétního směřování bakalářské práce a za odborné rady z oblasti migrace a zimování tažných druhů ptáků. V neposlední řadě bych ráda poděkovala svým nejbližším za jazykové korektury a psychickou podporu při psaní této práce.

Abstrakt

Migrační ekologií ptáků se v poslední letech zabývá stále více výzkumníků i díky moderním sledovacím technologiím. Informací o chování tažných ptáků na zimovištích je však stále velmi málo. V této práci shrnuji poznatky o přesunech mezi zimovišti, stacionárním chování suchozemských tažných druhů ptáků během zimování a příčinách přesunů. Většina zaznamenaných přesunů se odehrála v Africe nebo Jižní Americe a nejčastěji se jednalo o hmyzožravé pěvce. V nalezených článcích bylo nejvíce informací o dlouhých přesunech nad 100 km a nejčastěji diskutovaným faktorem těchto přesunů byla dostupnost potravy, která je značně ovlivněna stavem vegetace, na který má vliv počasí. Kromě vnějších faktorů jsou hlavními prediktory také vnitřní faktory jako věk nebo pohlaví jedince. V závěru práce navrhuji další potenciální faktory ovlivňující přesuny tažných ptáků na zimovišti. Sesbírané informace o přesunech ptáků na zimovištích a jejich příčinách mohou sloužit pro další výzkum chování ptáků na zimovišti, vlivu environmentálních podmínek na ekologii tažných ptáků a informace mohou být využity také k cílené ochraně tažných druhů.

Klíčová slova: migrace, přesuny, ptáci, sezonalita, zimoviště, změny prostředí

Abstract

In recent years, the ecology of migratory birds has been a frequently studied subject especially due to modern tracking technologies. However, facts about behaviour of migratory birds on wintering areas are still limited. This thesis gathers information about movements within non-breeding grounds and stationary behaviour of terrestrial birds on wintering areas and about reasons of the movements. The majority of described movements occurred in Africa and South America and they were usually made by insectivorous songbirds. Majority of published data describes long-distance movements above 100 km. The most discussed factor of the movements was an availability of food which is affected by vegetation and the seasonal weather. Apart from the environmental factors I considered inner factors too, e. g. age or sex of birds. I also proposed some additional factors as a potential cause of movements within non-breeding grounds. The information about movements on wintering areas could serve as ground for further research of the behaviour of birds on wintering grounds, the influence of environmental conditions on the ecology of migratory birds and the information could also improve the protection of migratory birds.

Key words: birds, environmental changes, migration, movements, seasonality, wintering area

Obsah

1.	Úvod	1
2.	Cíle práce	3
3.	Postup práce.....	3
3.1	Vyhledávání vědeckých publikací.....	3
3.2	Zájmové skupiny druhů.....	3
4.	Přesuny suchozemských ptáků na zimovišti.....	4
4.1	Vymezení přesunů na zimovišti	4
4.2	Technologie sledování přesunů	4
4.3	Klasifikace přesunů na zimovišti.....	6
4.4	Faktory spojené s přesuny na zimovišti.....	7
4.5	Dlouhé přesuny.....	8
4.5.1	Faktory spojené s dlouhými přesuny	10
4.5.2	Shrnutí informací o dlouhých přesunech.....	13
4.6	Krátké přesuny	13
4.6.1	Faktory spojené s krátkými přesuny.....	14
4.6.2	Shrnutí informací o krátkých přesunech.....	17
4.7	Stacionarita.....	17
4.8	Návrhy dalších faktorů souvisejících s přesuny na zimovišti.....	18
4.8.1	Zemědělské aktivity.....	18
4.8.2	Mezidruhová kompetice	19
4.8.3	Načasování příletu na zimoviště.....	20
4.8.4	Domovský okrsek kořisti.....	20
4.8.5	Dědičná informace.....	21
4.9	Shrnutí přesunů na zimovišti	21
5.	Závěr.....	23
6.	Seznam literatury	24

Přílohy	36
Příloha 1 – soupis druhů přesunujících se na zimovišti	36
Druhy se záznamem o dlouhém přesunu	36
Druhy se záznamem o krátkém přesunu	36
Druhy se záznamem o stacionaritě	36

1. Úvod

Migrace je významným fenoménem, který se vyvinul u mnoha skupin obratlovců (Fryxell a Sinclair 1988; Dingle a Drake 2007; Albert *et al.* 2020) i bezobratlých (Enright 1978; Chapman *et al.* 2013). Obecně se jedná o směrovaný pohyb za lepšími zdroji. Nicméně v případě takzvané pravé migrace hovoříme o pravidelném sezónním pohybu celé populace či její části, přičemž po nějaké době následuje cesta zpět na původní místo (Weaver 1981).

Migrační chování je mnoha typů. Vertikálně ve vodním sloupci migrují vodní živočichové (Brierley 2014), altitudinální migraci lze pozorovat ve vysokohorských oblastech (Hsiung *et al.* 2018), nepravidelná masová migrace je typická u erupčních populací hmyzu (Topaz *et al.* 2012) a diadromní migrace mezi oceány a sladkými vodami byla popsána u některých druhů paprskoploutvých (Gross *et al.* 1988). Přestože se migrační chování nachází u velkého množství živočichů, nejdlejší trasy urazí ptáci během dálkové sezónní migrace, při které překonávají výrazné geografické překážky, vystřídají obvykle různé podnebné pásy a bez zastávky dokáží urazit více než deset tisíc kilometrů (Gill *et al.* 2005; Dingle a Drake 2007).

Migraci tažných druhů ptáků můžeme definovat jako pravidelné sezónní pohyby mezi hnízdními a nehnízdícími oblastmi (ale Dingle 2006). Teorie severního domova (z angl. *northern home*) si vysvětluje migraci tažných druhů ptáků snahou přečkat v tropech nepříznivé podmínky temperátních oblastí (Yanco *et al.* 2022). Podle teorie jižního domova (z angl. *southern home*) tažní ptáci migrují z tropů do temperátních oblastí, aby využili hojnosti potravy v temperátních oblastech a vyhnuli se vnitrodruhové kompetici v tropech. Následně se vrací zpět do tropických oblastí v době, kdy dostupnost potravy v mírném pásu klesá (Rappole a Tipton 1992).

K překonání dlouhých tahových cest jsou ptáci velmi dobře adaptováni, díky schopnosti letu urazí tažné druhy každoročně i desítky tisíc kilometrů (Newton 2008; Pasquier 2019). Mezi ikonické druhy ptáků, kteří migrují na dlouhé vzdálenosti, patří rybák dlouhoocasý (*Sterna paradisaea*). Jedinci tohoto druhu každoročně absolvují jednu z nejdlejších migračních cest dlouhou více než 80 000 kilometrů. Rybák dlouhoocasý se přesouvá z hnízdišť v Grónsku, na severu Evropy, Asie a Severní Ameriky až na pobřeží Antarktidy (Egevang *et al.* 2010; Hromádková *et al.* 2020). Známým druhem pro svou migraci je také vyhynulý holub stěhovavý (*Ectopistes migratorius*), který se až do počátku 20. století každoročně ve velmi početných hejnech přesouval téměř přes celou Severní Ameriku. Migroval z hnízdišť východně od Skalistých hor na zimoviště v oblastech Jižní Ameriky (Brewster 1889; Halliday 1980).

Tažní ptáci migrují pravidelně a z pravidla ve stejnou roční dobu. Například z temperátních oblastí severní polokoule odlétají tažní ptáci na zimoviště obvykle na podzim. Po příletu z hnízdiště stráví tažní ptáci na jednom či více zimovištích zimu a na jaře vyráží zpět na hnízdiště. Hnízdní období tráví ptáci obvykle na jednom hnízdišti, kde si hledají partnery, rozmnožují se a hnízdí. Na konci léta

či na podzim se vydávají ptáci opět na zimoviště (Newton 2008; Marchand 2013). Ekologie ptáků na zimovišti je zatím popsána jen okrajově, přestože je zimoviště oblast, kde tažní ptáci tráví značnou část svého ročního cyklu (Sillett a Holmes 2002).

Migrační chování ptáků ovlivňuje velké množství faktorů. Mezi vnitřní vlivy patří dědičná informace jedince, která má dopad na směr migrace a volbu migrační trasy, což souvisí s evolucí a formováním současných areálů rozšíření (Delmore a Liedvogel 2016; Thorup *et al.* 2021). Častěji zřejmě migrační chování ale formují vlivy vnějšího prostředí, například klima, dostupnost potravy, sezonalita prostředí (Alexander 1998; Dingle a Drake 2007) nebo vnitrodruhová a mezidruhová kompetice, která může mít vliv například na volbu zimoviště nebo načasování jednotlivých fází ročního cyklu (Cox 1968).

Migraci ptáků se v dnešní době věnuje velká pozornost (McKinnon a Love 2018; Jetz *et al.* 2022), mnoho prací se zaměřuje na identifikaci oblasti hnízdiště, na aktivitu ptáků v době pobytu na hnízdišti nebo na období samotné migrace. Informací o chování a aktivitách tažných ptáků na zimovištích je však stále velmi málo (ale viz Sedláček *et al.* 2004; Sorensen 2014). Během zimování se tažní ptáci potkávají s místními rezidentními druhy a s ostatními tažnými jedinci, kteří zimují ve stejné oblasti. Také jsou zde oproti hnízdišti často velmi odlišné klimatické podmínky prostředí (Pasquier 2019). Jaký vliv mají tyto podmínky prostředí na tažné ptáky, ale zatím není příliš jasné.

Vědecké aktivity se až poslední dobou začínají více zaměřovat i na chování a pohyby ptáků na zimovištích, především díky příchodu nových technologií (Bridge *et al.* 2011; Hallworth a Marra 2015; Brlík *et al.* 2020) a miniaturizaci radiotelemetrických vysílaček (Hunt *et al.* 1992; Taylor *et al.* 2017). Díky těmto technologiím víme, že tažní ptáci období zimování nemusí trávit pouze na jednom zimovišti, ale že někteří pobývají na více zimovištích (Heckscher *et al.* 2015). Mechanismy a příčiny těchto přesunů tažných ptáků během zimování jsou sice doposud ve většině případů neznámé, ale u některých druhů nalezneme alespoň okrajově diskusi o faktorech přesunů (např.: Knight *et al.* 2019) a u několika druhů již konkrétní faktory autoři prací odvozují na základě sesbíraných dat (např.: Johnson a Sherry 2001). Nicméně chybí ucelená představa o možných faktorech a o již zjištěných datech u konkrétních populací či zimujících jedinců.

Chybějící informace o chování ptáků na zimovištích jsou klíčové pro pochopení komplexity migrace ptáků (Rappole a Jones, 2002) nebo populačních změn pozorovaných na hnízdištích. Vliv kvality zimoviště je zásadní pro včasný přilet na hnízdiště, načasování přiletu může ovlivnit u tažných ptáků reprodukční potenciál pro danou sezónu (Gunnarsson *et al.* 2006; Rotics *et al.* 2018). Především však nedostatek informací komplikuje ochranu tažných druhů (Fraser *et al.* 2012; Stutchbury *et al.* 2016; Bravo *et al.* 2017). Bez detailních informací o chování ptáků na zimovištích nejsme schopni určit, jaká je reakce tažných druhů na úbytek vhodného prostředí v důsledku vlivu člověka a klimatických změn (Wilcove a Wikelski 2008; Smith *et al.* 2011).

2. Cíle práce

Formou literární rešerše v této práci shrnuji současné poznatky o přesunech a stacionaritě suchozemských tažných ptáků na zimovištích. Předkládané informace mohou posloužit jako podklad pro studium vlivu environmentálních podmínek na životní cyklus tažných ptáků.

Specifické cíle práce:

- Zaznamenat a klasifikovat délky přesunů tažných suchozemských ptáků na zimovišti.
- Vyhledat a popsat faktory spojené s přesuny tažných suchozemských ptáků na zimovišti.
- Navrhnout faktory, které by mohly ovlivňovat přesuny tažných suchozemských ptáků na zimovišti.

3. Postup práce

3.1 Vyhledávání vědeckých publikací

Vědecké články jsem vyhledávala pomocí databáze Web of Science. Klíčová slova hledání v databázi obsahovala specifikaci zájmové skupiny druhů (bird\$), období (non-breeding OR winter*), techniky sledování pohybu (geolocator* OR “GPS tag” OR GPS OR „radio telemetry“) a přesunů (home range OR stacionar* OR move*). Kombinace těchto klíčových slov jsem hledala ve všech polích (z angl. *all fields*) databáze Web of Science Core Collection. Takto specifikovaným hledáním jsem našla 418 vědeckých publikací k 3. 12. 2021. V článcích jsem často našla informace týkající se přesunů, které autor přejímal z jiné studie. V takovém případě jsem v seznamu literatury daného vědeckého článku vyhledala příslušnou referenci. Z nalezených článků jsem pak vždy zaznamenala do souhrnné tabulky následující informace:

- název, rok vydání a autora článku; název časopisu, kde byl článek publikován;
- druh, kterému se článek věnuje (české názvy – dle Abecedního seznamu druhů Západopalearktické oblasti (Česká společnost ornitologická 2022), případně podle databáze Avibase (Lepage 2022));
- počet jedinců (vč. stáří, pohlaví); převažující typ potravy podle databáze AVONET (Tobias 2022);
- délku přesunu během zimování a technologie sledování přesunu;
- popis diskutovaných či zmíněných faktorů přesunů (pokud toto sdělení článek obsahoval).

3.2 Zájmové skupiny druhů

Z vědeckých publikací jsem vybrala práce zaměřující se na suchozemské tažné druhy ptáků, protože vodní prostředí v mnoha případech ovlivňují faktory, které se v suchozemském prostředí nevyskytují. Podobně se liší také potrava suchozemských a vodních ptáků a její dynamika v čase. Takto široké spektrum faktorů by mohlo být příliš obtížné sumarizovat. Proto se v této práci zaměřuji pouze na skupiny tažných ptáků vázaných na suchozemské prostředí, tj. dravci (*Accipitriformes*), holubovití (*Columbidae*), hrabaví (*Galliformes*), krkavcovití (*Corvidae*), kukačkovití (*Cuculidae*), lelkovití (*Caprimulgidae*), pěvci (*Passeriformes*), sovy (*Strigiformes*) a svišťouni (*Apodiformes*).

4. Přesuny suchozemských ptáků na zimovišti

Přesuny suchozemských tažných ptáků na zimovišti jsou stále relativně neprobádanou oblastí ekologie ptáků, a to i přesto, že o nich výzkumníci v různých podobách diskutují již desítky let (např. Kelsey 1988; Winker *et al.* 1990; Hedenström *et al.* 1993). Poslední dobou však počet publikací, které se zabývají chováním tažných suchozemských ptáků na zimovištích, roste a objevují se i články, které se zabývají přímo přesuny ptáků během zimování.

4.1 Vymezení přesunů na zimovišti

Přesuny na zimovišti jsou v obecné rovině jakékoliv pohyby zimujících ptáků z místa na místo během období zimování nehlédě na vzdálenost mezi jednotlivými body. Jasnější vymezení přesunů tažných suchozemských ptáků na zimovišti však komplikuje například ne zcela jednoznačné odlišení konce migrace a začátku období zimování. Z tohoto důvodu potenciální první zimoviště snadno autoři článků označí za tahovou zastávku během migrace (z angl. *stopover* nebo *staging area*) a zimující druh pak považujeme za stacionární na zimovišti a potenciálnímu přesunu nevěnují výzkumníci pozornost (např.: Tøttrup *et al.* 2012; Laughlin *et al.* 2013; Willemoes *et al.* 2014). Autoři publikací si hranice mezi obdobím migrace a zimováním stanovují individuálně, protože mezi jednotlivými druhy je značná variabilita v načasování a migračních strategiích. Znalosti autorů jsem využila a pro účely této práce jsem brala v potaz pouze články, kde autoři lokality, mezi kterými se jedinec přesunul, označují za zimoviště, nebo kde autoři období, ve kterém přesun proběhl, označují za období zimování.

Podobně komplikuje vymezení přesunů také nekonzistentní hranice mezi tzv. předmigračními pohyby (z angl. *pre-migratory movements*) a přesuny mezi zimovišti. Předmigrační pohyby jsou jakékoliv přesuny před začátkem migrace, avšak obvykle na hnízdišti (Ormerod 1991; Limiñana *et al.* 2008). Jejich doba se může objevit i na zimovišti především jako přesuny ve směru migrace na hnízdiště nebo jako přesuny těsně před začátkem migrace. Zda tyto přípravy na migraci zahrnout mezi přesuny během zimování či nikoliv zůstává zatím nevyjasněné (např.: Hobson a Kardynal 2015; Bravo *et al.* 2017; Sørensen *et al.* 2017). V rámci této práce jsem zahrнула všechny přesuny, které podle autorů článků proběhly v období zimování, na zimovišti nebo mezi zimovišti.

4.2 Technologie sledování přesunů

Ke sledování migrace i přesunů používají autoři studovaných prací různé technologie. Nejčastěji se setkáme s využitím sledovacích zařízení založených na jednom ze dvou základních principů (vysílačka či záznamník) zjišťování polohy sledovaného jedince. Vysílačky zaznamenávají polohu a tuto informaci ihned nebo se zpožděním vysílají přes anténu k přijímači. Obecně jsou tato zařízení větší právě kvůli přítomnosti antény a často nemohou být tak malých velikostí a malé hmotnosti, aby je výzkumníci mohli použít u drobných druhů ptáků, zejména pěvců. V poslední době jsou však

dostupné i značně miniaturizované typy. Další limitací vysílaček je také zpravidla velmi vysoká pořizovací cena a často nákladný provoz spojený s průběžným odesíláním záznamů polohy.

V případě radiotelemetrických vysílaček je potřeba, aby byla anténa a přijímač v malé vzdálenosti od jedince. Tato technologie nazývaná také jako VHF (*very high frequency*) telemetrie využívá vysokofrekvenční radiové vlny, které vysílá zařízení umístěné na jedinci. Směrová anténa tento signál přijímá. Buď se s anténou v ruce vydáme směrem, odkud signál vychází, nebo můžeme využít triangulace. V případě triangulace nejprve otáčením směrové antény o 360 stupňů zjistíme směr, ve kterém se nachází vysílač. Pokud se směr podaří zjistit z alespoň tří lokací, dostaneme tři přímky, které se protínají v bodě, kde se nachází vysílač umístěný na sledovaném jedinci. Polohu určí radiotelemetrické vysílačky s přesností na desítky metrů a ornitologové je používají od poloviny 20. století (Bartolommei *et al.* 2012; Farve 2012). Radiotelemetrické vysílačky mohou být dnes již velice drobné, slouží i ke sledování některých druhů hmyzu (Kissling *et al.* 2014; Fisher *et al.* 2020).

Na principu vysílačky je založen také satelitní transmitter. Rozšířeným typem je Argos PTT (*platform transmitter terminal*), který určuje polohu s využitím Dopplerova jevu. Zařízení umístěné na jedinci vysílá signál, který zachytí systém satelitů Argos. Ten informaci o poloze vyšle stanici na Zemi. Vysílačky tohoto typu váží okolo 20 g a polohu určí s přesností tisíců až stovek metrů. Ke sledování ptáků používají ornitologové Argos PTT od konce 20. století (Strikwerda *et al.* 1985; Strikwerda *et al.* 1986; Seegar *et al.* 1996; Kenward 2001). Dnes ornitologové také hojně využívají GPS satelitní transmiery. Zařízení na sledovaném jedinci určí polohu pomocí globálního polohového systému (GPS). V případě velmi známého projektu ICARUS pak informaci o poloze odešle na ISS (mezinárodní vesmírnou stanici), kde se nachází přijímač. GPS souřadnice pak ISS vysílá výzkumníkům na Zemi (Jetz *et al.* 2022).

Záznamník oproti vysílačce uchová informace v interní paměti. Záznamníky jsou schopny zaznamenat buď informace o poloze jedince, nebo informace umožňující vypočítat zeměpisnou polohu zpětně. Základním limitem u záznamníku je nutnost jedince znovu odchytit a zařízení odebrat, neboť až poté můžeme získat data zaznamenaná na zařízení. Další komplikací je také absence informací o jedincích, kteří nepřežijí návrat na původní lokalitu (obvykle na hnízdiště) nebo těch, kteří se vrátí, ale na jinou lokalitu (jiné hnízdiště), než předpokládáme. V obou případech nedojde ke zpětnému odchycení sledovaných jedinců a nezískáme žádná data o pohybu těchto jedinců (McKinnon a Love 2018).

Geolokátor je zařízení, které zaznamenává informace umožňující vypočítat polohu sledovaného jedince. Konkrétně jde o záznam intenzity slunečního záření s časem, kdy zařízení hodnotu zaznamenalo. Z naměřených dat můžeme vypočítat délku dne či noci pro odhad zeměpisné šířky a čas místního poledne či půlnoci pro odhad zeměpisné délky. Pomocí geolokátoru určíme polohu v řádu desítek až stovek kilometrů. První využití této technologie v ornitologii bylo na konci 20. století

(Afanasyev a Prince 1993; Hill 1994; Lisovski *et al.* 2012), avšak rozsáhlé využívání těchto zařízení přišlo až s jejich miniaturizací po roce 2010 (Stutchbury *et al.* 2009).

GPS tag (nebo také GPS logger či GPS pinpoint) je zařízení, které umožňuje přímý záznam polohy. Díky GPS můžeme určit polohu s přesností na desítky až jednotky metrů. Nejmenší GPS tagy v současné době váží 1 g, což umožňuje sledování i malých druhů ptáků vážící 20 g. První využití této technologie pro sledování ptáků bylo publikováno v roce 2015 (Hallworth a Marra 2015).

Nelze opomenout více než 100 let používanou technologii sledování pohybu ptáků (Greenwood 2009), kterou je kroužkování. Pro účely této práce jsem však záznamy z kroužkování až na výjimky (Kelsey 1988; Hedenström *et al.* 1993; Johnson a Sherry 2001) nevyužila, přestože je dostupné nepřeborné množství dat. Zpracování takto rozsáhlých a zároveň relativně nekonzistentních dat je mimo možnosti bakalářské práce. Zároveň touto technologií můžeme jen velice obtížně určit, jaká část populace se přesunuje a je velmi komplikované rozhodnout, kdy přesun proběhl. Bez znalosti načasování přesunu je pak ve většině případů téměř nemožné odhadnout, nebo diskutovat faktor, který mohl přesun zapříčinit. Také obvykle na základě kroužkování není možné určit délku konkrétního přesunu během zimování.

Díky sledovacím technologiím můžeme zjistit mnohem více informací o migraci i přesunech tažných druhů ptáků. Pro pochopení chování zimujících ptáků je však nutné kombinovat data o poloze získaná pomocí zmíněných technologií (viz Tab. 1) s dalšími informacemi o dění na zimovišti, jako například klimatické a environmentální podmínky, proměnlivost prostředí nebo dostupnost zdrojů.

Tab. 1: Přehled technologií využívaných ke sledování pohybu ptáků, jejich přesnost a období prvního využití jednotlivých sledovacích technologií.

	název technologie	přesnost určení polohy	první použití technologie
vysílačka	radiotelemetrie	desítky metrů	2. pol. 20. stol.
	satelitní transponder	stovky až tisíce metrů	konec 20. stol.
záznamník	geolokátor	desítky až stovky kilometrů	přelom 20. a 21. stol., rozmach po roce 2010
	GPS tag	jednotky až desítky metrů	2015 (v ornitologii)

4.3 Klasifikace přesunů na zimovišti

Faktory, které ovlivňují přesuny tažných suchozemských druhů ptáků na zimovišti, se mohou v určitých ohledech lišit v závislosti na délce přesunu. Kromě toho informace o poloze jedinců a přesunech na zimovišti v člácích nebývají vždy zcela jasné, sami autoři mnohdy upozorňují na nepřesnost použitých zařízení. Přesuny jsem pro účely této práce klasifikovala do tří kategorií dle vzdálenosti (dlouhé, krátké a stacionarita). Ve většině prací navíc byly zaznamenány délky přesunů u studovaných jedinců v rámci jedné či dvou kategorií, což usnadnilo práci s články.

Dlouhé přesuny tažných ptáků na zimovišti jsem pro účely této práce definovala jako přesuny o délce větší než 100 km v období zimování. Nalezené práce, které dokumentují dlouhé přesuny, využívají v drtivé většině pro záznam pohybu ptáků světelné geolokátory. Přesnost těchto zařízení umožňuje zaznamenat pouze pohyby v řádu minimálně desítek až stovek kilometrů (viz Tab. 1).

Krátké přesuny tažných ptáků na zimovišti jsem v rámci této práce definovala jako přesuny o délce kratší než 100 km v období zimování. Především jsem však našla informace o přesunech pouze v rádech desítek a stovek metrů či jednotek kilometrů. Krátké přesuny je možné zaznamenat jen s využitím vybraných technologií, které polohu určí s dostatečnou přesností (viz Tab. 1). Autoři nalezených článků používali k záznamu vzdálenosti přesunu hlavně radiotelemetrii.

Za stacionární chování na zimovišti jsem považovala pouze to, kdy autoři článku přímo zmínili, že pozorovaní jedinci se během zimování nijak nepřesunovali, tj. po celou dobu se podle dostupných dat zdrželi na jednom zimovišti (např.: Kelsey 1988; Limiñana *et al.* 2012b; Monti *et al.* 2018), nebo když tyto jedince sami autoři článku označili za stacionární či sedentární během období zimování (např.: Sorensen 2014; Stutchbury *et al.* 2016; Evens *et al.* 2017; Pierce *et al.* 2021).

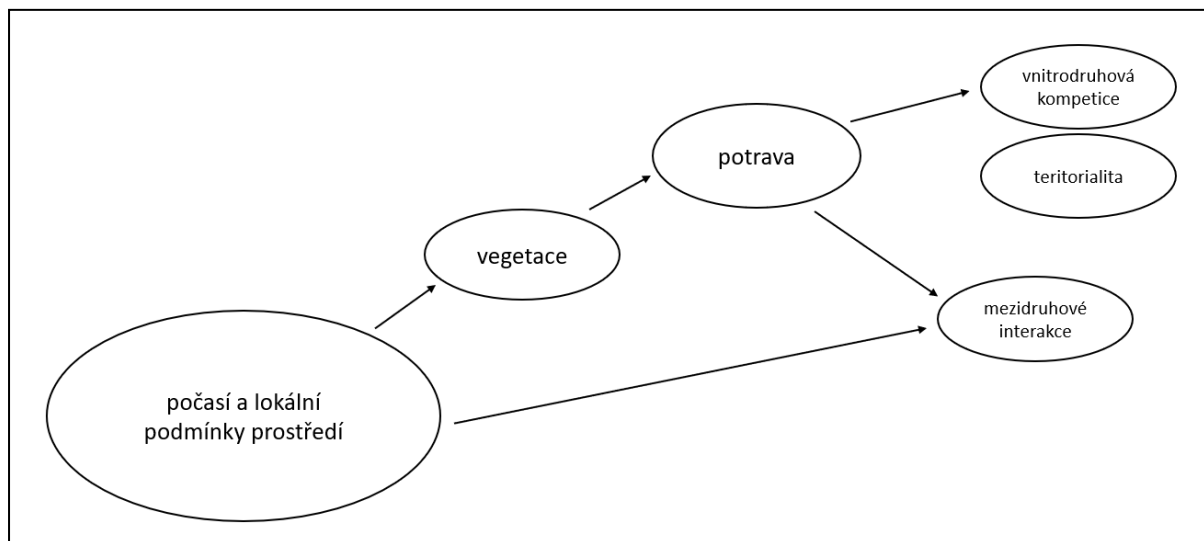
4.4 Faktory spojené s přesuny na zimovišti

O přesunech suchozemských tažných druhů ptáků na zimovišti se objevuje stále více informací a zdá se, že je pravděpodobně ovlivňuje široká škála faktorů, z nichž ale mnohé stále čekají na detailnější výzkum. Často se jedná o domněnky autorů, které nejsou podloženy daty. Autoři se také v mnoha případech k faktorům v nalezených pracích vůbec nevyjadřují, především v případech, kdy jsou přesuny zmíněny v článku pouze okrajově (např.: Meyburg *et al.* 2011; McNeil *et al.* 2015; Norevik *et al.* 2017; Briedis *et al.* 2018; Väli *et al.* 2018). Potenciální faktory přesunů zmiňují necelé dvě třetiny z nalezených článků.

Mnohdy si autoři netroufají navrhnout vysvětlení, protože mají podle jejich názoru příliš malý vzorek pozorovaných jedinců (Callo *et al.* 2013; Szép *et al.* 2017), nebo nemohou vyloučit vliv nepřesnosti určení polohy (Horns *et al.* 2016; Xenophontos *et al.* 2017). O nepřesnosti měření autoři hovoří hlavně v souvislosti s přesuny na krátké vzdálenosti (viz Klasifikace přesunů na zimovištích) a při využití geolokátorů (viz Tab. 1). Nicméně některé z faktorů přesunů suchozemských ptáků na zimovištích jsou již podloženy nasbíranými daty i pozorováním na větším množství zimujících jedinců (viz Dlouhé přesuny a Krátké přesuny).

Faktory, které by mohly ovlivňovat přesuny zimujících druhů ptáků podle nalezených článků, jsem pro účely této práce rozdělila na vnější a vnitřní. Mezi vnější jsem zařadila klimatické podmínky prostředí, stav vegetace, dostupnost potravních zdrojů a vnitrodruhové i mezidruhové interakce jako například predace nebo kompetice (Obr. 1). Vnitřní faktory byly v nalezených článcích diskutovány v menší míře. Mezi ně jsem na základě informací nalezených v článcích zařadila fyziologické procesy

na úrovni jedince, rozdílné potřeby jedinců v akumulaci energie během přesunů či těsně před začátkem jarní migrace, načasování přepeřování, věk nebo pohlaví. Vnější i vnitřní faktory a jejich provázanost v této práci podrobně rozebírám, a to pro každou kategorii přesunů zvlášť.



Obr. 1: Schématická struktura vztahů mezi jednotlivými vnějšími faktory, které by mohly ovlivňovat přesuny suchozemských tažných druhů ptáků během zimování.

4.5 Dlouhé přesuny

Vymezení dlouhých přesunů suchozemských tažných druhů ptáků na zimovišti použité v této práci je v souladu s charakterizací přesunů ve většině nalezených článků, kde tyto přesuny autoři často označují také jako vnitrotropickou migraci (z angl. *intratropical migration*). Vnitrotropická migrace je definována jako přesun v tropických oblastech mezi obratníky Raka a Kozoroha na vzdálenost větší než 100 km (Heckscher *et al.* 2015). Dříve byla vnitrotropická migrace spojována pouze s druhy ptáků tropických oblastí (Fry 1966; Morton 1977; Hayes 1995). V současné době jsou označovány i přesuny temperátních druhů během zimování v rámci tropických oblastí jako vnitrotropická migrace (Rappole a Jones 2002). Jedny z prvních zdokumentovaných vnitrotropických přesunů temperátních druhů byly u drozdů hnědavých (*Catharus fuscescens*) v Jižní Americe (Heckscher *et al.* 2011). V následujících letech publikované články hovoří o záznamu vnitrotropické migrace také u mnoha dalších tažných temperátních druhů (např.: Wolfe a Johnson 2015; Stutchbury *et al.* 2016; Koleček *et al.* 2018). Do této práce jsem však zahrnula nejen články o vnitrotropické migraci tažných druhů ptáků, ale také články věnující se přesunům během zimování nad 100 km mimo tropickou oblast.

Z celkem 43 nalezených článků dokumentujících přesuny na dlouhé vzdálenosti se 28 článků zaměřuje na pěvce (Passeriformes). Ostatní nalezené práce zkoumaly dravce (n = 9), kukačky (n = 3), lelky (n = 2) a jeden článek také hrdličky (Schumm *et al.* 2021), viz Příloha 1. Mimo tropickou oblast popisuje přesuny jen velmi málo z nalezených článků (n = 7), nicméně všechny tyto záznamy pocházejí z lokalit hraničících s tropickou oblastí (např.: Kassara *et al.* 2012; Siegel *et al.* 2016; Knight *et al.* 2019; Wright *et al.* 2021).

Obecně převažovaly přesuny na dlouhé vzdálenosti u hmyzožravých pěvců ($n = 26$). A to i při zaměření se pouze na přesuny v rámci tropické oblasti. To není v souladu se staršími pozorováními vnitrotropické migrace u druhů tropických oblastí, kdy byly dlouhé přesuny zaznamenány především u frugivorních a nektarivorních druhů (Levey a Stiles 1992). Důvodem převažující hmyzožravosti u druhů v nalezených člancích by mohl být stále se zvyšující počet publikací dokumentujících dlouhé přesuny tažných ptáků na zimovištích. Převažující hmyzožravost by také odpovídala obecnému trendu, že většina tažných druhů ptáků je hmyzožravá a že někteří autoři již dříve předpokládali, že množství hmyzu je zásadní pro pohyb migrujících ptáků v tropických oblastech (Greenberg 1995).

Nejvíce přesunů na dlouhé vzdálenosti jsem identifikovala v pracích sledujících ptáky na afrických zimovištích ($n = 24$) a na zimovištích v Jižní Americe ($n = 12$). Dalšími oblastmi, kde se zaznamenané přesuny odehrály, jsou Mexiko a okolí Mexického zálivu (Cormier *et al.* 2013; Siegel *et al.* 2016), oblast Karibského moře (Wolfe a Johnson 2015) a Madagaskar (Kassara *et al.* 2012). Rozdílná četnost záznamů o přesunech nemusí vypovídat o tom, že by se ptáci přesouvali mezi zimovišti ve větší míře během zimování v Africe a Jižní Americe než například v Asii, kde nalezneme také významná zimoviště mnoha tažných druhů ptáků. Důvodem převažujících pozorování na zmíněných kontinentech je spíše fenomén známý jako tzv. *geographic bias* či *sampling bias*. Jedná se o fenomén, kdy je množství vědeckých poznatků a informací o různých oblastech ovlivněno počtem vědeckých pracovníků působících v daných oblastech, dostupností daných lokalit či preferováním určitých druhů nebo institucí při přidělování financí na výzkum (Reddy a Dávalos 2003; Boakes *et al.* 2010; Kowal *et al.* 2022). Většina vědeckých týmů sídlí v Evropě a Severní Americe a tažné druhy ptáků hnízdící na těchto kontinentech migrují nejčastěji právě na zimoviště v Africe a Jižní Americe. Navíc informace o dlouhých přesunech výzkumníci u většiny druhů získali pomocí geolokátorů, které se na jedince umisťují obvykle na hnízdištích (McKinnon a Love 2018).

Afrika i Jižní Amerika patří mezi nejvýznamnější zimoviště ptáků migrujících na dlouhé vzdálenosti (Moreau 1952; Keast 1995). Tomu také odpovídá relativně vysoká četnost pozorování dlouhých přesunů v rámci obou těchto kontinentů. Nicméně podle dostupných informací o tzv. itinerantním chování by dlouhé přesuny tažných druhů ptáků na zimovišti měly být výrazně častější v Africe než v Jižní Americe (Newton 2008). Jako itinerantní se v souvislosti se zimováním tažných ptáků nazývá chování, kdy během zimy ptáci pobývají na více lokalitách déle než jen za účelem mezipřistání v rámci migrace (Moreau 1972 podle Newton 2008). Itinerantní chování by mělo být výrazně častější na afrických zimovištích z důvodu obecně sušších, a hlavně sezónnějších podmínek prostředí, které nutí zimující jedince častěji měnit stanoviště (Newton 2008).

4.5.1 Faktory spojené s dlouhými přesuny

Vnější faktory spojené s dlouhými přesuny

Afrika a Jižní Amerika, ve kterých podle nalezených článků výzkumníci zaznamenali nejvíce dlouhých přesunů tažných ptáků, se nachází v oblasti tropického pásu. Tropickou oblast výrazně ovlivňuje sezonalita počasí, periodicky se zde střídají období sucha a období dešťů. Sezonalita počasí a klimatické podmínky na zimovišti jsou v nalezených člancích jedním z nejčastěji diskutovaných faktorů spojených s přesuny tažných suchozemských druhů ptáků na zimovišti ($n = 13$).

Střídání období dešťů a období sucha v tropických oblastech je způsobeno střetáváním pasátů severní a jižní polokoule v rovníkovém pásmu, čímž dochází ke vzniku tzv. intertropické zóny konvergence. Jedná se o zónu, kde dochází k intenzivním dešťům a bouřkám. Tato zóna bouřkových mraků se v závislosti na pohybu Země a poloze vůči Slunci přesouvá během roku od obratníku Raka k obratníku Kozoroha a zpět. Přes tropické oblasti jižní polokoule, kde se nachází zmiňovaná zimoviště, přechází intertropická zóna konvergence od listopadu do března, proto se v této části roku setkáme v Africe i Jižní Americe s obdobím dešťů (Fletcher 1945; Waliser a Gautier 1993). Toto období však trvá jen jeden až dva měsíce. V některých oblastech se deště vyskytnou pouze jedenkrát po dobu několika týdnů (například v severní části subsaharské Afriky), zatímco jinými oblastmi (například oblastmi střední Afriky) prochází intertropická zóna konvergence dvakrát, a tak zde bývá období dešťů v listopadu či prosinci a poté ještě jednou v únoru či březnu (Tazalika a Jury 2008; Diem *et al.* 2019).

Rozdíly jsou navíc také v množství srážek, které na jednotlivé oblasti během dešťů dopadnou. Deště jsou především v kontinentálních oblastech výrazně slabší než v oblastech, kde tvorbu bouřkových mraků podporuje oceán, který chladne pomaleji než kontinent. Na rozdíl od pevniny si voda i během chladnějších období dešťů udržuje vyšší teplotu. Od hladiny se ohřívá vzduch, který stoupá výše do atmosféry a při přesunu mračen nad pevninu se ochlazuje a vlhkost následně kondenzuje při tvorbě srážkových mraků. Ochlazováním vzduchu stoupajícího od oceánů dochází k intenzivnější tvorbě bouřkových mraků v rámci intertropické zóny konvergence a srážek je v těchto oblastech více (Mitchell a Wallace 1992; Philander *et al.* 1996).

Vliv počasí na přesuny tažných ptáků na zimovištích potvrzují i data nasbíraná u drozdů hnědavých. Drozdí se během zimování v Jižní Americe (konec ledna až začátek března) přesouvají severozápadním směrem stovky kilometrů. Na druhé zimoviště na severu Jižní Ameriky přelétávají v době, kdy na jejich prvním zimovišti dochází k silným srážkám a záplavám v povodí Amazonky (Heckscher *et al.* 2015). Sezonalita počasí je pro přesuny tažných ptáků během zimování zásadní nejen přímo v souvislosti se záplavami a měnícím se množstvím srážek (Strandberg *et al.* 2012; Siegel *et al.* 2016; Sørensen *et al.* 2017), ale také ovlivňuje stav vegetace (Jahn *et al.* 2013a) a je úzce provázána s potravou tažných druhů ptáků během zimování (Brown a Sherry 2006; Ockendon *et al.* 2014), viz Obr. 1.

Jako potenciální faktor přesunů zmiňuje stav vegetace 12 článků a zároveň výsledky několika prací potvrzují, že vegetace je na základě sesbíraných dat jedním ze zásadních faktorů přesunů během zimování minimálně u sledovaných druhů či jedinců (Renfrew *et al.* 2013; Siegel *et al.* 2016; Sørensen *et al.* 2017; Thorup *et al.* 2017). V nalezených článcích o přesunech na dlouhé vzdálenosti několik autorů popisuje jako významný faktor přesunů během zimování provázanost vegetace s potravou sledovaných druhů (Jahn *et al.* 2013a; Jahn *et al.* 2013b; Lerche-Jørgensen *et al.* 2017).

U dlouhých přesunů tažných druhů ptáků během zimování se potrava zdá být hlavním faktorem. Dostupnost potravy je nejčastěji uváděným potenciálním faktorem v nalezených článcích (diskutuje ji 18 článků z 30 článků, které zmiňují možné důvody přesunu) a v několika článcích tuto hypotézu podle autorů potvrzují i zjištěná data o přesunech (Hedenström *et al.* 1993; Koleček *et al.* 2016; Knight *et al.* 2019). To je v souladu s dostupnými informacemi o vnitrotropické migraci rezidentních druhů tropických oblastí a se zjištěními o pohybech ptáků na zimovištích; v obou případech jsou považovány za klíčové sezónní změny v potravních zdrojích (Levey a Stiles 1992; Newton 2008).

Převažující potravní specializací zaznamenanou u druhů přesunujících se na dlouhé vzdálenosti v nalezených článcích byla hmyzožravost ($n = 34$). Během období dešťů je mnoho bezobratlých více aktivních než v rámci období sucha (Brown a Sherry 2006). V průběhu období sucha se tropičtí motýli (například druhy *Melanitis leda*, *Orsotrioena medus*, *Junonia almana*, *Micalesis* sp.) většinou nerozmnožují a jsou výrazně méně aktivní, někteří dokonce zcela omezují svou aktivitu a setrvávají ve stavu estivace až do příchodu období dešťů (Brakefield a Larsen 1984; Braby 1994). Podobně i saranče reagují na období dešťů a období sucha. Například saranče stěhovavá (*Locusta migratoria*) je schopna se rozmnožovat pouze je-li dostatečné vlhko. V období sucha se populace v Africe i Austrálii stahují do oblastí poblíž velkých jezer či vodních toků, aby přečkaly sušší část roku. Nejčastěji se setkáme s přemnožením tohoto druhu ke konci období dešťů (Farrow 1987) a velmi obdobně je tomu i u saranče druhu *Austracris guttulosa*, která se vyskytuje v Austrálii (Hunter *et al.* 1998).

Během období dešťů se kromě aktivity zvyšuje i abundance hmyzu v závislosti na rostoucí primární produkci (Poulin *et al.* 1992; Lassau a Hochuli 2008; Deveson 2013; Fernández-Tizón *et al.* 2020), i když většina druhů hmyzu na příchozí srážky reaguje s určitým časovým odstupem, podobně jako vegetace (Gómez-Mendoza *et al.* 2008; Gessner *et al.* 2013; Ugbaje a Bishop 2020). Právě zvýšení abundance hmyzu po skončení období dešťů v určité oblasti se zdá být jako možné vysvětlení přesunů u hmyzožravých slavíků tmavých (*Luscinia luscinia*) zimujících v Africe (Stach *et al.* 2012). Díky období dešťů se stává hmyz obecně dostupnější pro zimující druhy ptáků, kteří se jím živí. Například moták lužní (*Circus pygargus*), který se živí během zimování v severní Africe především sarančemi (Acrididae), se přesouvá na dlouhé vzdálenosti mezi více zimovišti právě v závislosti

na stavu vegetace, neboť nejvíce sarančí se nachází v oblastech s relativně nižší pokrývností vegetace. Pokud na některé z lokalit vegetace začala přerůstat v důsledku příchodu dešťů spojených s přesunem intertropické zóny konvergence (viz výše), přeletěli sledovaní jedinci motáků do oblasti, kde vegetace byla nízká a kde byla větší pravděpodobnost vysoké abundance potravy (Trierweiler *et al.* 2013). Podobně by tomu mohlo být také u hmyzožravé poštolky jižní (*Falco naumanni*) zimující v západní Africe (Limiñana *et al.* 2012a).

Vedle sezonality počasí může být dalším faktorem dlouhých přesunů také kompetice. V případě včelojeda lesního (*Pernis apivorus*) se autoři domnívají, že mladí jedinci se přesouvají na zimovištích v Africe z důvodu vnitrodruhové kompetice založené na úbytku a fragmentaci lesa. Nedostatek vhodného habitatu na zimovištích pak vede k hledání alternativních zimovišť a k přesunům mezi fragmenty lesa (Strandberg *et al.* 2012; Howes 2020).

Vnitřní faktory spojené s dlouhými přesuny

Nejen vnější faktory jako dostupnost potravních zdrojů nebo kompetice, ale také vnitřní faktory se podle mnoha autorů podílí na přesunech tažných druhů ptáků na zimovištích. Mezi ně patří především variabilita v individuálních potřebách jedinců stejného druhu (Jahn *et al.* 2013b; Stanley *et al.* 2021). Rozdílná fyziologie se může odrážet v přesunech s ohledem na individuální potřeby příprav na jarní migraci. Frugivorní pěvec elénie bělokorunkatá (*Elaenia albiceps chilensis*) zimující v Jižní Americe během přesunů mezi zimovišti využívá tahových zastávek, přestože tato mezipřistání jsou známá především z období migrace z hnízdiště na zimoviště. To že byla zastávka během přesunu pozorována jen u části sledovaných jedinců lze vysvětlit také rozdílnou fyziologií. Variabilita mezi jedinci vede k rozdílné potřebě doplnit energii během letu na stovky kilometrů mezi dvěma zimovišti (Bravo *et al.* 2017).

Zda jedinci daného druhu podniknou přesun během zimování či nikoliv může také ovlivňovat stáří jedince, jako je tomu například u včelojeda lesního. Jedinci v rámci prvního roku života zůstávají v oblastech zimovišť i během léta. V průběhu první i druhé zimy absolvovali všichni mladí jedinci několik přesunů nazývaných *transit movements*. Dospělí jedinci naopak letěli na jedno konkrétní zimoviště, kde strávili celé období zimování (Strandberg *et al.* 2012).

Podle několika autorů ovlivňuje přesuny na dlouhé vzdálenosti načasování přepeřování (Jahn *et al.* 2013a; Jahn *et al.* 2013b; Lemke *et al.* 2013; Briedis *et al.* 2016a). Přepeřování je jedním z energeticky nejnáročnějších období životního cyklu ptáků (Buttemer *et al.* 2019). Během výměny per potřebují ptáci dostatečné množství potravy pro dobrou kvalitu nových per (van den Brink *et al.* 2000). Proto je načasování přepeřování velmi zásadní nejen pro tažné druhy ptáků. Některé druhy či jednotlivé populace tažných druhů ptáků se této energeticky nákladné činnosti věnují během migrace, kdy se po dobu přepeřování zastaví na jedné lokalitě a až po dokončení přepeřování se vydávají dál směrem na svá zimoviště (Leu a Thompson 2002; Morales *et al.* 2022). Jiní, jako

například ťuhýk obecný (*Lanius collurio*), přepečování odkládají až na období před návratem na hnízdiště (Tøttrup *et al.* 2012). Ťuhýk migruje z Evropy do Afriky, kde obývá obvykle dvě zimoviště. Nejprve jedinci migrují na jih Afriky, kde dochází k přepečování. Následně se přesunují na druhé zimoviště do východní části Afriky (Bruderer 2007; Tøttrup *et al.* 2012). U rákosníků velkých (*Acrocephalus arundinaceus*), kteří migrují na africká zimoviště z hnízdišť ve Švédsku, dochází k přepečování během zimování podobně jako u ťuhýka a dalších druhů (Kiat *et al.* 2019). Nicméně rákosníci se zřejmě přepečování věnují na prvním ze zimovišť a až druhé zimoviště je jejich hlavní oblastí zimování (Lemke *et al.* 2013). Kauzální příčiny přesunů u rákosníků ani ťuhýků však zatím nejsou známy. Vnitřní faktory ovlivňující přesuny jsou však velmi úzce provázány s výše popisovanými vnějšími faktory (Pedersen *et al.* 2018) a tak i přesuny spojené s přepečováním by mohly být formovány především faktory vnějšího prostředí.

4.5.2 Shrnutí informací o dlouhých přesunech

Z nalezených publikací dokumentujících přesuny vyplývá, že dostupnost potravy je zásadním faktorem dlouhých přesunů tažných suchozemských ptáků na zimovišti. Mezi zimujícími druhy, u kterých autoři v nalezených článcích zaznamenali přesun na dlouhou vzdálenost, převažuje hmyzožravost. Potrava těchto druhů je úzce provázána se stavem vegetace, která reaguje na změny počasí, které jsou v tropické oblasti, kde byla zaznamenána většina přesunů na dlouhé vzdálenosti, velmi sezónní. Sezonalita počasí v těchto oblastech je způsobena především pohybem intertropické zóny konvergence. Nejde tedy říci, že dostupnost potravy je hlavním důvodem, proč suchozemští ptáci podnikají na svých zimovištích přesuny na dlouhé vzdálenosti. Spíše se jedná o kaskádu vnějších faktorů, kdy změny počasí způsobí změny ve vegetaci a následně dojde k ovlivnění potravních zdrojů. V kombinaci s vnitřními faktory jako individuální fyziologie jedince či načasování přepečování mohou být přesuny na zimovištích pravidelné a ustálené.

4.6 Krátké přesuny

U přesunů na kratší vzdálenosti autoři obvykle rozdělují zimující populaci tažných druhů ptáků na sedentární jedince a toulavé (z angl. *wanderer*), či přesouvající se (z angl. *shifting*) v rámci jednoho domovského okrsku (z angl. *home range*), příp. na přechodně (z angl. *transient*) se vyskytující na jednom území. Dále jsem zaznamenala pojmenování jako pohyby v rámci období zimování (z angl. *within-season movements*) nebo přemístění (z angl. *relocation*) v průběhu pobytu na jednom zimovišti (Kessler *et al.* 2013; Bailey a King 2019; Bulluck *et al.* 2019; Literák *et al.* 2019; Pedersen *et al.* 2019; Stanley *et al.* 2021). Pro nízký počet článků, které by zmiňovaly přímo více zimovišť v souvislosti s krátkými přesuny (Xenophontos *et al.* 2017; Pierce *et al.* 2021), jsem zahrнула do této kapitoly i články popisující přesuny v rámci jednoho zimoviště, příp. jednoho domovského okrsku (z angl. *home range*) či obecněji během zimování, přičemž vzdálenost přesunu je menší než 100 km.

Zmínku o přesunech na krátké vzdálenosti jsem našla ve 20 článcích, z toho 13 z nich se zaměřuje na pěvce, čtyři na dravce, jeden na kukačky (Williams *et al.* 2016), jeden na lelky (Tonra *et al.* 2019) a jeden na dropovité (Kessler *et al.* 2013), viz Příloha 1. V nalezených článcích jednoznačně převažovaly hmyzožravé druhy (n = 13), srovnatelný podíl tvořili hmyzožravci také u dlouhých přesunů.

Podobně jako u přesunů na dlouhé vzdálenosti nejvíce přesunů na krátké vzdálenosti na zimovištích zaznamenaly nalezené články v Africe (n = 5) a v Jižní Americe (n = 4). Avšak na rozdíl od přesunů na dlouhé vzdálenosti se zde setkáme s vícero pracemi, které hovoří o přesunech i mimo tyto dva kontinenty a v několika případech také zcela mimo tropickou oblast a její hranice. Konkrétně se jedná o oblasti v Asii, například Čína nebo Malajsie (Kessler *et al.* 2013; Pierce *et al.* 2021), o sever Mexika nebo Texas v USA (Ginter a Desmond 2005; Strasser *et al.* 2019) či jihovýchodní Evropu a Blízký východ (Literák *et al.* 2019; Friedemann *et al.* 2020). Z jakého důvodu práce zaznamenávající dlouhé přesuny mimo tropickou oblast chybí a proč jich u krátkých přesunů není více, není zcela jasné.

4.6.1 Faktory spojené s krátkými přesuny

Vnější faktory spojené s krátkými přesuny

Jednotlivé faktory přesunů dlouhých a krátkých se na první pohled mohou zdát v základu stejné (např. počasí je uváděno v článcích o dlouhých i krátkých přesunech). Mechanismus ovlivnění zimujících jedinců ale může být velmi rozdílný. Na klimatických podmínkách a počasí lze různorodost faktorů v závislosti na délce přesunu demonstrovat. U dlouhých přesunů jsou klimatické podmínky a počasí nejčastěji zmiňovanými faktory a zásadní pro mnoho přesunů se zdá být právě sezonalita počasí (viz Vnější faktory spojené s dlouhými přesuny). U krátkých přesunů spíše nemá smysl hovořit o sezonalitě počasí a klimatu jako o potenciálním faktoru, neboť takovéto změny se projeví až na větší prostorové škále.

Dostupnost potravních zdrojů diskutovali autoři v nalezených článcích nejčastěji jako potenciální faktor krátkých přesunů suchozemských tažných druhů ptáků na zimovištích (n = 12), podobně jako u dlouhých přesunů. Potravu jako faktor přesunů potvrzují přímo také nasbíraná data například od několika druhů lesňáčků (*Parula americana*, *Dendroica discolor*, *Setophaga ruticilla*) zimujících na Jamajce. Autoři článku prokázali, že hlavním faktorem, který ovlivňuje místo pobytu lesňáčků během zimování, je abundance hmyzu, kterým se živí. Jednotlivé habitaty dostupné v oblasti zimoviště mohou skýtat v různém období rozdílné potravní zdroje (Johnson a Sherry 2001).

Potrava tažných ptáků je v mnoha případech provázána se stavem vegetace, a to i v případě hmyzožravých druhů, neboť hmyz je často úzce navázán na vegetaci (Leal *et al.* 2016; Fernández-Tizón *et al.* 2020). Pokud se změní stav vegetace, pak může docházet také ke změně potravních zdrojů pro zimující jedince, na kterou mohou někteří jedinci reagovat přesuny jako

například lindušky préríjní (*Anthus spragueii*). V případě lindušek by stav vegetace ve spojitosti s abundancí potravy mohl být jedním z faktorů, který ovlivňuje velikost domovského okrsku, a tedy i krátké přesuny. Lindušky preferují lokality bez hustého pokryvu vegetací, protože díky obnažené půdě je pro ně potrava lépe dostupná. Zároveň na lokalitách, kde je půda obnažená, bývá nižší abundance jejich potravy (živí se hmyzem i semeny). Snaha najít lokalitu, kde tyto dva protichůdné vlivy budou ve vhodné kombinaci, by mohla vést u lindušek préríjních k pozorovaným přesunům během zimování na severu Mexika (Strasser *et al.* 2019). Stav vegetace obecně autoři často zmiňovali v nalezených článcích jako potenciální faktor krátkých přesunů suchozemských tažných druhů ptáků ($n = 5$) a několik článků také upozorňuje právě na provázanost mezi vegetací a potravou (např.: Arbeiter a Tegetmeyer 2011; Strasser *et al.* 2019).

U přesunů na krátké vzdálenosti se na rozdíl od dlouhých přesunů opakovaně vyskytla diskuse o přítomnosti predátorů jako potenciálním faktoru, který by mohl ovlivňovat přesuny během zimování (Ginter a Desmond 2005; Macías-Duarte a Panjabi 2013; Bailey a King 2019). Například u strnádky večerní (*Pooecetes gramineus*) zimující v Mexiku je jako zásadní pro pozorované přesuny uváděna snaha zimujících jedinců najít vhodnou rovnováhu mezi dostupností potravy, a právě přítomností predátorů (Macías-Duarte a Panjabi 2013). Nicméně žádná z prací přímo nepotvrzuje nasbíranými daty predaci jakožto faktor krátkých přesunů na zimovišti.

Detailnější informace chybí i o kompetici jako potenciálním faktoru přesunů během zimování. V nalezených článcích byla zmíněna pouze vnitrodruhová kompetice ($n = 2$) jako potenciální faktor krátkých přesunů, například u lelků křiklavých (*Antristomus vociferus*) zimujících ve Střední Americe (Tonra *et al.* 2019). Takových prací je celkově velmi málo pravděpodobně z toho důvodu, že informace nelze zjistit pouze za pomoci moderních sledovacích technologií. Získat je lze jedině fyzickou přítomností na zimovišti a sledováním početnosti jedinců a jejich přesunů.

Jedinou častěji diskutovanou interakcí mezi jedinci ve spojitosti s faktory ovlivňujícími krátké přesuny byla teritorialita ($n = 4$). U dlouhých přesunů nediskutují autoři v nalezených článcích teritorialitu jako potenciální faktor. Avšak u krátkých přesunů by se mohlo jednat o jeden z významnějších faktorů. Chování, které by tomu nasvědčovalo, pozorovala autorka článku o budničcích větších (*Phylloscopus trochilus*) u jedinců zimujících v Africe. Většina ze sledované populace se několikrát přesunula na vzdálenosti stovek až tisíců metrů a více než polovina přesunů se týkala jedinců, kteří v danou chvíli byli součástí skupiny ptáků stejného druhu hledající si společně potravu (z angl. *foraging group*). Formování těchto proměnných skupin s dočasnými členy, zpěv a reakce zimujících jedinců na predátory během behaviorálních experimentů naznačují, že se zimující budničci zdržují ve fluidních skupinách proto, že společně chrání dočasná teritoria (Sorensen 2014). Právě změny ve složení skupin by mohly zapříčinit krátké přesuny. V souvislosti s přesuny na krátké vzdálenosti během zimování se teritoriální chování liší mezi jedinci také u drozdů rezavohlavých (*Hylocichla mustelina*) zimujících

na jihu Mexika. U stacionárních jedinců často dochází k teritoriálnímu chování a vnitrodruhové agresii, naopak přesunující se jedinci se agresivně nechovali a ani teritoriální chování se u nich neobjevilo (Rappole *et al.* 1989). Jedinci, kteří nemají teritoria, by se tak mohli přesouvat za účelem nalezení vhodného zimoviště s kvalitními zdroji. To by odpovídalo zaznamenaným vnitřním faktorům. Právě u drozdů je rozdíl v tukových zásobách a fyzické kondici u stacionárních a přesunujících se jedinců (viz Vnitřní faktory spojené s krátkými přesuny). Provázanost například fyzické kondice jedinců a teritoriality poukazuje na propojení mezi vnějšími a vnitřními faktory krátkých přesunů.

Na krátké přesuny bude mít pravděpodobně minimální vliv střídání období dešťů a sucha, ale působit by mohly krátkodobé lokální změny počasí (Bulluck *et al.* 2019; Stanley *et al.* 2021). Počasí může silně ovlivnit podmínky prostředí. Zimující jedinci mohou přicházet o úkryty či potřebný habitat (Pedersen *et al.* 2019). V důsledku silného deště také může dojít k rozvodnění vodních toků. Část populace drozdů rezavohlavých zimujících na jihu Mexika se při pozorování přesunovala především během dní, kdy se rozvodní řeka, poblíž které drozdi zimují (Winker *et al.* 1990). Hledání jiné lokality z důvodu degradace podmínek prostředí původního zimoviště by mohlo být jedno z možných vysvětlení krátkých přesunů během zimování. Ke změnám podmínek prostředí, které by mohly ovlivňovat přesuny na krátké vzdálenosti, může docházet také působením zemědělské činnosti (aktivity dobytku i člověka). Ve spojitosti s faktory přesunů však tuto možnost autoři nalezených článků výrazněji nediskutují (viz Návrhy faktorů spojených s přesuny na zimovišti).

Vnitřní faktory spojené s krátkými přesuny

Kromě vnějších faktorů se i u krátkých přesunů suchozemských tažných druhů ptáků na zimovištích diskutuje význam vnitřních faktorů, a to především individuální fyziologie jedince (Bailey a King 2019; Strasser *et al.* 2019; Stanley *et al.* 2021). V případě drozdů rezavohlavých je vyšší pravděpodobnost krátkého přesunu mezi zimovišti u jedinců, kteří jsou celkově v horší fyzické kondici. Tento fenomén je pravděpodobně způsoben snahou těchto jedinců, kteří po dobu pozorování neopustili sledovanou oblast, nalézt lokalitu s lepší dostupností potravních zdrojů a vylepšit svou fyzickou kondici (Bailey a King 2019). Nabízí se otázka, zda jedinci v lepší fyzické kondici mají energii na to si držet teritoria, soupeřit o ně a být tak stacionární, podobně jako při pozorování drozdů v Mexiku (Winker *et al.* 1990), viz Vnější faktory spojené s krátkými přesuny.

U drozdů rezavohlavých je ale zároveň patrné, že mají vyšší pravděpodobnost přesunu jedinci s výrazně větším množstvím tukových zásob. Záznamy přesunů jedinců s vyšší mírou tuku pochází jak ze zimovišť z Hondurasu, tak i z Mexika. Je však zásadní zmínit, že se jedná především o jedince, kteří byli pozorováni pomocí radiotelemetrie a během pozorování opustili rozsah radiotelemetrických vysílaček (Winker *et al.* 1990; Bailey a King 2019). Mohli tak učinit i přesun na dlouhé vzdálenosti, pouze ho nebylo možné zaznamenat (viz Tab. 1). Je možné, že více tukových zásob je odpovědí přesunujících se jedinců na nejistotu potravních zdrojů, zvláště pokud by se přesouvali na delší

vzdálenosti. Při přesunech mezi více zimovišti nemají drozdi jistotu, že bude vždy dostupné dostatečné množství potravy na nové lokalitě. To by mohlo vést k tvorbě výraznější tukové zásoby oproti sedentárním jedincům (Winker 1990).

Při pozorování zimující populace drozdů rezavohlavých na Belize se také někteří jedinci přesunovali na krátké vzdálenosti, avšak vysvětlení těchto přesunů není zcela jasné. Opět by zde však mohla hrát významnou roli potrava a fyzická kondice ale také věk a stáří. V horší fyzické kondici byli především mladí jedinci a samice. Zřejmě je zdatnější samci vyháněni z vlhkých na potravu bohatých lokalit do oblastí sušších, kde je potravy málo a jedinci jsou obecně v horší fyzické kondici. Potenciálně vyšší pravděpodobnost přesunu u jedinců na vlhkých a potravou lépe zásobených lokalitách (Stanley *et al.* 2021) by tak mohla vysvětlit přesuny samic a mladých jedinců na sušší lokality po vyhánění samcem. Pro konkrétnější závěry by však bylo potřeba více informací ze zimovišť nejen na Belize.

4.6.2 Shrnutí informací o krátkých přesunech

Podle dostupných informací o krátkých přesunech suchozemských tažných druhů ptáků na zimovišti se zdá, že jedním z hlavních faktorů, který má na přesuny vliv, je potrava. Podobně je tomu i u dlouhých přesunů, avšak u krátkých přesunů do 100 km jsou změny v dostupnosti potravy založeny zřejmě na jiných aspektech jako například lokální změny podmínek prostředí (rozvodnění řeky, změna stavu vegetace) a na ně navazující změny v dostupnosti potravy. Kromě vnějších faktorů by mohly mít vliv i faktory vnitřní, jako je fyziologie jedince, ale v této oblasti stále chybí mnoho informací.

4.7 Stacionarita

Celkem jsem našla 20 článků, které poukazují na stacionární chování tažných ptáků na zimovišti. Většina z těchto prací ale zároveň zmiňuje přesuny ptáků během zimování. Mnoho populací, které se přesunují během období zimování, totiž zahrnuje i jedince, kteří jsou po celou dobu pobytu na zimovišti stacionární (např.: Winker *et al.* 1990; Knight *et al.* 2019). Některé druhy jsou označeny za stacionární, přestože jsou u nich zaznamenány přesuny během období zimování. Takovou situaci lze pozorovat například u orlovce říčního (*Pandion haliaetus*). Zimující jedinci se každý den přesouvají až desítky kilometrů a mají několik lokalit, kam se pravidelně vrací. Ojedinele byl u tohoto druhu pozorován i přesun v řádu stovek kilometrů. Přesto je tento druh označován za stacionární (Washburn *et al.* 2014), neboť záleží pouze na individuálním zhodnocení autorů dané práce, zda druh označí za stacionární či nikoliv.

Velká část článků o chování ptáků na zimovišti, které přesuny nezaznamenaly (nebo to alespoň v textu ani v příložených mapách či obrázcích nenaznačují), nenazývají sledované jedince jako stacionární či sedentární. Obvykle pak není v článku ani explicitně zmíněno, že daní jedinci strávili celé období zimování na jednom zimovišti a nepřesouvali se. Tyto články jsem nemohla zahrnout mezi ty,

kteře jsou diskutovány v této kapitole (viz Klasifikace přesunů na zimovišti), neboť situace na zimovišti s ohledem na přesuny není v takovém případě jasná.

Stacionaritu jsem zaznamenala především u pěvců ($n = 11$), ale také výraznou část stacionárních druhů tvořili dravci ($n = 6$). Dva články studovaly lelkovité a jeden článek se věnoval dudkovitým (Bächler *et al.* 2010), konkrétní druhy viz Příloha 1. Polovina zjištění stacionarity ($n = 10$) proběhla za použití geolokátorů, což může značně zkreslovat situaci při rozlišení jedinců na stacionární a přesunující se na krátké vzdálenosti, neboť geolokátory zaznamenají pohyby pouze na delší vzdálenosti (viz Tab. 1). Nicméně hojně autoři nalezených článků detekovali polohu také pomocí satelitní telemetrie ($n = 7$), která je velmi přesná (viz Tab. 1). Především autoři článků sledovali pomocí satelitní telemetrie dravce (např.: Limiñana *et al.* 2012b; Strandberg *et al.* 2012; Hedlin *et al.* 2013).

Nejvíce článků zmiňujících stacionaritu suchozemských tažných druhů ptáků hovoří o zimovištích v Africe ($n = 7$), ale obdobný počet článků se věnuje oblastem ve Střední Americe ($n = 6$) a v Jižní Americe ($n = 5$). Jeden článek se věnuje stacionaritě v Asii, konkrétně na Sumatře a v Malajsii (Pierce *et al.* 2021) a jeden z článků se týká zimovišť na jihu Evropy a severu Afriky (Monti *et al.* 2018).

Nejvíce informací o stacionaritě pochází od populací tažných druhů ptáků, u kterých část zimujících jedinců zůstává stacionární a část se přesouvá mezi více zimovišti. Během zimování v Africe autorka nalezeného článku u budníčků větších pozorovala stacionární chování a teritorialitu a zároveň krátké přesuny (Sorensen 2014), viz Vnitřní faktory spojené s krátkými přesuny. Podobně jako u budníčků také u jiříčky modrolesklé (*Progne subis subis*) při pozorování více než stovky jedinců zimujících v Jižní Americe pomocí geolokátorů se přibližně polovina jedinců přesunula během období zimování a druhá polovina byla stacionární. Tyto dvě skupiny se však neliší ve věku, pohlaví, fyzické kondici v závislosti na dostupnosti potravy v jednotlivých rocích ani v důsledku různě dlouhé a energeticky náročné migrace z hnízdiště na zimoviště. Na rozdíl od mnoha jiných druhů zimující jedinci nereagovali přesunem ani na změnu teploty, srážek či stavu vegetace na jejich prvním zimovišti (Stutchbury *et al.* 2016). Roli by však mohla hrát sledovací metoda a její přesnost, neboť geolokátory nejsou schopny zaznamenat krátké přesuny (viz Tab. 1). Zatím ale důvody, které vedou ke stacionaritě, zůstávají nejen u jiříček stále neznámé.

4.8 Návrhy dalších faktorů souvisejících s přesuny na zimovišti

4.8.1 Zemědělské aktivity

Zemědělská činnost by mohla mít vliv na přesuny během zimování u suchozemských tažných druhů ptáků. V nalezených člancích jsem zmínku o zemědělské činnosti jako potenciálním faktoru přesunů našla jen velmi okrajově (např.: Strasser *et al.* 2019). Aktivity farmářských zvířat mohou značně měnit podmínky prostředí a vliv má také práce zemědělců (Fry 1995; Butler a Gillings 2004; Opio *et al.*

2011; Babai *et al.* 2016; Herring *et al.* 2022). Navíc zemědělskou činnost jeden článek uvádí jako hlavní faktor přesunů, avšak během období hnízdění, nikoliv zimování. Jednalo se o supy bělohlavé (*Gyps fulvus*) ve Španělsku, kde měli zemědělci významný podíl na vytváření zdrojů potravy. Tito přesunující se supi se živili na tzv. supích restauracích (z angl. *vulture restaurant*). Jedná se o skládky uhynulého dobytka, které tradičně vytvářejí zemědělci ve Španělsku. Přesuny se týkaly jedinců, kteří byli již pohlavně dospělí, ale hnízdění se nevěnovali (García-Ripollés *et al.* 2011). Tito jedinci připomínají do určité míry právě zimující jedince, kteří nejsou drženi na jednom místě procesem hnízdění a mohou se tak přesouvat. Podobně jako supi se stravují na skládkách odpadu z farem také čápi bílí (*Ciconia ciconia*) během hnízdění ve Španělsku (Djerdali *et al.* 2016). Podobný příklad jsem však v nalezených článcích o přesunech během zimování nenalezla.

V tropických oblastech, kde proběhla většina ze zaznamenaných přesunů (viz Dlouhé přesuny a Krátké přesuny), je obecně velmi pestrá zemědělská činnost, hospodaří se na menších plochách. Různé fáze obdělávání polí mohou značně ovlivnit zdroj potravy pro zimující druhy ptáků, kteří by se například živili na narostlé vegetaci. Po sklizni o tuto potravu přichází, a to by mohlo být motivací k případným krátkým přesunům. Navíc plocha obdělávané půdy se každoročně značně zvyšuje (Potapov *et al.* 2022), za účelem hospodaření s půdou lidé v některých oblastech rozsáhle vypalují například savany v Africe (Oluwole *et al.* 2008) či lesní porosty v Jižní Americe (Fujisaka *et al.* 1996). Dojde-li k vypálení místa zimoviště nebo jeho těsné blízkosti, je možné, že to bude motivací pro zimující jedince se přesunout, což naznačuje i jeden z nalezených článků v souvislosti s dlouhými přesuny (Burgess *et al.* 2020).

4.8.2 Mezidruhová kompetice

Mezidruhová kompetice mimo hnízdní období je u zimujících druhů ptáků diskutovaným tématem nejen v posledních letech (Duffy *et al.* 1981; Powell *et al.* 2021). Zmínku o vnitrodruhové kompetici jako možném faktoru přesunů jsem našla v několika článcích. Mezidruhovou kompetici však v nalezených článcích o dlouhých ani krátkých přesunech autoři výrazněji nediskutují, možná proto, že se jedná o poměrně komplexní téma provázané s dalšími mezidruhovými interakcemi, a tak zatím dostupná data o přesunech nemusí umožňovat diskusi o vztazích zimujících jedinců s ostatními druhy.

V průběhu zimování se tažné druhy ptáků setkávají s dalšími migranty i s rezidentními druhy zimovišť. S těmi mohou mít společné potravní zdroje, habitat či úkryty. Pokud dochází ke kompetici například mezi rezidentním druhem a zimujícími jedinci o potravní zdroje (Powell *et al.* 2021), mohlo by to u zimujících jedinců (příp. i rezidentů) zapříčinit přesuny. V souvislosti s přesuny během zimování by také mohlo být zásadní například načasování přiletu konkurenčního druhu na společné zimoviště (Baillie a Peach 1992), který by vedl k přesunu jednoho z druhů na jiné zimoviště. Studium těchto interakcí však je možné provádět pouze přímo na zimovišti. Výzkum je tedy nejen časově

náročnější, což by mohlo být důvodem, proč tyto faktory spojené s mezidruhovými interakcemi nediskutují nalezené články.

4.8.3 Načasování přiletu na zimoviště

Některé populace (například ze severních šířek při migraci na jih) přilétají na zimoviště později, než populace s hnízdišti položenými blíže oblasti zimování (Conklin *et al.* 2010; Briedis *et al.* 2016b). Populace, které přiletí dříve, by mohly obsadit zimoviště s dostupnějšími zdroji a vhodnějším habitatem. Na populace s delší migrační trasou by v takovém případě mohla zůstat pouze méně vhodná zimoviště. Jedinci z těchto později obsazených zimovišť horší kvality by pak mohli mít tendenci se přesouvat a vyhledávat nová zimoviště a zdroje potravy.

Naznačovat by to mohla i data nasbíraná od drozdů západních, kteří se na svých zimovištích v Ekvádoru a Mexiku přesouvají na dlouhé vzdálenosti (Cormier *et al.* 2013; Inzerillo *et al.* 2020). Jedinci z okolí severněji položeného Lassen regionu spolu s jedinci z jižněji položeného hnízdiště v oblasti Sierra Nevada migrují do Střední Ameriky (Humple *et al.* 2020). Populace hnízdící v Lassen regionu by mohla potenciálně dorazit na zimoviště později a na zimovištích přesuny kompenzovat nižší kvalitou zimovišť. Autoři článku však tyto dvě populace slučují a rozdíly mezi nimi tak zůstávají nejasné.

Načasování jarní migrace a včasný přilet na hnízdiště je zásadní pro úspěšné hnízdní období a reprodukci mnoha druhů tažných ptáků (Rotics *et al.* 2018). Podobně by tomu mohlo být i s načasováním přiletu na zimoviště. Jen důsledkem pozdního přiletu by nebylo neúspěšné hnízdění, ale například by jím mohla být horší fyzická kondice během zimování a obtížnější zvládnutí jarní migrace. Nebo by z důvodu pozdějšího přiletu zůstal jen omezený výběr lokalit k přepečování a v důsledku by pak tito jedinci měli nižší kvalitu per, což by ovlivnilo celou následující sezónu.

4.8.4 Domovský okrsek kořisti

V nalezených člancích jsem nezaznamenala zmínku o velikosti domovského okrsku potravy v souvislosti s faktory, které by mohly zapříčinit přesuny během zimování. Především by tento faktor mohl vést k přesunům na krátké vzdálenosti, neboť domovský okrsek kořisti pravděpodobně nebude v rozsahu 100 km. Nejspíše by přesun z důvodu velikosti domovského území kořisti mohl být zaznamenán u dravců, neboť dravci byli druhou nejčastější skupinou ptáků, u kterých byly pozorovány přesuny obecně (viz Dlouhé přesuny, Krátké přesuny a Příloha 1). Zároveň se většina dravců živí lovem obratlovců (McClure *et al.* 2019), tedy větší kořisti nežli převážně hmyzožravé tažné druhy pěvců (Greenberg 1995). U dravců, kteří se živí lovem jiných druhů ptáků či obratlovců, lze předpokládat, že se budou muset přesouvat více z důvodu dostupnosti kořisti, než hmyzožravé druhy (Peery 2000).

Například u orlovce říčního byly zaznamenány během zimování v Jižní Americe přesuny na krátké vzdálenosti (konkrétně do 5 km). Autoři však sledované jedince považují za stacionární. Zřejmě proto, že za přesuny považují jen let na delší vzdálenosti (stovky km), který pozorovali pouze u jednoho jedince (Washburn *et al.* 2014). Orlovci se živí rybami mnoha druhů ve sladkých i mořských vodách (Siverio *et al.* 2011). V případě zimujících jedinců, kteří pobývali dál od pobřeží (Washburn *et al.* 2014), by se mohlo jednat o přesuny za účelem návštěvy většího spektra vodních ploch a toků, kde by mohli sledovaní jedinci získat potravu. Domovský okrsek potravy může být v případě stojatých vod jasně ohraničený a velikost vodních ploch (neboli domovských okrsků potravy orlovce) by pak mohla vést k přesunům v řádu jednotek kilometrů za účelem nalezení dalšího zdroje potravy.

4.8.5 Dědičná informace

Stále přesně nevíme, jakým způsobem je zakódované migrační chování ptáků – načasování, směr letu, zastávky během migrace a cílová lokace (Pulido 2007; Bowlin *et al.* 2010). Přesuny mezi zimovišti, zvláště ty charakteristické pro celou populaci jako například u ťuhýka obecného (Tøttrup *et al.* 2012), by mohly být formovány již tisíce let a nějakým způsobem zakódovány i do dědičné informace. Načasování migrace včetně přesunů během zimování se navíc u ťuhýka poměrně s velkou přesností opakuje mezi roky (Pedersen *et al.* 2018). Faktory takových přesunů by mohly být spojené s postglaciálním vývojem migračních tras a zimovišť a se změnami v areálech výskytu vlivem střídání dob ledových a meziledových (Thorup *et al.* 2021). Nabízela by se otázka, zda původní zimoviště nezůstala jako místa, kde dochází k přepeřování. Přesun na dlouhou vzdálenost z těchto míst během zimování by pak byl reakcí ptáků na dnešní podmínky prostředí zimoviště.

4.9 Shrnutí přesunů na zimovišti

Nejvíce informací jsem našla o dlouhých přesunech nad 100 km ($n = 43$), na rozdíl od krátkých přesunů, o kterých je známo stále relativně málo ($n = 20$). Většina přesunů suchozemských tažných druhů ptáků na zimovišti se odehrála v oblasti tropického pásu, a především na zimovištích v Jižní Americe a Africe. V rámci krátkých i dlouhých přesunů během zimování převažovala pozorování pěvců, podobně tomu bylo také u stacionarity. Nejvíce autoři nalezených článků v souvislosti s přesuny sledovali drozdy ($n = 9$), 3x z toho drozd západní (*Catharus ustulatus*). A dále rákosníky ($n = 8$), z toho 5x rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*).

Nejčastěji diskutovaným faktorem u dlouhých i krátkých přesunů je potrava. Jelikož převažují obecně hmyzožravé druhy, potrava je silně ovlivněna stavem vegetace a sezonalitou počasí. Většina přesunů se odehrála v oblasti mezi obratníky Raka a Kozoroaha, proto pro zimující jedince může být klíčové načasování přesunu v souvislosti se střídáním období sucha a období dešťů. V neposlední řadě může hrát roli také individuální ekofyziologie zimujících jedinců tažných druhů ptáků, která je významná zřejmě především pro vysvětlení přesunu pouze části ze zimujících jedinců daného druhu.

Potenciální faktor přesunů suchozemských tažných druhů ptáků na zimovišti, o kterém jsem v nalezených článcích nezaznamenala výraznější zmínku, je zemědělská činnost, která se podílí na lokálních změnách prostředí zimoviště. Dalším návrhem v souvislosti s příčinami přesunů je mezidruhová kompetice mezi tažnými druhy i rezidenty a také myšlenka rozdílného načasování přiletu na zimoviště a s tím související možnost obsadit horší nebo lepší lokalitu na zimovišti. Dále autoři nezmiňují v nalezených článcích velikost domovského okrsku potravy, která by mohla vést k přesunům za účelem vyhledání nového potravního zdroje. V neposlední řadě by také mohly být přesuny zakódovány geneticky a mohly by je ovlivňovat původní areály rozšíření tažných suchozemských druhů ptáků.

Téma přesunů během zimování by si zasloužilo systematictější přístup, porovnání mezi různými skupinami druhů, mezi migračními systémy či geografickými oblastmi. Případně by bylo možné zaměřit se pouze na dlouhé přesuny, o kterých se toho ví nejvíce, jejich záznam je možný pomocí více technologií (viz Tab. 1). Také jejich definice začíná být vyhraněnější, což vede například k tomu, že je snadnější o nich vyhledávat informace a díky tomu je možná komplexnější diskuse o jejich příčinách.

5. Závěr

Celkem jsem prošla přes 250 článků, které by se potenciálně mohly věnovat tématu přesunů ptáků během zimování, a z toho jsem v 83 článcích zaznamenala informaci o přesunech nebo stacionaritě tažných suchozemských ptáků na zimovišti.

Přesuny na zimovišti jsem klasifikovala dle jejich délky a diskutovala jsem jednotlivé faktory, které přesuny suchozemských tažných druhů ptáků na zimovišti ovlivňují.

Nejvýraznější společné fenomény jsem zaznamenala u dlouhých přesunů (tj. přesun nad 100 km) během zimování suchozemských tažných druhů ptáků, a to převažující hmyzožravost a lokaci v rámci tropického pásu. Nejvýznamnějším faktorem, který ovlivňuje dlouhé i krátké přesuny suchozemských tažných druhů ptáků na zimovišti, se zdá být potrava a proměnlivost její dostupnosti v závislosti na sezonalitě počasí, na kterou je úzce navázána také vegetace. Celkově potravu za zásadní faktor ovlivňující přesuny považuje více než polovina z nalezených článků zmiňujících přesuny suchozemských tažných druhů ptáků.

Navrhla jsem další faktory, které by potenciálně mohly ovlivnit přesuny během zimování a neobjevily se výrazněji v nalezených článcích. Jedná se o zemědělskou činnost v oblasti zimoviště, mezidruhovou kompetici, načasování příletu na zimoviště v souvislosti s obsazením různě kvalitních zimovišť jedinci jednotlivých populací, velikost domovského okrsku potravy a o reakci na původní rozšíření druhu.

6. Seznam literary

- Afanasyev, V. a Prince, P. (1993) „A miniature storing activity recorder for seabird species", *Ornis Scandinavica*, 24(3), s. 243–246.
- Albert, S., Wolfe, J. D., Kellerman, J. *et al.* (2020) „Habitat ecology of Nearctic–Neotropical migratory landbirds on the nonbreeding grounds", *Condor*, 122(4), s. 1–18.
- Alexander, R. M. (1998) „When is migration worthwhile for animals that walk, swim or fly?", *Journal of Avian Biology*, 29(4), s. 387–394.
- Arbeiter, S. a Tegetmeyer, C. (2011) „Home range and habitat use by Aquatic Warblers *Acrocephalus paludicola* on their wintering grounds in northwestern Senegal", *Acta Ornithologica*, 46(2), s. 117–126.
- Babai, D., Molnár, K. a Biró, M. (2016) „Changing year-round habitat use of extensively grazing cattle, sheep and pigs in East-Central Europe between 1940 and 2014: Consequences for conservation and policy", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 234, s. 142–153.
- Bächler, E., Hahn, S., Schaub, M. *et al.* (2010) „Year-round tracking of small trans-Saharan migrants using light-level geolocators", *PLoS ONE*, 5(3), s. 1–4.
- Bailey, B. A. a King, D. I. (2019) „Habitat selection and habitat quality for wintering Wood Thrushes in a coffee growing region in Honduras", *Global Ecology and Conservation*, 20, s. 1–10.
- Baillie, S. R. a Peach, W. J. (1992) „Population limitation in Palaearctic-African migrant passerines", *Ibis*, 134, s. 120–132.
- Bartolommei, P., Francucci, S. a Pezzo, F. (2012) „Accuracy of conventional radio telemetry estimates: A practical procedure of measurement", *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy*, 23(2), s. 1–6.
- Boakes, E. H., McGowan, P. J. K., Fuller, R. A. *et al.* (2010) „Distorted views of biodiversity: Spatial and temporal bias in species occurrence data", *PLoS Biology*, 8(6), s. 1–11.
- Bowlin, M. S., Bisson, I.-A., Shamoun-Baranes, J. *et al.* (2010) „Grand challenges in migration biology", *Integrative and Comparative Biology*, 50(3), s. 261–279.
- Braby, M. F. (1994) „Phenotypic variation in adult *Mycalesis Hübner* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) from the Australian wet-dry tropics", *Australian Journal of Entomology*, 33(4), s. 327–336.
- Brakefield, P. M. a Larsen, T. B. (1984) „The evolutionary significance of dry and wet season forms in some tropical butterflies", *Biological Journal of the Linnean Society*, 22(1), s. 1–12.
- Bravo, S. P., Cueto, V. R. a Gorosito, C. A. (2017) „Migratory timing, rate, routes and wintering areas of White-crested Elaenia (*Elaenia albiceps chilensis*), a key seed disperser for Patagonian forest regeneration", *PLoS ONE*, 12(2), s. 1–15.
- Brewster, W. (1889) „The present status of the Wild Pigeon (*Ectopistes migratorius*) as a bird of the United States, with some notes on its habits", *Auk*, 6(4), s. 285–291.

- Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S. *et al.* (2011) „Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds", *BioScience*, 61(9), s. 689–698.
- Briedis, M., Beran, V., Hahn, S. a Adamík, P. (2016a) „Annual cycle and migration strategies of a habitat specialist, the Tawny Pipit *Anthus campestris*, revealed by geolocators", *Journal of Ornithology*, 157(2), s. 619–626.
- Briedis, M., Hahn, S., Gustafsson, L. *et al.* (2016b) „Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant", *Journal of Avian Biology*, 47(6), s. 743–748.
- Briedis, M., Kurlavičius, P., Mackevičienė, R. *et al.* (2018) „Loop migration, induced by seasonally different flyway use, in northern European Barn Swallows", *Journal of Ornithology*, 159(4), s. 885–891.
- Brierley, A. S. (2014) „Diel vertical migration", *Current Biology*, 24(22), s. 1074–1076.
- van den Brink, B., Bijlsma, R. G. a van der Have, T. M. (2000) „European Swallows *Hirundo rustica* in Botswana during three non-breeding seasons: the effects of rainfall on moult", *Ostrich: Journal of African Ornithology*, 71(1–2), s. 198–204.
- Brlík, V., Koleček, J., Burgess, M. *et al.* (2020) „Weak effects of geolocators on small birds: A meta-analysis controlled for phylogeny and publication bias", *Journal of Animal Ecology*, 89(1), s. 207–220.
- Brown, D. R. a Sherry, T. W. (2006) „Food supply controls the body condition of a migrant bird wintering in the tropics", *Oecologia*, 149(1), s. 22–32.
- Bruderer, B. (2007) „Notes on the moult of red-backed shrikes (*Lanius collurio*) in their non-breeding range", *Journal of Ornithology*, 148(4), s. 557–561.
- Bulluck, L., Ames, E., Bayly, N. *et al.* (2019) „Habitat-dependent occupancy and movement in a migrant songbird highlights the importance of mangroves and forested lagoons in Panama and Colombia", *Ecology and Evolution*, 9(19), s. 11064–11077.
- Burgess, M. D., Finch, T., Border, J. A. *et al.* (2020) „Weak migratory connectivity, loop migration and multiple non-breeding site use in British breeding Whinchats *Saxicola rubetra*", *Ibis*, 162(4), s. 1292–1302.
- Butler, S. J. a Gillings, S. (2004) „Quantifying the effects of habitat structure on prey detectability and accessibility to farmland birds", *Ibis*, 146, s. 123–130.
- Buttemer, W. A., Bauer, S., Emmenegger, T. *et al.* (2019) „Moult-related reduction of aerobic scope in passerine birds", *Journal of Comparative Physiology B*, 189(3–4), s. 463–470.
- Callo, P. A., Morton, E. S. a Stutchbury, B. J. M. (2013) „Prolonged spring migration in the Red-eyed Vireo (*Vireo olivaceus*)", *Auk*, 130(2), s. 240–246.
- Chapman, J. W., Reynolds, D. R. a Wilson, K. (2013) „Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences", *Ecology Letters*, 18(3), s. 287–302.

- Conklin, J. R., Battley, P. F., Potter, M. A. a Fox, J. W. (2010) „Breeding latitude drives individual schedules in a trans-hemispheric migrant bird", *Nature Communications*, 1(6), s. 3–8.
- Cormier, R. L., Humple, D. L., Gardali, T. a Seavy, N. E. (2013) „Light-level geolocators reveal strong migratory connectivity and within-winter movements for a coastal California Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) population", *Auk*, 130(2), s. 283–290.
- Cox, G. W. (1968) „The Role of competition in the evolution of migration", *Evolution*, 22(1), s. 180–192.
- Česká společnost ornitologická (2022) „České názvosloví a systém ptáků". [online], cit. 31.7.2022. Dostupné z: birdlife.cz/o-ptacich/ceske-nazvoslovi-a-system-ptaku/
- Delmore, K. E. a Liedvogel, M. (2016) „Investigating factors that generate and maintain variation in migratory orientation: A primer for recent and future work", *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 10(3), s. 1–7.
- Deveson, E. D. (2013) „Satellite normalized difference vegetation index data used in managing Australian plague locusts", *Journal of Applied Remote Sensing*, 7(1), s. 1–20.
- Diem, J. E., Sung, H. S., Konecky, B. L. *et al.* (2019) „Rainfall characteristics and trends—and the role of Congo westerlies—in the western Uganda transition zone of equatorial Africa from 1983 to 2017", *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 124(20), s. 10712–10729.
- Dingle, H. (2006) „Animal migration: Is there a common migratory syndrome?", *Journal of Ornithology*, 147(2), s. 212–220.
- Dingle, H. a Drake, V. A. (2007) „What is migration?", *BioScience*, 57(2), s. 113–121.
- Djerdali, S., Guerrero-Casado, J. a Tortosa, F. S. (2016) „The effects of colony size interacting with extra food supply on the breeding success of the White Stork (*Ciconia ciconia*)", *Journal of Ornithology*, 157(4), s. 941–947.
- Duffy, D. C., Atkins, N. a Schneider, D. C. (1981) „Do shorebirds compete on their wintering grounds?", *Auk*, 98(2), s. 215–229.
- Egevang, C., Stenhouse, I. J., Phillips, R. A. *et al.* (2010) „Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration", *PNAS*, 107(5), s. 2078–2081.
- Enright, J. T. (1978) *Migration and homing of marine invertebrates: A potpourri of strategies*. Editoval K. Schmidt-Koenig a W. T. Keeton. Berlin: Proceedings in Life Sciences. Springer, Heidelberg.
- Evens, R., Conway, G. J., Henderson, I. G. *et al.* (2017) „Migratory pathways, stopover zones and wintering destinations of Western European Nightjars *Caprimulgus europaeus*", *Ibis*, 159(3), s. 680–686.
- Farrow, R. A. (1987) „Effects of changing land use on outbreaks of tropical Migratory Locust, *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.)", *Insect Sci. Applic.*, 8(4/5/6), s. 969–975.
- Farve, R. (2012) *Demonstration of satellite/GPS telemetry for monitoring fine-scale movements of Lesser Prairie-Chickens*. Washington D.C.: USDA, National Technology & Development Program

Inventory and Monitoring, Forest Service.

- Fernández-Tizón, M., Emmenegger, T., Perner, J. a Hahn, S. (2020) „Arthropod biomass increase in spring correlates with NDVI in grassland habitat", *Science of Nature*, 107(5), s. 1–7.
- Fisher, K. E., Adelman, J. S. a Bradbury, S. P. (2020) „Employing very high frequency (VHF) radio telemetry to recreate Monarch Butterfly flight paths", *Environmental Entomology*, 49(2), s. 312–323.
- Fletcher, R. D. (1945) „The general circulation of the tropical and equatorial atmosphere", *Journal of Meteorology*, 2(3), s. 167–174.
- Fraser, K. C., Stutchbury, B. J. M., Silverio, C. *et al.* (2012) „Continent-wide tracking to determine migratory connectivity and tropical habitat associations of a declining aerial insectivore", *Proc. R. Soc. B*, 279(1749), s. 4901–4906.
- Friedemann, G., Leshem Y., McClain, K. M. *et al.* (2020) „Poleward non-breeding migration of a breeding population: challenging the traditional perspective of avian migration", *Journal of Avian Biology*, 51(6), s. 1–8.
- Fry, C. H. (1966) „Lipid levels in an intratropical migrant", *Ibis*, 109, s. 118–120.
- Fry, D. M. (1995) „Reproductive effects in birds exposed to pesticides and industrial chemicals", *Environmental Health Perspectives*, 103, s. 165–171.
- Fryxell, J. M. a Sinclair, A. R. E. (1988) „Causes and consequences of migration by large herbivores", *Trends in Ecology & Evolution*, 3(9), s. 237–241.
- Fujisaka, S., Bell, W., Thomas, N. *et al.* (1996) „Slash-and-burn agriculture, conversion to pasture, and deforestation in two Brazilian Amazon colonies", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 59(1–2), s. 115–130.
- García-Ripollés, C., López-López, P. a Urios, V. (2011) „Ranging behaviour of non-breeding Eurasian Griffon Vultures *Gyps fulvus*: a GPS-telemetry study", *Acta Ornithologica*, 46(2), s. 127–134.
- Gessner, U., Naeimi, V., Klein, I. *et al.* (2013) „The relationship between precipitation anomalies and satellite-derived vegetation activity in Central Asia", *Global and Planetary Change*, 110, s. 74–87.
- Gill, R. E., Piersma, T., Hufford, G. *et al.* (2005) „Crossing the ultimate ecological barrier: Evidence for an 11 000-km-long nonstop flight from Alaska to New Zealand and eastern Australia by Bar-tailed Godwits", *Condor*, 107(1), s. 1–20.
- Ginter, D. L. a Desmond, M. J. (2005) „Influence of foraging and roosting behavior on home-range size and movement patterns of Savannah Sparrows wintering in south Texas", *Wilson Bulletin*, 117(1), s. 63–71.
- Gómez-Mendoza, L., Galicia, L., Cuevas-Fernández, M. L. *et al.* (2008) „Assessing onset and length of greening period in six vegetation types in Oaxaca, Mexico, using NDVI-precipitation relationships", *International Journal of Biometeorology*, 52(6), s. 511–520.
- Greenberg, R. (1995) „Insectivorous Migratory Birds in Tropical Ecosystems : The Breeding Currency Hypothesis", *Journal of Avian Biology*, 26(3), s. 260–264.

- Greenwood, J. J. D. (2009) „100 years of ringing in Britain and Ireland", *Ringling and Migration*, 24(3), s. 147–153.
- Gross, M. R., Coleman, R. M. a McDowall, R. M. (1988) „Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration", *Science*, 239, s. 1291–1293.
- Gunnarsson, T. G., Gill, J. A., Atkinson, P. W. *et al.* (2006) „Population-scale drivers of individual arrival times in migratory birds", *Journal of Animal Ecology*, 75(5), s. 1119–1127.
- Halliday, T. R. (1980) „The extinction of the passenger pigeon *Ectopistes migratorius* and its relevance to contemporary conservation", *Biological Conservation*, 17(2), s. 157–162.
- Hallworth, M. T. a Marra, P. P. (2015) „Miniaturized GPS tags identify non-breeding territories of a small breeding migratory songbird", *Scientific Reports*, 5, s. 1–6.
- Hayes, F. E. (1995) „Definitions for migrant birds: What is a neotropical migrant?", *Auk*, 112(2), s. 521–523.
- Heckscher, C. M., Taylor, S. M., Fox, J. W. a Afanasyev, V. (2011) „Veery (*Catharus fuscescens*) wintering locations, migratory connectivity, and a revision of its winter range using geolocator technology", *Auk*, 128(3), s. 531–542.
- Heckscher, C. M., Halley, M. R. a Stampul, P. M. (2015) „Intratropical migration of a Nearctic-Neotropical migratory songbird (*Catharus fuscescens*) in South America with implications for migration theory", *Journal of Tropical Ecology*, 31(3), s. 285–289.
- Hedenström, A., Bensch, S., Hasselquist, D. *et al.* (1993) „Migration, stopover and moult of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in Ghana, West Africa", *Ibis*, 135(2), s. 177–180.
- Hedlin, E. M., Houston, C. S., McLoughlin, P. D. *et al.* (2013) „Winter ranges of migratory Turkey Vultures in Venezuela", *Journal of Raptor Research*, 47(2), s. 145–152.
- Herring, M. W., Garnett, S. T. a Zander, K. K. (2022) „Producing rice while conserving the habitat of an endangered waterbird : Incentives for farmers to integrate water management", *Land Use Policy*, 120, s. 1–12.
- Hill, R. D. (1994) „Twelve - Theory of geolocation by light levels", in Le Boeuf, B. J. a Laws, R. M. (ed.) *Elephant Seals: Population Ecology, Behavior, and Physiology*. 1. ed. Berkeley, CA: University of California Press, s. 228–237.
- Hobson, K. A. a Kardynal, K. J. (2015) „Western Veeries use an eastern shortest-distance pathway: New insights to migration routes and phenology using light-level geolocators", *Auk*, 132(3), s. 540–550.
- Horns, J. J., Buechley, E., Chynoweth, M. *et al.* (2016) „Geolocator tracking of Great Reed-Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*) identifies key regions for migratory wetland specialists in the Middle East and sub-Saharan East Africa", *Condor*, 118(4), s. 835–849.
- Howes, C., Byholm, P. a Symes, C. T. (2020) „Forest availability and fragmentation drive movement behaviour of wintering European Honey-buzzard *Pernis apivorus* in Africa", *Ardea*, 108(2), s. 115–128.

- Hromádková, T., Pavel, V., Flousek, J. a Briedis, M. (2020) „Seasonally specific responses to wind patterns and ocean productivity facilitate the longest animal migration on Earth", *Marine Ecology Progress Series*, 638, s. 1–12.
- Hsiung, A. C., Boyle, W. A., Cooper, R. J. a Chandler, R. B. (2018) „Altitudinal migration: ecological drivers, knowledge gaps, and conservation implications", *Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society*, 93(4), s. 1–23.
- Humple, D. L., Cormier, R. L., Richardson, T. W. *et al.* (2020) „Migration tracking reveals geographic variation in the vulnerability of a Nearctic-Neotropical migrant bird", *Scientific Reports*, 10(1), s. 1–7.
- Hunt, W. G., Jackman, R. E., Jenikins, J. M. *et al.* (1992) „Northward post-fledging migration of California Bald Eagles", *Journal of Raptor Research*, 26(1), s. 19–23.
- Hunter, D. M., Strong, K. a Spurgin, P. A. (1998) „Management of populations of the Spur-throated Locust, *Austracris guttulosa* (Walker), and Migratory Locust, *Locusta migratoria* (L.) (Orthoptera: Acrididae), in Eastern Australia during 1996 and 1997", *Journal of Orthoptera Research*, 7, s. 173–178.
- Inserillo, D. R., Reitsma, L., Larson, K. *et al.* (2020) „Transient Swainson’s Thrush (*Catharus ustulatus*) wintering in the Andean Foothills of Ecuador are almost exclusively young males", *Ornitologia Neotropical*, 31(1), s. 98–105.
- Jahn, A. E., Levey, D. J., Cueto, V. R. *et al.* (2013a) „Long-distance bird migration within South America revealed by light-level geolocators", *Auk*, 130(2), s. 223–229.
- Jahn, A. E., Cueto, V. R., Fox, J. W. *et al.* (2013b) „Migration timing and wintering areas of three species of Flycatchers (*Tyrannus*) breeding in the Great Plains of North America", *Auk*, 130(2), s. 247–257.
- Jetz, W., Tertitski, G., Kays, R. *et al.* (2022) „Biological Earth observation with animal sensors", *Trends in Ecology and Evolution*, 37(4), s. 293–298.
- Johnson, M. D. a Sherry, T. W. (2001) „Effects of food availability on the distribution of migratory Warblers among habitats in Jamaica", *Journal of Animal Ecology*, 70(4), s. 546–560.
- Kassara, C., Fric, J., Gschweng, M. a Sfenthourakis, S. (2012) „Complementing the puzzle of Eleonora’s Falcon (*Falco eleonora*) migration: New evidence from an eastern colony in the Aegean Sea", *Journal of Ornithology*, 153(3), s. 839–848.
- Keast, A. (1995) „The nearctic-neotropical bird migration system", *Israel Journal of Zoology*, 41(3), s. 455–470.
- Kelsey, M. G. (1988) „A comparison of the song and territorial behaviour of a long-distance migrant, the Marsh Warbler *Acrocephalus palustris*, in summer and winter", *Ibis*, 131(3), s. 403–414.
- Kenward, R. E. (2001) *A manual for wildlife radio tagging*. 2. ed. London, UK: Academic Press.
- Kessler, A. E., Batbayar, N., Natsagdorj, T. *et al.* (2013) „Satellite telemetry reveals long-distance migration in the Asian Great Bustard *Otis tarda dybowskii*", *Journal of Avian Biology*, 44(4), s.

311–320.

- Kiat, Y., Izhaki, I. a Sapir, N. (2019) „The effects of long-distance migration on the evolution of moult strategies in Western-Palaearctic passerines", *Biological Reviews*, 94(2), s. 700–720.
- Kissling, D. W., Pattenmore, D. E. a Hagen, M. (2014) „Challenges and prospects in the telemetry of insects", *Biological Reviews*, 89(3), s. 511–530.
- Knight, S. M., Gow, E. A., Bradley, D. W. *et al.* (2019) „Nonbreeding season movements of a migratory songbird are related to declines in resource availability", *Auk*, 136(3), s. 1–13.
- Koleček, J., Procházka, P., El-Arabany, N. *et al.* (2016) „Cross-continental migratory connectivity and spatiotemporal migratory patterns in the Great Reed Warbler", *Journal of Avian Biology*, 47(6), s. 756–767.
- Koleček, J., Hahn, S., Emmenegger, T. a Procházka, P. (2018) „Intra-tropical movements as a beneficial strategy for Palaearctic migratory birds", *Royal Society Open Science*, 5(1), s. 1–10.
- Kowal, M., Sorokowski, P., Kulczycki, E. a Żelaźniewicz, A. (2022) „The impact of geographical bias when judging scientific studies", *Scientometrics*, 127(1), s. 265–273.
- Lepage, D. (2022) „Avibase – The world bird database" [online], cit. 31.7.2022. Dostupné z: avibase.bsc-eoc.org
- Lassau, S. A. a Hochuli, D. F. (2008) „Testing predictions of beetle community patterns derived empirically using remote sensing", *Diversity and Distributions*, 14(1), s. 138–147.
- Laughlin, A. J., Taylor, C. M., Bradley, D. W. *et al.* (2013) „Integrating information from geolocators, weather radar, and citizen science to uncover a key stopover area of an aerial insectivore", *Auk*, 130(2), s. 230–239.
- Leal, C. R. O., Silva, J. O., Sousa-Souto, L. a de Siqueira Neves, F. (2016) „Vegetation structure determines insect herbivore diversity in seasonally dry tropical forests", *Journal of Insect Conservation*, 20(6), s. 979–988.
- Lemke, H. W., Tarka, M., Klaassen, R. H. G. *et al.* (2013) „Annual cycle and migration strategies of a trans-Saharan migratory songbird: A geocator study in the Great Reed Warbler", *PLoS ONE*. Editoval N. Saino, 8(10), s. 1–10.
- Lerche-Jørgensen, M., Willemoes, M., Tøttrup, A. P. *et al.* (2017) „No apparent gain from continuing migration for more than 3000 kilometres: Willow Warblers breeding in Denmark winter across the entire northern Savannah as revealed by geolocators", *Movement Ecology*, 5(1), s. 1–8.
- Leu, M. a Thompson, C. W. (2002) „The potential importance of migratory stopover sites as flight feather molt staging areas: A review for Neotropical migrants", *Biological Conservation*, 106(1), s. 45–56.
- Levey, D. a Stiles, G. (1992) „Evolutionary precursors of long-distance migration: Resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds", *American Naturalist*, 140(3), s. 447–476.
- Limñana, R., Soutullo, A., López-López, P. a Urios, V. (2008) „Pre-migratory movements of adult

- Montagu's Harriers *Circus pygargus*", *Ardea*, 96(1), s. 81–90.
- Limiñana, R., Romero, M., Mellone, U. a Urios, V. (2012a) „Mapping the migratory routes and wintering areas of Lesser Kestrels *Falco naumanni*: New insights from satellite telemetry", *Ibis*, 154(2), s. 389–399.
- Limiñana, R., Soutullo, A., Urios, V. a Reig-Ferrer, A. (2012b) „Migration and wintering areas of adult Montagu's Harriers (*Circus pygargus*) breeding in Spain", *Journal of Ornithology*, 153(1), s. 85–93.
- Lisovski, S., Hewson, C. M., Klaassen, R. H. G. *et al.* (2012) „Geolocation by light: Accuracy and precision affected by environmental factors", *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), s. 603–612.
- Literák, I., Horal, D., Raab, R. *et al.* (2019) „Sympatric wintering of Red Kites and Black Kites in south-east Europe", *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 65(4), s. 381–398.
- Macías-Duarte, A. a Panjabi, A. O. (2013) „Home range and habitat use of wintering Vesper Sparrows in grasslands of the Chihuahuan desert in Mexico", *Wilson Journal of Ornithology*, 125(4), s. 755–762.
- Marchand, P. J. (2013) *Life in the cold: an introduction to winter ecology*. 4. vyd. England: University Press of New England.
- McClure, C. J. W., Schulwitz, S. E. a Anderson, D. L. (2019) „Commentary: Defining raptors and birds of prey", *J. Raptor Res., Short Communications*, 53(4), s. 419–430.
- McKinnon, E. A. a Love, O. P. (2018) „Ten years tracking the migrations of small landbirds: Lessons learned in the golden age of bio-logging", *Auk*, 135(4), s. 834–856.
- McNeil, S. E., Tracy, D. a Cappello, C. D. (2015) „Loop migration by a Western Yellow-billed Cuckoo wintering in the Gran Chaco", *Western Birds*, 46(3), s. 244–255.
- Meyburg, B.-U., Howey, P. W., Meyburg, C. a Fiuczynski, K. D. (2011) „Two complete migration cycles of an adult Hobby tracked by satellite", *British Birds*, 104, s. 2–15.
- Mitchell, T. P. a Wallace, J. M. (1992) „The annual cycle in equatorial convection and sea surface temperature", *Journal of Climate*, 5, s. 1140–1156.
- Monti, F., Grémillet, D., Sforzi, A. *et al.* (2018) „Migration and wintering strategies in vulnerable Mediterranean Osprey populations", *Ibis*, 160(3), s. 554–567.
- Morales, A., Frei, B., Mitchell, G. W. *et al.* (2022) „Reduced diurnal activity and increased stopover duration by molting Swainson's Thrushes", *Ornithology*, 139(2), s. 1–16.
- Moreau, R. E. (1952) „The place of Africa in the Palaearctic migration system", *Journal of Animal Ecology*, 21(2), s. 250–271.
- Moreau, R. E. (1972) *The Palaearctic African bird migration systems*. 1. ed. London, UK: Academic Press.
- Morton, E. S. (1977) „Intratropical migration in the Yellow-green Vireo and Piratic Flycatcher", *Auk*, 94(1), s. 97–106.
- Newton, I. (2008) *The migration ecology of birds*. 1. ed. London, UK: Academic Press, Elsevier.

- Norevik, G., Åkesson, S. a Hedenström, A. (2017) „Migration strategies and annual space-use in an Afro-Palaeartic aerial insectivore - the European Nightjar *Caprimulgus europaeus*", *Journal of Avian Biology*, 48(5), s. 738–747.
- Ockendon, N., Johnston, A. a Baillie, S. R. (2014) „Rainfall on wintering grounds affects population change in many species of Afro-Palaeartic migrants", *Journal of Ornithology*, 155(4), s. 905–917.
- Oluwole, F. A., Sambo, J. M. a Sikhalazo, D. (2008) „Long-term effects of different burning frequencies on the dry savannah grassland in South Africa", *African Journal of Agricultural Research*, 3(2), s. 147–153.
- Opio, C., Gerber, P. a Steinfeld, H. (2011) „Livestock and the environment: addressing the consequences of livestock sector growth", *Advances in Animal Biosciences*, 2(3), s. 601–607.
- Ormerod, S. J. (1991) „Premigratory and migratory movements of Swallows *Hirundo rustica* in Britain and Ireland", *Bird Study*, 38(3), s. 170–178.
- Pasquier, R. F. (2019) *Birds in winter: Surviving the most challenging season*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Pedersen, L., Jackson, K., Thorup, K. a Tøttrup, A. P. (2018) „Full-year tracking suggests endogenous control of migration timing in a long-distance migratory songbird", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(8).
- Pedersen, L., Thorup, K. a Tøttrup, A. P. (2019) „Annual GPS tracking reveals unexpected wintering area in a long-distance migratory songbird", *Journal of Ornithology*, 160(1), s. 265–270.
- Peery, M. Z. (2000) „Factors affecting interspecies variation in home-range size of raptors", *Auk*, 117(2), s. 511–517.
- Philander, S. G. H., Gu, D., Halpern, D. et al. (1996) „Why the ITCZ is mostly north of the equator", *Journal of Climate*, 9, s. 2958–2972.
- Pierce, A. J., Nualsri, C., Sutasha, K. a Round, P. D. (2021) „Determining the migration routes and wintering areas of Asian Sparrowhawks through satellite telemetry", *Global Ecology and Conservation*, 31, s. 1–13.
- Potapov, P., Turubanova, S., Hansen, M. C. et al. (2022) „Global maps of cropland extent and change show accelerated cropland expansion in the twenty-first century", *Nature Food*, 3(1), s. 19–28.
- Poulin, B., Lefebvre, G. a McNeil, R. (1992) „Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources", *Ecology*, 73(6), s. 2295–2309.
- Powell, L. L., Ames, E. M., Wright, J. R. et al. (2021) „Interspecific competition between resident and wintering birds: experimental evidence and consequences of coexistence", *Ecology*, 102(2), s. 1–11.
- Pulido, F. (2007) „The genetics and evolution of avian migration", *BioScience*, 57(2), s. 165–174.
- Rappole, J. H. a Jones, P. (2002) „Evolution of old and new world migration systems", in Both, C. a Piersma, T. (ed.) *The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle. Proc. 3rd Conf. European Orn. Union 2001*. Groningen: Ardea, s. 525–537.

- Rappole, J. H., Ramos, M. A. a Winker, K. (1989) „Wintering Wood Thrush movements and mortality in southern Veracruz", *Auk*, 106(3), s. 402–410.
- Rappole, J. H. a Tipton, A. R. (1992) „The evolution of avian migration in the Neotropics", *Ornitologia Neotropical*, 3, s. 45–55.
- Reddy, S. a Dávalos, L. M. (2003) „Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa", *Journal of Biogeography*, 30(11), s. 1719–1727.
- Renfrew, R. B., Kim, D., Perlut, N. *et al.* (2013) „Phenological matching across hemispheres in a long-distance migratory bird", *Diversity and Distributions*, 19(8), s. 1008–1019.
- Roth, T. C., Lima, S. L. a Vetter, W. E. (2006) „Determinants of predation risk in small wintering birds: The Hawk's perspective", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(2), s. 195–204.
- Rotics, S., Kaatz, M., Turjeman, S. *et al.* (2018) „Early arrival at breeding grounds: Causes, costs and a trade-off with overwintering latitude", *Journal of Animal Ecology*, 87(6), s. 1627–1638.
- Sedláček, O., Hořák, D., Riegert, J. *et al.* (2004) „Poznámky k výskytu palearktických migrantů v Kamerunu", *Sylvia*, 40, s. 63–78.
- Seegar, W. S., Cutchis, P. N., Fuller, M. R. *et al.* (1996) „Fifteen years of satellite tracking development and application to wildlife research and conservation", *Johns Hopkins APL Technical Digest*, 17(4), s. 401–410.
- Schumm, Y. R., Metzger, B., Neuling, E. *et al.* (2021) „Year-round spatial distribution and migration phenology of a rapidly declining trans-Saharan migrant – evidence of winter movements and breeding site fidelity in European Turtle Doves", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75(11).
- Siegel, R. B., Taylor, R., Saracco, J. F. *et al.* (2016) „GPS-tracking reveals non-breeding locations and apparent molt migration of a Black-headed Grosbeak", *Journal of Field Ornithology*, 87(2), s. 196–203.
- Sillett, T. S. a Holmes, R. T. (2002) „Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle", *Journal of Animal Ecology*, 71(2), s. 296–308.
- Siverio, M., Rodríguez, B., Rodríguez, A. a Siverio, F. (2011) „Inter-insular variation of the diet of Osprey *Pandion haliaetus* in the Canarian archipelago", *Wildlife Biology*, 17(3), s. 240–247.
- Smith, J. A. M., Reitsma, L. R. a 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", *Auk*, 128(1), s. 43–52.
- Sørensen, I. H., Schlaich, A. E., Klaassen, R. H. G. *et al.* (2017) „Rare case of an adult male Montagu's Harrier *Circus pygargus* over-summering in West Africa, as revealed by GPS tracking", *Journal of Ornithology*, 158(3), s. 753–760.
- Sorensen, M. C. (2014) „Singing in Africa: no evidence for a long supposed function of winter song in a migratory songbird", *Behavioral Ecology*, 25(4), s. 909–915.
- Stach, R., Jakobsson, S., Kullberg, C. a Fransson, T. (2012) „Geolocators reveal three consecutive wintering areas in the Thrush Nightingale", *Animal Migration*, 1(1), s. 1–7.

- Stanley, C. Q., Dudash, M. R., Ryder, T. B. *et al.* (2021) „Variable tropical moisture and food availability underlie mixed winter space-use strategies in a migratory songbird", *Proc. R. Soc. B*, 288, s. 1–9.
- Strandberg, R., Hake, M., Klaassen, R. H. G. a Alerstam, T. (2012) „Movements of immature European Honey Buzzards *Pernis apivorus* in tropical Africa", *Ardea*, 100(2), s. 157–162.
- Strasser, E. H., Ruvalcaba-Ortega, I., Peña-Peniche, A. *et al.* (2019) „Habitat and space use of wintering Sprague’s Pipits (*Anthus spragueii*) in northern Mexico", *Wilson Journal of Ornithology*, 131(3), s. 472–485.
- Strikwerda, T. E., Black, H. D., Levanon, N. a Howey, P. W. (1985) „The bird-borne transmitter", *Johns Hopkins APL Technical Digest*, 6(1), s. 60–67.
- Strikwerda, T. E., Fuller, M. R., Seegar, W. S. *et al.* (1986) „Bird-borne satellite transmitter and location program", *Johns Hopkins APL Technical Digest*, 7(2), s. 203–208.
- Stutchbury, B. J. M., Tarof, S. A., Done, T. *et al.* (2009) „Tracking long-distance songbird migration by using Ggeolocators", *Science*, 323, s. 896–896.
- Stutchbury, B. J. M., Siddiqui, R., Applegate, K. *et al.* (2016) „Ecological causes and consequences of intratropical migration in temperate-breeding migratory birds", *American Naturalist*, 188.
- Szép, T., Liechti, F., Nagy, K. *et al.* (2017) „Discovering the migration and non-breeding areas of Sand Martins and House Martins breeding in the Pannonian basin (central-eastern Europe)", *Journal of Avian Biology*, 48(1).
- Taylor, P. D., Crewe, T. L., Mackenzie, S. A. *et al.* (2017) „The motus wildlife tracking system: A collaborative research network to enhance the understanding of wildlife movement", *Avian Conservation and Ecology*, 12(1).
- Tazalika, L. a Jury, M. R. (2008) „Intra-seasonal rainfall oscillations over central Africa: Space-time character and evolution", *Theoretical and Applied Climatology*, 94(1–2), s. 67–80. doi:
- Thorup, K., Tøttrup, A. P., Willemoes, M. *et al.* (2017) „Resource tracking within and across continents in long-distance bird migrants", *Science Advances*, 3(1), s. 1–11.
- Thorup, K., Pedersen, L., da Fonseca, R. R. *et al.* (2021) „Response of an Afro-Paleartic bird migrant to glaciation cycles", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(52), s. 1–8.
- Tobias, J. A., Sheard, C., Pigot, A. L. *et al.* (2022) „AVONET: morphological, ecological and geographical data for all birds", *Ecology Letters*, 25(3), s. 581–597.
- Tonra, C. M., Wright, J. R. a Matthews, S. N. (2019) „Remote estimation of overwintering home ranges in an elusive, migratory nocturnal bird", *Ecology and Evolution*, 9(22), s. 1–14.
- Topaz, C. M., D'Orsogna, M. R., Edelstein-Keshet, L. a Bernoff, A. J. (2012) „Locust dynamics: behavioral phase change and swarming", *PLoS Computational Biology*, 8(8), s. 1–11
- Tøttrup, A. P., Klaassen, R. H. G., Strandberg, R. *et al.* (2012) „The annual cycle of a trans-equatorial Eurasian–African passerine migrant: different spatio-temporal strategies for autumn and spring

- migration", *Proc. R. Soc. B*, 279, s. 1008–1016.
- Trierweiler, C., Mullié, W. C., Drent, R. H. *et al.* (2013) „A Palaearctic migratory raptor species tracks shifting prey availability within its wintering range in the Sahel", *Journal of Animal Ecology*, 82(1), s. 107–120.
- Ugbaje, S. U. a Bishop, T. F. A. (2020) „Hydrological control of vegetation greenness dynamics in Africa: A multivariate analysis using satellite observed soil moisture, terrestrial water storage and precipitation", *Land*, 9(1), s. 1–15.
- Väli, Ü., Mirski, P., Sellis, U. *et al.* (2018) „Genetic determination of migration strategies in large soaring birds: Evidence from hybrid eagles", *Proc. R. Soc. B*, 285, s. 1–9.
- Waliser, D. E. a Gautier, C. (1993) „A satellite-derived climatology of the ITCZ", *Journal of Climate*, 6, s. 2162–2174.
- Washburn, B. E., Martell, M. S., Bierregaard, R. O. *et al.* (2014) „Wintering ecology of adult North American Ospreys", *Journal of Raptor Research*, 48(4), s. 325–333.
- Weaver, P. (1981) *The birdwatcher's dictionary*. London: A & T D Poyser Ltd.
- Wilcove, D. S. a Wikelski, M. (2008) „Going, going, gone: Is animal migration disappearing?", *PLoS Biology*, 6(7).
- Willemoes, M., Strandberg, R., Klaassen, R. H. G. *et al.* (2014) „Narrow-front loop migration in a population of the Common Cuckoo *Cuculus canorus*, as revealed by satellite telemetry", *PLoS ONE*, 9(1), s. 1–9.
- Williams, H. M., Willemoes, M., Klaassen, R. H. G. *et al.* (2016) „Common Cuckoo home ranges are larger in the breeding season than in the non-breeding season and in regions of sparse forest cover", *Journal of Ornithology*, 157(2), s. 461–469.
- Winker, K., Rappole, J. H. a Ramos, M. A. (1990) „Population dynamics of the Wood Thrush in southern Veracruz, Mexico", *Condor*, 92(2), s. 444–460.
- Wolfe, J. D. a Johnson, E. I. (2015) „Geocator reveals migratory and winter movements of a Prothonotary Warbler", *Journal of Field Ornithology*, 86(3), s. 238–243.
- Wright, J. R., Johnson, J. A., Bayne, E. *et al.* (2021) „Migratory connectivity and annual cycle phenology of Rusty Blackbirds (*Euphagus carolinus*) revealed through archival GPS tags", *Avian Conservation and Ecology*, 16(1).
- Xenophontos, M., Blackburn, E. a Cresswell, W. (2017) „Cyprus Wheatears *Oenanthe cypriaca* likely reach sub-Saharan African wintering grounds in a single migratory flight", *Journal of Avian Biology*, 48(4).
- Yanco, S. W., Linkhart, B. D., Marra, P. P. *et al.* (2022) „Niche dynamics suggest ecological factors influencing migration in an insectivorous owl", *Ecology*, 103(3), s. 1–16.
- Yong, D. L., Liu, Y., Low, B. W. *et al.* (2015) „Migratory songbirds in the East Asian-Australasian flyway: A review from a conservation perspective", *Bird Conservation International*, 25(1), s. 1–37.

Přílohy

Příloha 1 – soupis druhů přesunujících se na zimovišti

Druhy se záznamem o dlouhém přesunu

Pěvci (21): *Acrocephalus arundinaceus*, *Anthus campestris*, *Catharus fuscescens*, *Catharus ustulatus*, *Delichon urbicum*, *Dolichonyx oryzivorus*, *Elaenia albiceps chilensis*, *Euphagus carolinus*, *Hirundo rustica*, *Hylocichla mustelina*, *Lanius collurio*, *Luscinia luscinia*, *Pheucticus melanocephalus*, *Phylloscopus trochilus*, *Progne subis subis*, *Protonotaria citera*, *Saxicola rubetra*, *Vireo olivaceus*, *Tachycineta bicolor*, *Tyrannus savana*, *Tyrannus tyrannus*;

Dravci (5): *Circus pygargus*, *Falco eleonora*, *Falco naumanni*, *Falco subbuteo*, *Pernis apivorus*;

Ostatní (5): *Antrostomus vociferus*, *Caprimulgus europaeus*, *Coccyzus americanus*, *Cuculus canorus*, *Streptopelia turtur*

Druhy se záznamem o krátkém přesunu

Pěvci (12): *Acrocephalus paludicola*, *Anthus spragueii*, *Dendroica discolor*, *Hylocichla mustelina*, *Lanius collurio*, *Oenanthe cyprica*, *Parula americana*, *Passerculus sandwichensis*, *Phylloscopus trochilus*, *Poocetes gramineus*, *Protonotaria citera*, *Setophaga ruticilla*;

Dravci (5): *Accipiter gularis*, *Accipiter soloensis*, *Buteo rufinus*, *Milvus migrans*, *Milvus milvus*;

Ostatní (3): *Antrostomus vociferus*, *Cuculus canorus*, *Otis tarda dybowskii*

Druhy se záznamem o stacionaritě

Pěvci (9): *Acrocephalus palustris*, *Anthus spragueii*, *Catharus ustulatus*, *Hylocichla mustelina*, *Phylloscopus trochilus*, *Progne subis subis*, *Tachycineta bicolor*, *Tyrannus tyrannus*, *Vireo olivaceus*;

Dravci (5): *Accipiter gularis*, *Accipiter soloensis*, *Cathartes aura*, *Circus pygargus*, *Pandion haliaetus*, *Pernis apivorus*;

Ostatní (2): *Caprimulgus europaeus*, *Upupa epops epops*