

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Tereza Zenklová

Altitudinální migrace živočichů
Altitudinal migrations in animals

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, 2013

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, 15. 5. 2013

Podpis

Poděkování:

Velmi bych chtěla poděkovat svému školiteli, Ondřeji Sedláčkovi, za trpělivost, cenné rady a odbornou pomoc při psaní.

Abstrakt: Migrace jako odpověď na sezonalitu prostředí je obvyklá u celé řady taxonů. Výrazná fluktuace klimatu i zdrojů bývá nejčastěji spojována s oblastmi mírného pásu, obvyklá je ovšem i v tropech. Typicky je ještě výraznější ve vysokých nadmořských výškách. V takovém prostředí pak druhy mohou migrovat altitudinálně v závislosti na změně klimatických podmínek nebo potravní nabídky. Determinanty altitudinálních migrací se však od latitudinálních migrací na dlouhé vzdálenosti mohou lišit. Cílem této literární rešerše je diskuze faktorů, které ovlivňují altitudinální migrace různých taxonů (hlavně ptáků a netopýrů) a v různých biogeografických oblastech. Pokouším se hledat společné vlastnosti migrujících druhů, jako je potravní strategie nebo teplotní či srážková tolerance. Obzvláště tropické druhy navíc vykazují tzv. částečné migrace – táhne vždy jen určité procento jedinců populace. V samostatné kapitole se tedy věnuji diskusi společných vlastností jedinců, kteří se pro migrační strategii rozhodují. Součástí rešerše je i shrnutí metodických přístupů ke studiu altitudinálních migrací. Práce by měla být přednostně zaměřena na tropické oblasti.

Klíčová slova: altitudinální migrace, sezónní pohyby, ptáci, netopýři, tropy, kroužkování, stabilní izotopy

Abstract: Migration as a response to the seasonality of the environment is common in many animal taxa. Strong fluctuation of the climate is usually connected to regions in the temperate zone, quite common is in the tropical regions as well. Typically, it is even more pronounced in high altitudes. In such environment, many animals could migrate altitudinally as a response to changes in the climatic conditions or food abundance. But determinants of altitudinal and long-distance latitudinal migrations could be different. The objective of this work is to determine factors influencing altitudinal migrations in diverse taxa (particularly in birds and bats) and in different biogeographical regions. I am trying to find some common features of migrating species, such as diet or temperature and rain tolerance. Especially tropical species are partial migrants, which means that only some individuals of the population migrate. I will discuss common features of such migrating individuals. Study methods of altitudinal migration will be a part of this research as well. The work will be primarily concentrated on tropical regions.

Key words: altitudinal migration, seasonal movement, birds, bats, tropics, ringing, stable isotopes

Obsah

1. Úvod	1
2. Obecné rysy migrací	2
3. Výskyt altitudinálních migrací	5
4. Částečné altitudinální migrace	9
5. Příčiny altitudinálních migrací	13
6. Metody studia altitudinálních migrací	21
7. Závěr	26
Literatura	28

1. Úvod

Migrace jsou obecně mezi živočichy velmi rozšířenou strategií jak se vyrovnat se sezónně nepříznivými klimatickými podmínkami nebo sníženou nabídkou potravy. Sezonalita, respektive amplituda změn se obecně umocňuje s rostoucí nadmořskou výškou – příznivá sezóna zde může být kratší, podmínky nepříznivého období ještě drsnější. Proto řada živočichů migruje z horských oblastí do nižších nadmořských výšek, aby zde strávili nepříznivé období roku. Biotopy vyšších nadmořských výšek však mohou představovat prostředí s menší mírou predáčního tlaku a kompetice. Pro druhy, které takové prostředí umí využít například k reprodukci, představuje altitudinální migrace výhodnou strategií. Přestože jsou altitudinální migrace známy u mnoha různých skupin živočichů, ve své bakalářské práci se budu blíže zabývat pouze altitudinálními migracemi u ptáků a netopýrů, pro které existují podrobnější studie a informace.

Cílem mé práce je shrnout dosavadní poznatky o altitudinálních migracích, jejich podobnosti s migracemi na dlouhé vzdálenosti a na druhé straně jejich specifika. První kapitola charakterizuje obecné rysy migračního chování, v druhé se snažím shrnout dosavadní evidence altitudinální migrace u různých skupin živočichů. Cílem následujících částí je hledat obecné vlastnosti druhů, které vykazují altitudinální migrace a dále diskutovat ultimátní příčiny altitudinálních migrací. Mnohé tropické druhy vykazují tzv. částečné migrace – táhne vždy jen určité procento jedinců populace. V samostatné kapitole se tedy věnuji diskusi společných vlastností jedinců, kteří se pro migrační strategii rozhodují. Poslední část práce nastiňuje možné metody studia altitudinálních migrací – výhody a omezení jednotlivých metod.

2. Obecné rysy migrací

Pojetí migrací může být velmi široké a je těžké najít jednotnou definici. Například Dingle a Drake (2007) nabízejí různé koncepty, jakými je možno nahlížet na migrace – obecně jako na pohyby z místa na místo, dále jako na přemísťování živočichů na větších škálách, tedy zahrnující delší pohyby přesahující rámec denní aktivity nebo pohyby vedoucí k redistribuci prostorově rozsáhlých populací. Migrace v tradičním pojetí, někdy označované také jako tzv. pravé migrace, jsou pak definovány jako pravidelné sezónní pohyby mezi hnízdními a nehnízdícími oblastmi (Fleming a Eby 2003, Dingle 2006). Nejvíce pozornosti je v tomto pojetí věnováno migracím ptáků a netopýrů jakožto jediným létajícím obratlovcům (Bisson *et al.* 2009), týkají se ovšem i mnoha jiných skupin živočichů. Například u ryb jsou známy migrace na vzdálená trdliště – místa tření (např. losos obecný), obojživelníci se přesouvají k vodním plochám vhodným k rozmnožování, někteří zástupci plazů migrují na místa, kde kladou vajíčka (například mořské želvy) nebo migrují ze společných zimovišť (někteří hadi) (Russell *et al.* 2005). Sezónní migrace jsou také známy u kopytníků ve východoafrických savanách, kde migrují v obrovských počtech za lepší pastvou v závislosti na střídání období sucha a deště (Kricher 2011). Sezónní migrace jsou rovněž známy u hmyzu, především u motýlů. Spektakulárními migracemi jsou známy především severoameričtí monarchové stěhovaví (*Danaus plexippus*) migrující až na vzdálenost 4000 km (Mouritsen *et al.* 2013), běžně migrují ovšem i naši motýli – např. babočka bodláková a babočka admirál (Beneš *et al.* 2002).

Tyto pravé migrace živočichové podstupují především v závislosti na dostupnosti potravních zdrojů a změně lokálních klimatických podmínek. Většina oblastí vykazuje sezonalitu co se týče délky dne, teploty nebo množství srážek, což ovlivňuje biologickou produktivitu dané oblasti. Příznivé období je relativně krátké, ve vysokých zeměpisných šířkách je to pouze čtvrtina roku (Newton 2008). Sezonalitu klimatu jako jeden z hlavních faktorů zodpovědných za rozšíření migračního chování považuje mnoho studií (Chesser a Levey 1998, Rappole a Jones 2002, Alerstam *et al.* 2003). Pro mnoho druhů je ovšem zřejmě důležitějším faktorem snížená potravní nabídka než limitace klimatickými podmínkami (Boyle 2011). Reprodukční sezóna, reprezentující pro živočichy energeticky náročné období, většinou koresponduje s největší abundancí potravních zdrojů nebo jejich dostupností (Newton 2008).

V závislosti na sezonalitě prostředí migruje i mnoho druhů obývajících horské oblasti tropů i mírného pásu. V temperátních oblastech jsou živočichové, např. kopytníci, šelmy, ale i ptáci, nuceni migrovat do nižších poloh s příchodem zimy (Farner 1955 v Rabenold a Rabenold 1985). I v tropických oblastech však vyšší nadmořské výšky mohou vykazovat výraznější sezonalitu s výskytem méně příhodných období. Ovšem altitudinální migrace a migrace na krátké vzdálenosti obecně nejsou v některých případech považovány za pravé migrace, jelikož nevyžadují speciální fyziologické, morfologické či behaviorální adaptace – např. spojené se složitou navigací (Bisson *et al.* 2009). Oproti migracím na dlouhé vzdálenosti můžeme tedy předpokládat menší význam i vývoj genetické složky migračního chování (Berthold 1999).

Podle původní představy migrace vznikla u druhů, jejichž hnízdiště se nachází v severnějších oblastech a které byly v zimních měsících nuceny opustit stanoviště s nepříznivými podmínkami (Bell 2000). Čím dál víc je ovšem podporován názor, že migrace vznikly právě v tropických a subtropických oblastech, odkud se druhy dále šířily do vyšších zeměpisných šířek (Chesser a Levey 1998, Rappole a Jones 2002). V tropických a subtropických oblastech se vyskytuje velký počet druhů, což může vést k omezené dostupnosti zdrojů pro jednotlivé druhy a následně vysoké vnitrodruhové i mezidruhové kompetici. Zejména mladí jedinci tak byli nuceni obsazovat volné biotopy a dostupnější zdroje mimo vlastní tropy (Cox 1985, Cepák *et al.* 2008). Podle jiného názoru někteří jedinci získali výhody tím, že rozšířili oblast hnízdění mimo geografické rozšíření sedentárních populací (Chesser a Levey 1998). Tento pohled na původ migrací v tropických oblastech má podporu hned v několika faktech. Za prvé, většina současných migrantů na dlouhé vzdálenosti z temperátních oblastí má v tropech blízce příbuzné sedentární druhy, kteří v těchto oblastech hnízdí (Rappole a Jones 2002). Za druhé, migranti mimotropických oblastí jsou v zimovištích schopni obsazovat primární deštné lesy i savany a jsou tedy schopni konkurovat místním druhům, což ukazuje, že toto prostředí jim není úplně cizí. Dalším důležitým faktorem je to, že i u současných tropických druhů můžeme pozorovat sezónní migrace v rámci tropických oblastí, ať už z důvodu nedostatku potravy nebo sezónním změnám v klimatických poměrech a dostupnosti potravy (Cepák *et al.* 2008). Odhaduje se, že sezónní migrace podstupuje zhruba 30 % palearktických a 45 % nearktických ptačích druhů (Cox 1985). V Novém Světě stojí za evolucí migračního chování většiny druhů ptáků zřejmě využívání okrajových habitatů a frugivorie (Boyle a Conway 2007). S touto představou pracuje hypotéza evolučního předpokladu (*Evolutionary precursor hypothesis*), která tvrdí, že druhy využívající tyto zdroje měly větší předpoklady k evoluci migračního chování. Chesser a Levey (1998) ve své studii

potvrdili, že migranti mezi neotropy a nearktickou oblastí patří do linie neotropních druhů využívajících právě okrajové habitaty. Zdroje v těchto habitatech jsou vysoce variabilní, proto se zde u druhů spíše vyvinulo migrační chování.

U netopýrů jsou migrace mnohem vzácnějším jevem, protože většina temperátních druhů přes zimu hibernuje a jen málo druhů migruje na zimu do tropických oblastí, případně do nižších nadmořských výšek (Fleming a Eby 2003). I u této skupiny nejspíš platí, že se migrace vyvinuly v tropických oblastech, vzhledem k tomu, že většina současných druhů je tropických. Otázka o původu migrací netopýrů není stále vyjasněna, s největší pravděpodobností se migrace vyvinuly několikrát nezávisle u různých linií (Bisson *et al.* 2009).

Živočichové tedy migrují v závislosti na sezonalitě prostředí a dostupnosti potravních zdrojů. Nejvíce je toto chování prostudováno u ptáků, přičemž ve většině případů se jedná o migraci mezi hnízdišti v severních oblastech a zimovišti v nižších zeměpisných šířkách. Sezónní migrace jsou velmi časté i v rámci tropických oblastí, a to především v závislosti na různém přísunu srážek během roku, s čímž je spojena také sezonalita zdrojů. Ta má pak větší dopad na populace ve vyšších nadmořských výškách, což vede ke vzniku altitudinálních migrací v tropech. Altitudinální migrace jsou sice známy u mnoha druhů i v temperátních oblastech, bohužel se jim ale blíže věnuje jen velmi málo studií.

3. Výskyt altitudinálních migrací

Za altitudinální migrace můžeme považovat veškeré pohyby z místa na místo, které vždy zahrnují pohyb ve vertikálním směru. Podle tohoto pojetí můžeme za altitudinální migrace považovat například denní migrace planktonu v oceánech a jezerech. Plankton migruje nahoru ve vodním sloupci během noci a ve dne se opět vrací do hloubek. Tyto denní pohyby mohou být způsobeny abiotickými faktory, například větrem, deštěm, slunečním zářením nebo extrémními teplotami (Cushing 1951), a biotickými faktory, tedy výskytem predátorů (Bollens a Frost 1989, Zanatta *et al.* 2007) nebo dostupností potravy a kompeticí (Zanatta *et al.* 2007). Pomocí vody v půdě mohou migrovat půdní mikroorganismy (Abu-Ashour a Lee 1999). Podle této definice by za altitudinální migrace byly brány i změny výšek letu u létajících živočichů (Kreft 2004).

Užší pojetí altitudinálních migrací, tak jak je chápáno v dalším textu, mluví o pravidelných pohybech tam a zpět, zahrnující změnu nadmořské v horských oblastech (Kreft 2004). Mezi altitudinální migranty podle tohoto pojetí patří hmyz, například dvoukřídlí (Cárdenas *et al.* 2013) a brouci (Larsen 2012) a zejména motýli, studovaní hlavně v neotropických oblastech (př. *Manataria maculata*, Stevenson a Haber 2000). Motýli zde mají několik možností, jak se vyhnout nepříznivému období sucha. Někteří vstupují do reprodukční diapauzy, jiní migrují, nejčastěji mezi atlantickým a pacifickým svahem (*cross country migration*), podél pacifického pobřeží ze suchého lesa na východě do nížinného jižního vlhkého lesa (*coastal migration*). Menší část druhů ze suchého lesa migruje během sucha do hladnějších a vlhčích habitatů v horách (*elevational migration*). Některé druhy (*Manataria maculata*, *Siproeta stelenes*) migrují do vysokých poloh, kde následně vstupují do reprodukční diapauzy a přečkávají tak suché období. (Murillo a Nishida 2002, Haber a Stevenson 2004). Na začátku deštivé sezóny se vracejí do nížin, kde se párují a kladou vajíčka (Haber a Stevenson 2004).

Ze skupiny obratlovců byly altitudinální migrace pozorovány například u orangutanů na Sumatře. Orangutani migrují podél elevačního gradientu v závislosti na dostupnosti potravních zdrojů (Buij *et al.* 2002). Kromě primátů jsou altitudinální migrace známy i u kopytníků (Hebert 1973, Rice 2008). U některých horských temperátních druhů kopytníků je známa stejná patrnost migrací jako u ptáků. Tito živočichové se vyskytují v létě ve vyšších nadmořských výškách a na zimu migrují do nižších poloh (Rice 2008). Někteří velcí herbivoři (př. kozorožec horský *Capra ibex*) v horských oblastech mají nižší toleranci k vyšším teplotám, proto hlavně starší a větší jedinci dopoledne migrují do vyšších

nadmořských výšek a během pozdního odpoledne se vracejí zpět (Aublet *et al.* 2009). Altitudinální migrace jsou známy i u šelem. Medvědi hnědí migrují na jaře do nižšího lesa, kde se mohou prohrabat sněhem k potravě (Grachev 1974). Podobně migrují i některé kočkovité šelmy (Baryshnikov 2011).

Přestože o těchto skupinách živočichů je známo, že podnikají altitudinální migrace, neexistuje mnoho studií, které by se těmto skupinám blíže věnovaly. Více pozornosti je věnováno altitudinálním migracím netopýrů, ovšem nejvíce jsou prostudovány tropické druhy ptáků, zejména ve Střední a Jižní Americe. V této oblasti je počasí ovlivněno pasáty, které během roku způsobují střídavé období deště a sucha (Sarmiento 1986). Nejvíce srážek spadne v období na přelomu června a července a pak ke konci roku. Zhruba se začátkem dešťů některé druhy migrují z vyšších nadmořských výšek, kde hnízdily do nížin s menším množstvím srážek a s vyššími teplotami. Tam setrvávají až do konce roku. (Solorzano *et al.* 2000, Chaves-Campos 2003, Boyle 2011).

Většina druhů, u kterých byly pozorovány altitudinální migrace, patří mezi frugivory a nektarivory (Levey a Stiles 1992, Boyle 2011). Potravní nároky jsou u těchto dvou potravních strategií velmi podobné. Plody mají menší nutriční hodnotu, obsahují méně lipidů a proteinů než hmyz. Přestože byly tropy dlouho považovány na téměř nesezónní prostředí, vykazují výraznou sezonalitu s obdobím nedostatku potravy (Dinerstein 1986). Výskyt plodů i nektaru v tropech také vykazuje mnohem větší sezonalitu během roku než výskyt hmyzu (Boyle a Conway 2007), proto především druhy specializované na konzumaci plodů musí migrovat na dobu nižšího výskytu plodů z vyšších nadmořských výšek do nížin s dostatkem potravy (Chaves-Campos 2004, Jahn *et al.* 2010b), nebo na dobu, kdy se snižuje dostupnost potravy například z důvodu zvýšených srážek (Boyle 2011). Naopak výskyt hmyzu nevykazuje během roku tak výraznou sezonalitu. Listy, zásadní pro folivorní hmyz, se vyskytují více méně po celý rok, kdežto květy a plody se tvoří jen sezónně (Levey a Stiles 1992). Altitudinální migrace byla také pozorována u jediného insektivorního druhu, tyrana tropického (*Tyrannus melancholicus*), hnízdícího ve vysokých nadmořských výškách ve východní Bolívii během vlhčího období (od října do ledna) a po vyhnízdění migruje do nížin (Jahn *et al.* 2010b). Podle Jahn *et al.* (2010b) je hlavní příčinou altitudinálních migrací nedostatek hmyzu v hnízdní oblasti během období sucha.

Výskyt hmyzu může do jisté míry ovlivňovat i sezónní altitudinální migrace malých frugivorních druhů. Pro tyto druhy může být konzumace hmyzu důležitá během hnízdění a pelichání, kdy mají ptáci zvýšené energetické nároky (Fraser *et al.* 2010).

Boyle *et al.* (2011a) dále studovala míru specializace frugivorních migrantů na jednotlivé druhy plodů. Podle hypotézy o potravní specializaci (*Dietary specialization hypothesis*) by měli migranti vykazovat větší potravní specializaci než ti jedinci, kteří zůstávají v hnízdních oblastech po celý rok (rezidenti). Přestože migranti a rezidenti sdíleli preference pro jednotlivé druhy plodů, u migrantů byla prokázána silnější preference. Více specializované druhy musí na období sníženého výskytu plodů migrovat do níže položených oblastí, kde je jimi preferovaných plodů dostatek (Boyle 2010). Naproti tomu potrava rezidentů zahrnuje více hmyzí kořisti než potrava migrantů (Boyle *et al.* 2011a).

Zdá se, že u altitudinálních migrantů záleží, kromě potravní strategie, na typu habitatu. Boyle a Conway (2007) se jako první zabývaly vlivem typu habitatu zároveň s typem potravy. Narozdíl od insektivorů se rozsah potravní nabídky frugivorů příliš nelišil mezi otevřenými habitaty a lesy. Zdá se, že insektivori patří spíše mezi dálkové migranty, kdežto frugivorní potravní strategie bude spojena s migracemi na krátké vzdálenosti, tedy i altitudinálními migracemi. Typ habitatu nejspíš bude kritický při rozlišení sedentárních vs. migratorních druhů. Většina neotropních altitudinálních migrantů patří mezi lesní druhy (Kreft 2004), kteří preferují druhotné habitaty (Levey 1988, Blake a Loiselle 2002). V těchto habitatech je celkově vyšší abundance, tedy i dostupnost plodů. Díky tomu jsou druhotné lesy důležitými habitaty pro frugivorní druhy, a to i navzdory velkým sezónním fluktuacím (Blake a Loiselle 1991).

Typickým altitudinálním migrantem je malý frugivorní druh pipulka podhorní (*Corapipo altera*) z čeledi pipulkovitých (Pipridae), obývající deštné lesy v Kostarice. Stejně jako mnoho jiných altitudinálních migrantů v této oblasti hnízdí tento druh ve vysokých oblastech od března do června (Boyle 2011), s největší hnízdní aktivitou během dubna a května (Rosselli 1994). Na konci hnízdní sezóny část populace migruje do nižších nadmořských výšek, kde přečkává období dešťů (Boyle 2011). Podobně je tomu u velkých frugivorních druhů (např. guan chocholatý (*Penelope purpurascens*), guan černý (*Chamaepetes unicolor*), Chaves-Campos 2003; vranucha středoamerická (*Cephalopterus glabricollis*), Chaves-Campos *et al.* 2003). I tyto druhy jsou hojnější ve vyšších polohách (1400 m n. m.) během hnízdní sezóny (březen – červen) a následně migrují níže. Celoroční přítomnost všech těchto druhů ve vyšších nadmořských výškách naznačuje, že po vyhnízdění nemigruje celá populace,

ale někteří jedinci zůstávají ve vyšších oblastech (Chapman *et al.* 2011). Tato celoroční přítomnost ptáků v hnízdních oblastech by ovšem také mohla být způsobena příletem migrantů z ještě vyšších poloh (Loiselle a Blake 1991, Rosselli 1994).

Vzor altitudinálních migrací je v zásadě shodný pro všechny neotropní druhy ptáků se stejnými vlastnostmi. Ve většině případů se jedná o frugivorní zástupce řádů pěvců (Rosselli 1994, Blake a Loiselle 2002, Boyle 2011), z nektarivorů jsou to pak kolibříci (Gutierrez *et al.* 2004, Fraser *et al.* 2010) Pro altitudinální migrace je rovněž typické, že migruje pouze určitá část populace, kdežto někteří jedinci zůstávají po celý rok v hnízdních oblastech (tzv. částečné migrace, viz Kapitola 4).

Velmi málo studií se zabývá altitudinálními migracemi mimo tropické oblasti, i když u mnoha druhů, především z řádu pěvců jsou tyto pohyby známy (skorec šedý (*Cinclus mexicanus*), Mackas *et al.* 2010; zedníček skalní (*Tichodroma muraria*), Saniga 1995a,b; pěvuška podhorní (*Prunella collaris*), Henry 2011; zvonohlík citronový (*Serinus citrinella*), Borrás *et al.* 2010).

U netopýrů se zdá, že altitudinální migranti v tropických oblastech patří, stejně jako ptáci, mezi frugivory (Mello *et al.* 2008, Esbérard *et al.* 2011), kdežto v temperátních oblastech se jedná spíše o insektivorní druhy (Cryan *et al.* 2000, Neubaum *et al.* 2006). U netopýrů jsou častěji pozorovány migrace v temperátních oblastech (Fleming a Eby 2003), jelikož netopýři obecně migrují méně v oblastech s vysokými průměrnými teplotami (Esbérard *et al.* 2011). Netopýři jsou totiž limitováni spíše nízkými teplotami než výskytem potravy (např. Cryan *et al.* 2008, Mello *et al.* 2008).

Altitudinální migrace u ptáků byly studované zejména v tropech. V těchto oblastech migrují zejména druhy konzumující plody a nektar. Tato potrava vykazuje totiž v tropických horských oblastech zřejmě větší sezonalitu než jiný typ potravy, proto musí právě frugivorní a nektarivorní druhy migrovat na dobu, kdy je ve vyšších nadmořských výškách této potravy nedostatek. Frugivorní jsou i tropičtí netopýři, u kterých byla rovněž dokumentována altitudinální migrace. Obecně více ale migrují temperátní druhy netopýrů živící se hmyzem. Pro netopýry je ovšem, zdá se, důležitějším faktorem ovlivňující tyto migrace okolní teplota než potravní strategie. Možná i proto byly doposud altitudinální migrace studovány zejména v temperátních oblastech, kde obecně netopýři migrují častěji kvůli nízkým zimním teplotám.

4. Částečné altitudinální migrace

Mezi hnízdními a nehnízdnicími areály velmi často nemigrují celé populace, ale pouze někteří jedinci (Chapman *et al.* 2011). Většina migrujících druhů tak vykazuje tzv. částečné migrace, tedy různý poměr migrujících a nemigrujících jedinců v populaci. Tyto částečně migrující druhy lze považovat za určitý přechodný typ mezi druhy migrujícími a rezidentními (Berthold 1999, Sekercioglu 2010). Dle dostupných informací se jedná o nejrozšířenější migrační strategie u obratlovců (Berthold 2001). Migrační strategie na individuální úrovni může být fixovaná, jedinci jsou pak po celý život buď migranty nebo residenty (jedná se tedy o obligátní částečnou migraci) populace druhu (Lundberg 1988). U altitudinálních migrantů je častější fakultativní částečná migrace, kdy se jedinci rozhodují každý rok, jestli budou migrovat nebo zůstanou na hnízdišti, a to na základě aktuálních podmínek počasí, vlastní kondice a dostupnosti potravy (Ogonowski a Conway 2009, Newton 2012).

Obě alternativní strategie tak přináší určité výhody a nevýhody, které jsou jedinci využívány dle jejich stáří, zkušeností, velikosti těla či sociálního statutu (Chapman *et al.* 2011). Výběr strategie může být frekvenčně závislý – může odrážet například relativní zastoupení dominantních a subdominantních jedinců v populaci (Boyle 2008b).

U částečných lze dokumentovat obě alternativy společného výskytu nemigrujících (rezidentních) a migrujících jedinců. Migranti buď po vyhnízdění opouští společná hnízdiště, nebo se migranti a rezidenti vyskytují společně mimo hnízdní sezónu a část jedinců odmigruje do jiných hnízdišť (Middleton *et al.* 2006, Gillis *et al.* 2008).

Mnoho studií se zabývalo faktory určujícími, kteří jedinci migrují a kteří zůstávají na hnízdištích po celý rok. Altitudinální migranti patří mezi fakultativní částečné migranty, jedinci se rozhodují každý rok znovu, jestli zůstanou na hnízdišti nebo budou migrovat, tato migrační strategie tedy pravděpodobně není dána geneticky (Gillis *et al.* 2008, Boyle 2011), což podporuje i fakt, že migrační strategie rodičů a potomků se může lišit (Gillis *et al.* 2008).

Odlišné strategie jedinců populací vykazujících částečné migrace se snaží vysvětlit tři hlavní hypotézy – hypotéza dominance jedinců (*Dominance hypothesis*), hypotéza vlivu velikosti těla (*Body-size hypothesis*) a hypotéza včasného přiletu (*Arrival-time hypothesis*). Všechny tři hypotézy předpokládají, že ptáci, kteří zůstávají během nehnízdnicí sezóny v hnízdištích, jsou limitováni nedostatkem potravy, fyziologickou intolerancí ke klimatickým podmínkám nebo obojím (Boyle 2008b).

Hypotéza dominance jedinců (*Dominance hypothesis*) předpokládá, že subdominantní jedinci budou pravděpodobněji migrovat na konci hnízdní sezóny mimo hnízdiště, aby se

vyhnuli kompetici o potravu se zdatnějšími jedinci během období limitace zdrojů (Ketterson a Nolan 1976, Jahn *et al.* 2010a). Podle hypotézy vlivu velikosti těla (*Body-size hypothesis*) by migrační chování měli vykazovat spíše menší jedinci. Ti mají vzhledem ke své velikosti relativně vyšší potřebu energie a hůře se vypořádávají se zhoršenými podmínkami prostředí a nedostatkem potravy (Jahn *et al.* 2010a). Hypotéza včasného přiletu (*Arrival-time hypothesis*) pak předpokládá, že pro pohlaví, které je více limitováno intra-sexuální kompeticí, bude výhodnější vzdát se potravních výhod z migrace a zvýšit svůj reprodukční úspěch tím, že na začátku hnízdní sezóny rychleji obsadí svoje teritorium (Ketterson a Nolan 1976). Jedná se tedy typicky o samce, pro které může být výhodnější přečkávat nepříznivá období ve svých teritoriích. Podle těchto hypotéz jsou tedy nejpravděpodobnějšími migranty samice a mladí samci, jakožto menší a méně dominantní jedinci populace. Výše zmíněné hypotézy však byly testovány především na druzích hnízdících v temperátních nebo subtropických oblastech a migrujících latitudinálně (Ketterson a Nolan 1976, Belthoff a Gauthreaux 1991, Jenkins a Cristol 2002, Stouffer a Dwyer 2003, Catry *et al.* 2004). Pravděpodobnost migrace u tropických druhů se jeví jako složitější a bude nejspíš ovlivněna komplexním souborem více faktorů – tělesné velikosti, kondice, sociálního postavení a pohlaví (Boyle 2008b, Jahn *et al.* 2010a).

Determinanty částečné migrace u tropických druhů zkoumal Jahn *et al.* (2010a) u amazonské populace tyrana tropického (*Tyrannus melancholicus*) z čeledi tyranovitých (Tyrannidae). Zjistili, že u tohoto druhu s větší pravděpodobností překvapivě migrují po hnízdní sezóně dospělí samci, tedy ti dominantnější, jakožto největší jedinci z populace. V případě samic pak naopak migrovaly více ty s menší tělesnou velikostí. Výsledky do značné míry odporující obecným hypotézám se snaží vysvětlit tím, že přestože větší jedinci mají relativně nižší spotřebu energie na jednotku hmotnosti, celkově potřebují oproti malým ptákům energie více. Proto musí během nedostatku potravy migrovat, stejně tak jako mladé samice (kvůli své malé velikosti), do míst s vyšším výskytem potravy. Mladí samci se naopak musí seznámit s teritoriem, aby později byli schopni kompetovat s dospělými samci. Je pro ně tedy stále výhodnější zůstat v blízkosti hnízdního areálu než migrovat a významně tak snížit pravděpodobnost obsazení teritoria. Samci své sociální postavení získávají právě v raném věku a po zbytek života se nemění. Migraci mladých samic pak dále vysvětlují tím, že starší samice si na začátku hnízdní sezóny nemohou dovolit ztrácet čas, kdežto mladé samice se v případě neúspěchu můžou rozmnožit až následující rok.

Modelovým druhem pro studium altitudinálních migrací v tropických oblastech je rovněž pipulka podhorní (*Corapipo altera*). Jedná se o frugivorní druh, u kterého migruje pouze část populace mezi hnízdním prostředím ve vyšších nadmořských výškách a níže položenými nehnízdícími oblastmi (Rosseli 1994). Nejvíce migrují dospělí samci, kteří jsou u tohoto druhu menší než samice a mají tedy relativně vyšší potřebu energie. To je v souladu s hypotézou o vlivu velikosti těla (*body size hypothesis*). Boyle (2008b) navíc nenašla podporu pro hypotézu dominance (*dominance hypothesis*) a hypotézu časného návratu (*arrival-time hypothesis*). Podle těchto teorií by totiž měly více migrovat samice. Opuštěním hnízdní oblasti by ztratily méně než samci, kteří by mohli přijít o svá tokaniště. Samice, jakožto větší jedinci, mají větší metabolickou kapacitu. Vydrží déle hladovět, a pokud to podmínky počasí dovolí, mohou využít hojně potravní zdroje. Takové samice jsou následující reprodukční sezónu úspěšnější než ty, které migrovaly. Rezidentní mladí samci také rovněž získávají výhodu, jelikož tak mají větší možnost obsadit vhodné tokaniště.

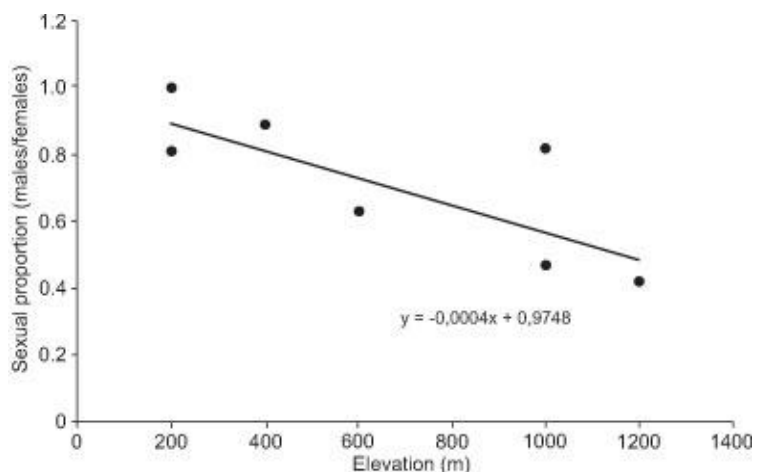
Strategie částečných migrací byla hojně pozorována i u netopýrů. Na rozdíl od tropických ptáků, kde byl prokázán spíše vliv tělesné velikosti než pohlaví na migrační tendence (Blake a Loiselle 2002, Boyle 2011), se zdá, že u netopýrů je strategie migračního chování pohlavně specifická (Grindal *et al.* 1999, Cryan *et al.* 2000, Fleming a Eby 2003, Neubaum *et al.* 2006, Esbérard *et al.* 2011).

Většina studií se zaměřovala na druhy netopýrů v temperátních oblastech (Fenton *et al.* 1980, Grindal *et al.* 1999, Cryan *et al.* 2000, Neubaum *et al.* 2006). Tito netopýři zimují v horských oblastech (Neubaum *et al.* 2006). Během léta prokazatelně narůstal počet odchycených samic v nížinách, což naznačuje, že samice na léto migrují do těchto oblastí. Ze samic pak nejvíce migrují ty, které jsou reprodukčně aktivní, březí anebo kojí, a v níže položených oblastech tvoří mateřské kolonie (Barclay 1991 v Cryan *et al.* 2000). Tyto samice mají totiž ze všech jedinců populace nejvyšší energetické nároky a jsou také nejvíce termoregulačně omezeny (Cryan *et al.* 2000). Malé nadmořské výšky obdrží ročně méně srážek a teploty jsou zde vyšší. Oba tyto faktory vytváří zlepšené podmínky pro větší výskyt hmyzu, což zlepšuje potravní efektivitu samic. Vyšší počet hmyzu je výhodný i pro mladé netopýry, kteří ještě nemají tolik zkušeností s lovem a musí si stihnout utvořit dost tukových zásob na následující hibernaci (Cryan *et al.* 2000). Vyšší teploty v nížinných oblastech jsou také výhodnější pro vývoj embrya, laktaci a usnadňují udržení tělesné teploty (Grindal *et al.* 1999, Neubaum 2006). Nízké teploty v horských oblastech by mohly zpozdit vývoj plodu (Hoying a Kunz 1998), čímž by se prodloužila doba březosti. To by snížilo i reprodukční

úspěšnost samic a zvýšila by se pravděpodobnost mortality mláďat na začátku zimy (Grindal *et al.* 1992).

Některé samice byly zaznamenány v horských oblastech i přes letní období. V těchto případech se ovšem jednalo o jednoleté samice, které se daný rok pravděpodobně ještě nerozmnožovaly a jejich potravní nároky tedy nebyly vyšší než nároky samců. Pro tyto jedince, samce a reprodukčně neaktivní samice, je výhodnější zůstat ve vyšších polohách, kde nižší teploty usnadňují vstup do torporu a šetří tak energii (Grindal *et al.* 1999).

Jiný trend poměru pohlaví byl pozorován v tropických oblastech u frugivorního listonose rozštěpeného (*Pygoderma bilabiatum*) (Esbérard *et al.* 2011). Během studenějších měsíců bylo mnohem více jedinců odchyceno v nižších polohách, což naznačuje vertikální migrace (Mello *et al.* 2008, Esbérard *et al.* 2011). V nížinách bylo více samců relativně k vyšším nadmořským výškám, přestože ve všech výškách bylo odchyceno více samic (Obr. 1). Esbérard *et al.* (2011) tento poměr pohlaví v nižších nadmořských výškách vysvětlují výhodou při reprodukci, pokud se netopýři v této oblasti rozmnožují.



Obr.1 Poměr pohlaví (samci/samice) u listonose rozštěpeného (*Pygoderma bilabiatum*) v různých nadmořských výškách (podle Esbérard *et al.* 2011)

Druhy, u kterých jsou pozorovány altitudinální migrace tedy patří mezi fakultativní částečné migranty. Jedinci se tak rozhodují každý rok, jestli budou migrovat nebo zůstanou na hnízdištích po celý rok. U ptačích altitudinálních migrantů se zdá, že hlavními faktory, které ovlivňují výběr migrační strategie, je tělesná velikost, kondice a aktuální podmínky prostředí. V temperátních oblastech bylo toto chování studováno velmi málo, srovnání migračních strategií mezi tropy a temperáty by vyžadovalo více studií z temperátních oblastí. Naproti tomu migrační strategie netopýřů je pravděpodobně pohlavně specifická. Nízké teploty a vysoké srážky ve vyšších nadmořských výškách temperátních oblastí limitují reprodukčně aktivní samice, které po hibernaci v horských oblastech zimoviště opouštějí. V tropech je poměr pohlaví opačný, což může být dáno odlišnou reprodukční strategií tropických druhů.

5. Příčiny altitudinálních migrací

Přestože migrace patří mezi jedno z nejvíce prostudovaných chování živočichů, překapivě málo prací se zabývá ultimátními příčinami těchto pohybů u jednotlivých druhů (Boyle 2008a). Podle obecného pohledu jsou sezónní migrace spojeny se sezonalitou vegetace a potravních zdrojů (Loiselle a Blake 1991, Papes *et al.* 2012). Hypotéza o variabilitě potravních zdrojů (*Resource variability hypothesis*) předpokládá, že pokud kolísání v množství potravních zdrojů mělo určovat dobu migrace, tak by s rostoucí sezónní variabilitou v potravních zdrojích rostla pravděpodobnost, že během určitého období bude zdrojů nedostatek, což by způsobilo migraci do jiných oblastí (Boyle a Conway 2007). Jelikož altitudinální migranti jsou, alespoň v Neotropích, z velké části frugivorní druhy, původní studie (Stiles 1980, Wheelwright 1983, Loiselle a Blake 1991) předpokládají pozitivní korelaci právě mezi hnízdní sezónou a největší hustotou plodů v hnízdní oblasti (Boyle *et al.* 2011a). Hlavním faktorem ovlivňujícím altitudinální migrace ptáků by tedy měl být nedostatek plodů v hnízdní oblasti po hnízdní sezóně.

Závislost altitudinálních migrací na dostupnosti potravních zdrojů byla prokázána například u dvou velkých tropických frugivorních druhů – kvesala chocholatého (*Pharomachrus moccino*) (Loiselle a Blake 1991, Solorzano *et al.* 2000) a vranuchy středoamerické (*Cephalopterus glabricollis*) (Chaves-Campos *et al.* 2003). V jednotlivých výškách se výskyt ptáků víceméně shodoval s největší abundancí plodů v dané oblasti (Loiselle a Blake 1991, Solorzano *et al.* 2000, Chaves-Campos *et al.* 2003, Chaves-Campos 2004). Největší abundance plodů v hnízdních oblastech se vyskytuje během období sucha (Solorzano *et al.* 2000). Je ale také možné, že v době, kdy ptáci hnízdní oblast opouštějí, se ještě více plodů vyskytuje v nižších polohách (Rosselli 1994). Altitudinální migrace v závislosti na množství plodů byla také pozorována u kasuára menšího (*Casuarus bennetti*). Početnost kasuárů v jednotlivých nadmořských výškách poměrně přesně odpovídá množství plodů v dané oblasti. U tohoto druhu migrují ovšem pouze samice, kdežto samci zůstávají na hnízdišti a inkubují vejce. Při tom se spoléhají pouze na své tukové zásoby (Wright 2005).

Větší plody bohaté na proteiny a lipidy mohou pro malé frugivorní druhy nedostupné, proto jejich výskyt může ovlivňovat migrace velkých druhů do větší míry než jak je tomu u malých druhů. Ovšem každý druh může být adaptován na trávení určitých živin lépe než jiných. Množství dostupných informací o potravním složení jednotlivých druhů je tedy kritickým faktorem při výběru vhodného modelového druhu pro studium altitudinálních

migrací (Chaves-Campos 2004). Často i základní informace o potravě tropických druhů však dosud velmi často chybí.

Výskyt plodů může být jedním z hlavních, ale rozhodně ne jediným faktorem, který ovlivňuje altitudinální migrace. Pokud by platilo, že altitudinální migrace jsou ovlivněny pouze výskytem plodů, nevysvětlovalo by to, proč někteří blízce příbuzní frugivorové zůstávají v hnízdních oblastech po celý rok (Boyle 2011, Boyle *et al.* 2011a). Dvě alternativní hypotézy se pokouší vysvětlit tuto otázku – hypotéza o kompetičním vyloučení (*Competitive exclusion hypothesis*) a hypotéza o potravní specializaci (*Dietary specialization hypothesis*). Hypotéza o kompetičním vyloučení (*Competitive exclusion hypothesis*) může vysvětlovat jak dálkové, tak altitudinální migrace. Podle této hypotézy kompetičně silnější jedinci (rezidenti) vytlačí jiné kvůli potravě v období, kdy je potravy méně. Ti jsou tak nuceni migrovat do oblastí, kde je kompetice nižší, pokud jsou plody nezkonsumované rezidenty pro potřeby migrantů nedostačující. U migrantů byla pozorována větší diverzita v konzumovaných plodech, kdežto rezidenti jsou schopni pokrýt své nutriční potřeby preferovanými plody (Boyle *et al.* 2011a). Na podporu této hypotézy bylo dále zjištěno, že migranti sdílí s rezidenty preference pro plody. Kompetičně slabší jedinci musí za preferovanými plody migrovat jinam. Podporu tedy našla i hypotéza o potravní specializaci. Podle této hypotézy se migrující a rezidentní frugivorové liší v míře specializace na jednotlivé druhy plodů. Tato hypotéza může vysvětlovat rozdíly v migračních strategiích, pokud úzká potravní specializace migrantů vede k celkově omezené dostupnosti plodů pro tyto jedince (Boyle *et al.* 2011a).

Pro vysvětlení příčin altitudinálních migrací je nutné studovat obě fáze migračního cyklu, tedy migrace z hnízdních oblastí do nížin i z nížin nazpět. Je totiž pravděpodobné, že každá z těchto fází je podmíněna jinými faktory, jelikož energetické nároky ptáků se důsledkem hnízdění nebo pelichání v průběhu roku mění (Boyle 2010).

Migrace z hnízdní oblasti do nížin pravděpodobně nebude záležet na dostupnosti plodů (Chaves-Campos 2004). Zdá se, že dostupnost potravy ovlivňuje spíše tu fázi migračního cyklu, kdy ptáci migrují do vyšších nadmořských výšek hnízdit. Hypotéza limitace plody (*Fruit limitation hypothesis*) říká, že pokud se ve vyšších nadmořských výškách vyskytuje během hnízdní sezóny více plodů, tak ptáci migrují do těchto výšek, aby tuto zvýšenou nabídku plodů využili. Další hypotéza se zabývá specifitěji limitací proteiny (*Protein limitation hypothesis*) (Boyle 2010), protože během hnízdní sezóny jsou proteiny více limitující než sacharidy (Carey 1996 v Boyle 2010). Frugivorní a nektarivorní druhy, jejichž

potrava je nutričně chudá (Boyle 2011), by měli během období se zvýšenými energetickými nároky přijímat v potravě i členovce. Podle této hypotézy vysoce specializované frugivorní druhy, které nejsou adaptované na lov členovců, musí využít dobu jejich největší hustoty výskytu. Podle Leveyho (1988) by abundance hmyzu mohla mít na hnízdní cykly plodožravých druhů větší vliv než abundance plodů. Ovšem dospělí ptáci se živí téměř výhradně plody, proto tato hypotéza zřejmě nebude vysvětlovat altitudinální migraci do vyšších nadmořských výšek. Ani sezonalita v množství bezobratlých se s touto hypotézou neshoduje (Boyle 2010). Například v Bolívii se abundance hmyzu a jiných bezobratlých výrazně snižuje během období sucha, kdy většina altitudinálních migrantů hnízdí. Naproti tomu například tyran tropický (*Tyrannus melancholicus*), u kterého byly rovněž pozorovány altitudinální migrace, hnízdí ve vyšších nadmořských výškách během období dešťů. V tomto případě se totiž jedná o insektivorní druh, který během období dešťů využívá největší abundance hmyzu (Jahn *et al.* 2010b).

Zvláštním druhem vykazujícím altitudinální migrace je endemický druh Havajských ostrovů, berneška havajská (*Branta sandvicensis*). Ta hnízdí na rozdíl od většiny ostatních altitudinálních migrantů v nižších polohách, a to během období s vyšším úhrnem srážek - od září do dubna. Po vyhníždění, tedy během léta, migruje do výše položených biotopů křovinatého charakteru (Black *et al.* 1997). Zatím nejsou úplně známé faktory, které způsobují tuto opačnou patrnost v migračním chování podél nadmořské výšky. Je ovšem možné, že i u tohoto druhu bude migrace do hnízdních oblastí ovlivňována dostupností potravy, jelikož během léta ve vyšších oblastech není dostatek potravy. Na Havajských ostrovech prší nejvíce během listopadu, což přispívá k velké produkci travin. Ty berneška využívá k nárůstu tělesné kondice před hnízděním, dostatek potravy je pak i v době vodění housat i během následného pelichání. Z altitudinálních migrací můžou tomuto druhu plynout i další výhody. Kromě sledování největšího výskytu potravy se migrací mohou vyhnout nepříznivému antropogennímu vlivu nebo riziku predace nepřirozenými predátory. Jedná se o reintrodukovanou populaci, je tedy možné, že současný stav selekčních tlaků nemusí odpovídat podmínkám, za kterých se tento druh vyvinul (Hess *et al.* 2012).

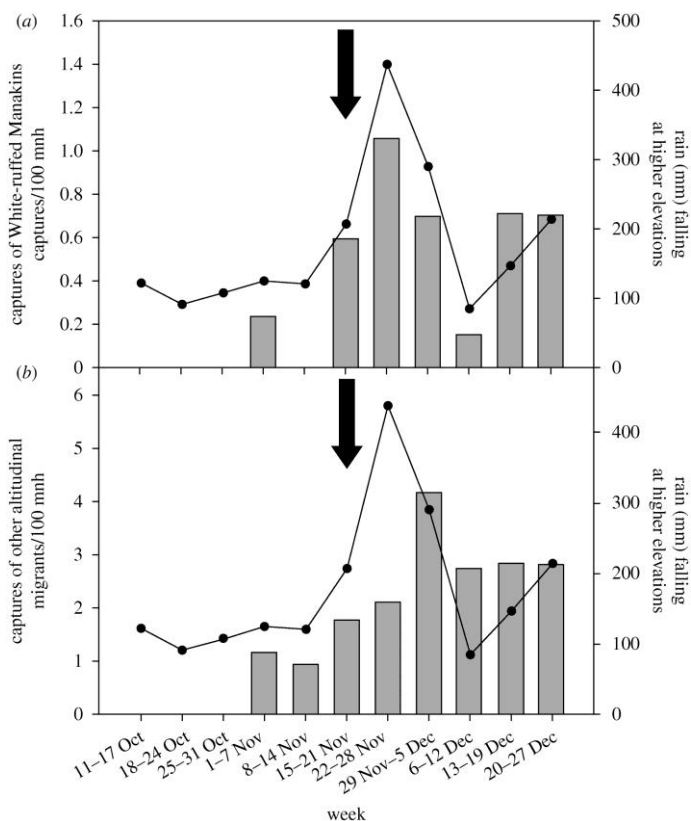
Dostupnost potravy tedy ovlivňuje místo a načasování hnízdění. Mezi další faktory ovlivňující rozhodnutí, zda budou ptáci migrovat následující hnízdní sezónu, patří klimatická variabilita, fyziologická tolerance k podmínkám prostředí, výskyt parazitů nebo predací tlak (Boyle 2010, Boyle *et al.* 2011b). Právě riziko hnízdní predace by mohlo být dalším z faktorů, který by mohl vysvětlovat altitudinální migrace s hnízděním ve vyšších polohách (Boyle a

Conway 2007, Boyle 2008a). Podle obecné představy četnost hnízdní predace klesá s nadmořskou výškou, ale zdá se, že největší riziko predace hnízda je ve středních výškách (500 – 650 m n. m.). Boyle (2008a) ovšem zjistila, že někteří ptáci migrují do submontánních lesů, kde jsou například hadi stejně běžní jako v nížinném lese. Hnízdní predace tedy zřejmě nelze považovat za univerzální vysvětlující faktor altitudinálních migrací.

Důležité je ovšem i složení společenstva predátorů v závislosti na nadmořské výšce. V nížinných pralesích v Kostarice, kde byla studie prováděna, se vyskytuje více ptačích, tedy vizuálně orientovaných predátorů, převažuje zde proto selekce na kryptická hnízda. Naproti tomu ve větších nadmořských výškách převažují savčí, olfaktoricky orientovaní predátoři, což způsobuje selekci na hnízda nedostupná pro nelétající živočichy (Boyle 2008a).

Často diskutovaným vysvětlením altitudinálních migrací v tropických oblastech je pak variabilita v množství srážek během roku. Při uvažování obou fází migračního cyklu je vysvětlení založené na kolísání v množství potravy nedostačující. Migranti hnízdí ve vyšších polohách během období sucha a zhruba se začátkem deštivé sezóny migrují do nížin.

Během tohoto období se sice v hnízdních oblastech nevyskytuje výrazně méně plodů než v jiné části roku (Boyle 2008b), ale vysoký úhrn srážek zde snižuje jejich dostupnost – ptáci jednoduše nejsou schopni v dešti efektivně hledat potravu (Boyle *et al.* 2011b). Tuto představu formuluje hypotéza o limitovaných potravních příležitostech (*Limited foraging opportunities hypothesis*). Ta předpokládá, že důležitější je nikoliv množství potravy samo o sobě, ale množství potravních příležitostí závislé na počasí. Snížená možnost využití potravní nabídky z důvodu silných dešťů pak způsobuje, že druhy s největšími potravními nároky, tedy především druhy frugivorní a nektarivorní, musí migrovat do nížin, aby se vyhnuly hladovění během silných dešťů (Boyle 2011). Boyle (2011) testovala závislost mezi srážkami v druhé polovině roku ve vyšších nadmořských výškách a nárůstem velikosti populace v nížinách, který naznačuje altitudinální migrace (Obr. 2). Největší nárůst odchytů byl právě v období zvýšených srážek ve vyšších polohách, přičemž nejlépe nejcitlivěji reagovaly malé frugivorní a nektarivorní druhy, které jsou nejvíce omezeny nedostatkem potravy, resp. její nedostupností (Boyle 2011).



Obr. 2 Přílet altitudinálních migrantů do nížinných oblastí odpovídá začátku silných dešťů ve vysokých nadmořských výškách (podle Boyle *et al.* 2010)

Kromě toho, že snížený výskyt ptáků ve vyšších nadmořských výškách během deštivé sezóny může být vysvětlen migrací z těchto oblastí, méně odchytů v tomto období může být také způsobeno sníženou aktivitou ptáků, což spolu se zvýšenými srážkami obecně snižuje pravděpodobnost detekce ptáků (Chaves-Campos 2003, Boyle 2011).

Kromě snížení potravních příležitostí představují intenzivní srážky pro ptáky v tropických horách fyziologicky nejnáročnější období (Boyle 2010). I proto musí někteří jedinci migrovat, aby se vyhnuli zvýšenému fyziologickému stresu. Boyle *et al.* (2010) testovali, jak se liší některé fyziologické hodnoty u migrantů a rezidentů pipulky podhorní (*Corapipo altera*). Zvýšená hladina kortikosteronu by měla zmírňovat alostázi a odpovídat na stresory jako nepředvídatelnost dostupnosti potravních zdrojů nebo nepříznivé podmínky počasí (Romero *et al.* 2000). Hladina kortikosteronu byla pozitivně spojena s množstvím srážek, které spadly den před odchytom. Podle hodnot triglyceridů a B-hydroxybutyrátu (BUTY) byla odhadována dynamika ukládání tukových zásob. Hladina triglyceridů stoupala během přestávek v deštích a u rezidentů byly hodnoty vyšší než u migrantů, jelikož rezidenti mají při následných bouřkách vyšší nároky na zásobu tuků. Také hematokrit se snižuje během dešťů, je tudíž nižší u rezidentů než u migrantů. Při stejných podmínkách počasí byly hodnoty hematokritu, koncentrace BUTY a zásoby tuků závislé na migrační strategii opačně proti předpokladu.

V nižších nadmořských výškách je během druhé poloviny roku celkově méně srážek a plody jsou vzácnější (Boyle 2010), což může snižovat schopnost ptáků rychle doplnit zásoby za příznivého počasí. Jedinci, kteří migrují do nižších poloh, tedy mají více tukových zásob než rezidenti. To by také mohlo být způsobeno větším ukládáním tuků jako příprava před migrací (Boyle *et al.* 2010).

Předpokládá se, že zvýšené srážky v hnízdních oblastech tedy zvyšují riziko mortality (Boyle *et al.* 2010), ovšem nemigrující jedinci, mohou získat výhody při párování. Samotná sedentarita může představovat pro samice signál kvality samce. Naopak migranti mohou mít snížený sociální status (Boyle *et al.* 2011b).

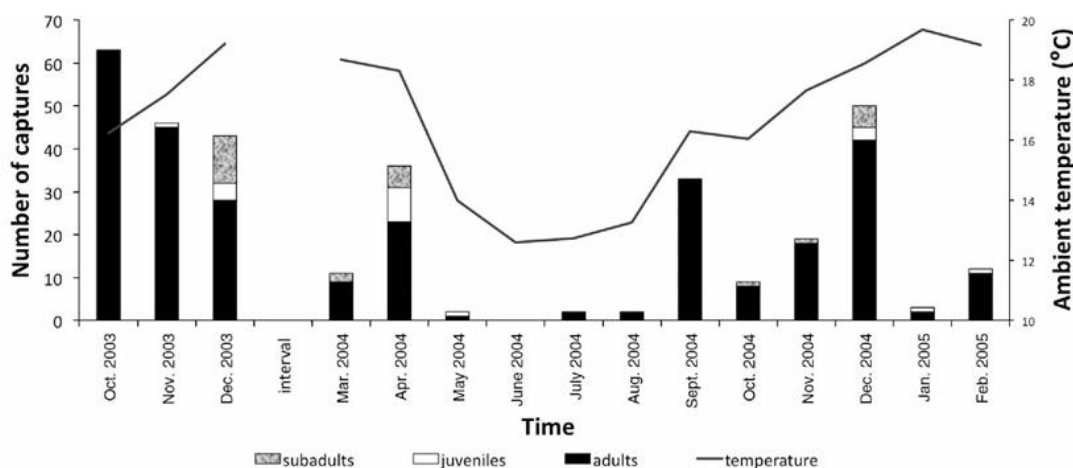
Z výše uvedených studií tedy vyplývá, že množství a dostupnost potravy zřejmě ovlivňuje migraci do hnízdních oblastí ve vyšších nadmořských výškách, kdežto zvýšené množství srážek způsobuje migraci do nížin po vyhníždění (Blake a Loisel 2002).

Altitudinální migracím na africkém kontinentu se věnuje pouze jedna studie. Burgess a Mlingwa (2000) studovali altitudinální migrace v Jižní Africe, kde jsou teplotní rozdíly podél elevačního gradientu ještě výraznější než v tropických oblastech. Zdá se, že migrace zde nejsou ovlivněny deštěm, tak jako v tropických oblastech Jižní Ameriky, ale limitující jsou spíše nízké teploty. Horské lesy jsou chladnější než nížinné, teploty ovšem klesají ještě více v červenci a srpnu během chladného období, kdy ve výškách nad 1800 m n. m. může teplota klesnout pod bod mrazu. Na začátku tohoto období byl pozorován pokles v početnosti ptáků. Početnost opět narůstala na konci chladného období. Jako u ostatních altitudinálních migrantů, někteří jedinci zůstávají v hnízdních oblastech v horském lese po celý rok. Mohou tak získat výhodu při udržování nebo získávání nového teritoria pro následující hníždění.

Ultimátní příčiny altitudinálních migrací u netopýrů nejsou prostudované do takové míry jako u ptáků. Zdá se, že nejvíce limitujícím faktorem pro netopýry je teplota (Cryan *et al.* 2000, Neubaum *et al.* 2006, Mello *et al.* 2008, Esbérard *et al.* 2011). Nízké teploty tak nejspíš zapříčiňují altitudinální migrace v tropických i temperátních oblastech, i když kvůli velké odlišnosti habitatů se mohou životní strategie v tropických a temperátních oblastech lišit (Fleming a Eby 2003). U listonose rozštěpeného (*Pygoderma bilabiatum*), obývajícího různé nadmořské výšky v Atlantském lese, byl pozorován nárůst v počtu jedinců během období sucha v nižších nadmořských výškách (Esbérard *et al.* 2011). Během tohoto období je v nížinných oblastech teplota v průměru o 9° C vyšší než ve vysokých nadmořských výškách (Ramos *et al.* 2009 v Esbérard *et al.* 2011). Teplotu jako jeden z hlavních faktorů ovlivňující

altitudinální migrace tohoto druhu podporuje i fakt, že netopýři migrovali pouze z takových oblastí, kde teplota klesá pod 16° C, kdežto v oblastech, kde je průměrná roční teplota 21° C, netopýři zůstávali po celý rok (Esbérard *et al.* 2011).

Altitudinální migrace v závislosti na teplotě prokázali i Mello *et al.* (2008) u listonose žltoramenného (*Sturnira lilium*). Během studených měsíců byl tento druh ve vysokých nadmořských výškách pozorován spíše ojediněle, většina jedinců tak pravděpodobně migruje do níže položených oblastí, kde je tepleji, ale dostupnost potravy se přitom během tohoto období výrazně nemění (Obr. 3). Nižší teplota ve vysokých oblastech také zkracuje reprodukční sezónu. Změny okolní teploty v tropických horských oblastech tedy pravděpodobně vytvářejí větší selekční tlak než dostupnost potravy (Mello *et al.* 2009).



Obr. 3 Počet odchyťů listonose žltoramenného (*Sturnia lilium*) v závislosti na okolní teplotě (podle Mello *et al.* 2009).

V temperátních oblastech se netopýři s nízkými zimními teplotami vypořádávají hibernací. V létě pak především reprodukčně aktivní samice migrují do nížin, kde jim vyšší teploty zajišťují lepší podmínky pro lov potravy, vývoj plodu a laktaci (viz Kapitulu 4).

Za hlavní ultimátní příčiny altitudinálních migrací u ptáků i netopýřů lze pravděpodobně považovat klimatické podmínky. U tropických ptáků jsou to především deště, kvůli kterým je potrava pro mnohé jedince nedostupná. Temperátní oblasti jsou velmi sezónní prostředím co do klimatu i výskytu potravy. Altitudinální migrace v těchto zeměpisných šířkách by tedy mohly být ovlivněny oběma faktory. Je pravděpodobné, že migrace do horských oblastí, kde mnohé druhy hnízdí, je ovlivněna jinými faktory než následná migrace do nížin po vyhnízdění, stejně jako je tomu v tropických oblastech. Dokonalé porozumění příčinám

altitudinálních migrací by vyžadovalo více studií, především pak studií zaměřujícím se na tyto sezónní pohyby ptáků v temperátních oblastech. Obecně velmi málo prací se věnuje příčinám altitudinálních migrací netopýrů, ale zdá se, že migrace netopýrů ovlivňují především nízké teploty, ve vysokých nadmořských výškách tropů i v temperátních oblastech. Z horských oblastí během chladných měsíců do nížin migrují hlavně samice, pro které jsou nízké teploty více limitující než pro samce, především kvůli vývoji plodu a laktaci.

6. Metody studia altitudinálních migrací

Tradiční metodou studia migrací jak u ptáků, tak netopýrů je kroužkování, založené na individuálním značení jedinců. Poskytuje informace nejen o migracích, ale také o načasování hnízdění, velikosti snůšky a počtu vyvedených mláďat, délce života jednotlivých druhů ptáků a umožňuje zhodnotit dlouhodobé populační změny jednotlivých druhů ptáků zapříčiněné například imigrací nebo emigrací do populace (Kestenholz 2007, Klvaňa 2008a). V Evropě bývá ročně okroužkováno kolem čtyř milionů ptáků. Sběr dat ze zpětných odchyťů tedy vyžaduje účinnou mezinárodní spolupráci. Mnoho ptáků je okroužkováno jako mláďata v hnízdě, dospělí ptáci jsou nejčastěji odchyťováni pomocí nárazových sítí (Kestenholz 2007). Metodu kroužkování je možné využít i pro studium altitudinálních migrací (Burgess a Mlingwa 2000), množství a kvalita dosažených výsledků jsou ovšem vždy závislé na počtu zpětných odchyťů. V případě altitudinálních migrací, obzvláště v tropech, nelze spoléhat na náhodné nálezy kroužkovaných jedinců. Dosažení dostatečného množství výsledků vyžaduje cílený, systematický výzkum. I vysoké úsilí však může přinášet jen velmi malý datový soubor, protože pravděpodobnost zpětných odchyťů označených jedinců i v rámci jedné hory je velmi omezený. Z tohoto důvodu dosud zřejmě chybí práce analyzující altitudinální migrace založené na kroužkování.

Další metodou využívanou pro studium altitudinálních migrací je radiotelemetrie. Tato metoda zažívá v posledních dvaceti letech bouřlivý rozvoj. Vysílače se umísťují přímo na tělo ptáka, nesmí proto přesáhnout 3 % jeho hmotnosti (Powell a Bjork 1995). Limitem této metody je také velká hmotnost baterií. Především malé druhy je možno sledovat pouze pomocí vysílače s lehčími bateriemi, které ale mají menší dosah a životnost (Klvaňa 2008b). Tato metoda také znemožňuje sledovat větší počet jedinců z velkého území po dlouhou dobu, vysílače fungují maximálně několik let, spíše však měsíců. Poté je nutné jedince znovu odchyťit (Klvaňa 2008b). I proto je tato metoda vhodnější spíše pro sledování migrací na krátké vzdálenosti. Dosah vysílačů se také liší v různých prostředích. V lese je to pouze 1 km, kdežto v otevřené oblasti, například na vrcholku hory, je to až 15 km (Powell a Bjork 2004). Ptáci jsou při sledování altitudinálních migrací monitorováni každý den, aby se ověřila jejich přítomnost v dané oblasti (Powell a Bjork 1995).

Některé studie altitudinálních migrací jsou založené na pouhém pozorování sezónních fluktuací populačních velikostí (např. Solorzano *et al.* 2000, Chaves-Campos 2003, Boyle 2011) nebo na změnách v počtu odchytených jedinců v různých nadmořských výškách (např.

Blake a Loisele 1991, 2002). Altitudinální migrace je touto metodou ovšem těžké odlišit například od sezónních změn habitatu v rámci jedné nadmořské výšky nebo změnou ve zpěvní či pohybové aktivitě (Fraser *et al.* 2008). Také současné změny početnosti jedinců v jiných nadmořských výškách mohou ztížit rozpoznání altitudinálních migrací (Loisele a Blake 1991).

V poslední době se rychle rozvíjí metoda analýzy stabilních izotopů využitelná pro evidenci jak latitudinálních, tak altitudinálních migrací. Výhoda této metody spočívá v tom, že nevyžaduje předchozí odchyty (Hobson *et al.* 2003, Hobson 2005).

Stabilní izotopy jsou přirozeně se vyskytující stabilní formy prvků s rozdílným nukleonovým číslem a tedy i atomovou hmotností. Pomocí hmotnostní spektrometrie se měří relativní zastoupení jednotlivých izotopů ve vzorku vůči zastoupení těchto izotopů v mezinárodním standardu. Jelikož rozdíl mezi poměry hodnot ve vzorku a standardu bývají velmi malé, vyjadřují se v hodnotách promile (Rubenstein a Hobson 2004).

$$\text{např. pro uhlík: } \delta^{13}\text{C}_{\text{vzorek}} = \left\{ \left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ vzorek}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ standard}} \right) - 1 \right\} \times 1000$$

K analýzám migračního chování i dalších ekologických otázek se využívají zejména stabilní izotopy vodíku (δD), uhlíku ($\delta^{13}\text{C}$) a dusíku ($\delta^{15}\text{N}$), dále pak síry ($\delta^{34}\text{S}$) a stroncia ($\delta^{87}\text{Sr}$) (Hobson 1999).

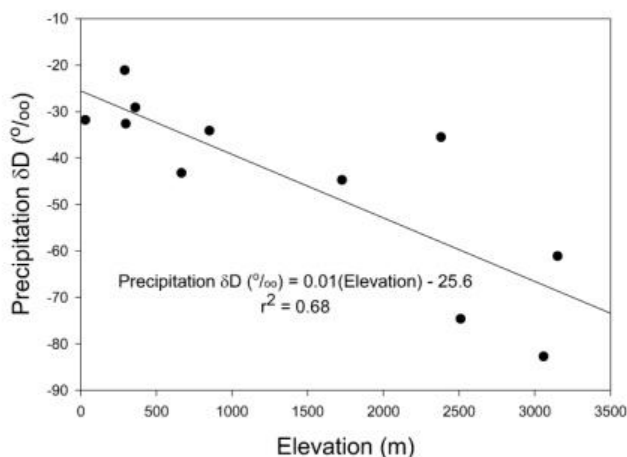
Stabilní izotopy nejsou na kontinentech rozděleny rovnoměrně, ale vytváří gradienty – vedoucí například napříč kontinenty, mezi suchozemskými a mořskými biotopy, mezi lesy a otevřenými krajinami apod. (Klvaňa 2008b). Výrazný je také gradient podél nadmořské výšky (např. Hobson *et al.* 2003, Hardesty a Fraser 2010), což je zásadní pro studium altitudinálních migrací.

Koncentrace stabilního izotopu uhlíku $\delta^{13}\text{C}$ se mění v závislosti na typu fotosyntézy u C₃, C₄ a CAM rostlin. Rostliny C₃ obsahují nejméně izotopu uhlíku $\delta^{13}\text{C}$. Jeho množství stoupá přes C₄ rostliny s největším množstvím v CAM rostlinách (Troughton a Card 1975). Rostliny C₃ s největšími nároky na vodu se vyskytují především v mírném pásu, C₄ najdeme spíše v sušších savanách a travinných oblastech. Rostliny využívající CAM fotosyntézu najdeme v pouštních a polopouštních podmínkách (Schulze *et al.* 2005). Tím se vytváří určitý severojižní gradient v poměru zastoupení izotopu $\delta^{13}\text{C}$ (Klvaňa 2008b). Obdobně byl tento gradient popsán i v horské oblasti, kde se s nadmořskou výškou mění zastoupení C₃ a C₄

rostlin, s převahou C3 rostlin ve vysokých polohách (Tieszen *et al.* 1979, Masrahi *et al.* 2011).

Hodnota $\delta^{13}\text{C}$ v rostlinách přibývá také s rostoucí nadmořskou výškou jako adaptace na měnící se parciální tlak pCO_2 (Körner *et al.* 1991, Hobson *et al.* 2003) a změny v půdní a vzdušné vlhkosti (Körner *et al.* 1991). Na každých 1000 m nadmořské výšky se rostliny obohatí v průměru o 1,5 ‰ izotopu $\delta^{13}\text{C}$ (Hobson *et al.* 2003). Naproti tomu hodnoty izotopu dusíku $\delta^{15}\text{N}$ v rostlinách s nadmořskou výškou klesají jako reakce na klesající teploty, nižší pH půdy a vyšší srážky ve vysokých nadmořských výškách (Schoor a Matson 2001).

Změny hodnot izotopu vodíku - deuteria δD závisí na změně v množství srážek s nadmořskou výškou, přičemž hodnoty δD ve srážkách vykazují lineární pokles s rostoucí nadmořskou výškou - Obr. 4 (Poage a Chamberlain 2001, Hobson *et al.* 2003, Hardesty a Fraser 2010).



Obr. 4 Změna koncentrace stabilního izotopu vodíku δD ve srážkách v závislosti na nadmořské výšce. (podle Hobson *et al.* 2003)

Princip analýzy stabilních izotopů spočívá v ukládání jednotlivých izotopů do tělních tkání během jejich syntézy (Hardesty a Fraser 2010). Pro analýzu se používají vzorky z per, případně chlupů, a drápů. Jedná se o metabolicky inertní tkáně, koncentrace stabilních izotopů v peru nebo chlupu se po syntéze dále nemění (Klvaňa 2008b, Fraser *et al.* 2008, Chang *et al.* 2011, Erzberger *et al.* 2011). Koncentrace izotopů tak odpovídají místu, kde se tkáně syntetizovaly (Klvaňa 2008b). Díky gradientům je možné odhadnout koncentraci jednotlivých stabilních izotopů pro danou oblast. Při analýze se tedy porovnává rozdíl mezi předpokládanými koncentracemi v místě odchyty a skutečnými koncentracemi izotopů v tkáni. Například Hobson *et al.* (2003) studovali pomocí stabilních izotopů altitudinální migrace kolibříků v neotropické oblasti. Zjistili, že koncentrace izotopů v peří se neshodují s hodnotami určenými pro danou nadmořskou výšku, kde byly prováděny odchyty. Hodnoty

$\delta^{15}\text{N}$ a δD byly vyšší než předpokládané, naopak $\delta^{13}\text{C}$ nižší. To naznačuje, že peří se utvořilo v nižších nadmořských výškách, než byl jedinec odchycen. Možné vysvětlení tohoto jevu je právě altitudinální migrace.

Pro izotop vodíku, deuterium δD , je možné také využít faktu, že koncentrace izotopů v peru reprezentují hodnoty v místě pelichání, kdežto koncentrace v drápech reprezentuje nedávnou integraci izotopů – v řádu týdnů. Pro analýzu je tedy možné porovnávat hodnoty izotopů v těchto dvou tkáních. Odlišnosti těchto dvou hodnot by také mohly naznačovat migrace mezi jednotlivými nadmořskými výškami. Rozdíly v hodnotách deuteria však mohou být způsobeny také změnami v potravě v té samé nadmořské výšce a ne syntézou v odlišných výškách (Fraser *et al.* 2008, Chang *et al.* 2011).

Nejvhodnějšími izotopy pro studium altitudinálních se zdají být stabilní izotopy uhlíku, $\delta^{13}\text{C}$, a vodíku, δD (Klvaňa 2008b). Hobson *et al.* (2003) prokázali silnou závislost mezi hodnotami těchto izotopů v perech kolibříků a nadmořskou výškou v ekvádorských Andách. Podle hodnot deuteria je navíc možno pozorovat i menší škály, což je vhodné pro sledování druhů, které migrují altitudinálně (Hobson 1999). Přesto Hardesty a Fraser (2010) uvádějí, že sledování deuteria k detekci altitudinálních migrací je možno pouze na větším měřítku (> 1000 m), pokud je dobře známá variabilita v tkáních způsobená pelicháním a změnou potravy. Vysoká variabilita v hodnotách deuteria by totiž mohla být také spojena s potravní strategií, fyziologií a individuálními odlišnostmi v chování. Problematická je situace u generalistů, kteří vykazují sezónní změny v potravě (Hobson *et al.* 2003, Hobson 2005, Hardesty a Fraser 2010). Je nutné si také uvědomit, zdali se jedná o primární nebo sekundární konzumenty (Chang *et al.* 2011). Sekundární konzumenti, například insektivori, živící se na vyšší trofické úrovni mohou vykazovat vyšší hodnoty izotopů, protože přijímají potravu už obohacenou o tyto izotopy (Klvaňa 2008b, Hardesty a Fraser 2010, Erzberger *et al.* 2011). V ideálním případě by měly být nejprve určeny elevační gradienty hodnot stabilních izotopů v potravě studovaných druhů, aby bylo možné co nejpřesněji stanovit předpokládanou hodnotu pro danou nadmořskou výšku (Hobson *et al.* 2003).

Znalost koncentrací jednotlivých izotopů je z většiny oblastí nedostatečná, jejich množství se také může měnit v závislosti na aktuálních lokálních podmínkách (Hobson *et al.* 2003, Klvaňa 2008b, Hardesty a Fraser 2010). Pro nejlepší stanovení původu migrujících živočichů pomocí stabilních izotopů bude také nejprve nutno dobře zmapovat ukládání stabilních izotopů do tkání (Hobson 1999).

Altitudinální migrace je možno sledovat pomocí pozorovaných změn v početnosti nebo odchytů do sítí v různých nadmořských výškách. Tato metoda ovšem nezajišťuje správnost interpretace těchto změn, které mohou být vysvětleny i jinak než altitudinálními migracemi. V současné době se naopak zdá velmi spolehlivá metoda analýzy stabilních izotopů, podle které lze určit altitudinální pohyby jednoho jedince. Ovšem i tato metoda má svoje omezení – je nutné uvažovat zejména potravní strategii vzorkovaných jedinců, do budoucna bude také třeba zlepšit znalost koncentrací stabilních izotopů v jednotlivých oblastech.

7. Závěr

Altitudinální migrace jsou poměrně rozšířeným jevem u horských druhů živočichů, které během určité části roku migrují do nižších nadmořských výšek, aby se vyhnuly nepříznivému období. V oblastech mírného pásu toto nepříznivé období představuje zima, kdy jsou živočichové omezováni nízkými teplotami, sněhovou pokrývkou nebo nedostatkem potravy. V tropech pak altitudinální migrace určuje zejména střídání suchého a deštivého období. Tato dvě období mají výraznější projevy ve vyšších nadmořských výškách, kde ovlivňují především výskyt potravy.

Cílem mé práce bylo shrnout dosavadní poznatky o altitudinálních migracích a jejich evidenci u různých skupin živočichů. Tento typ migrací je znám u mnoha různých skupin živočichů, například u hmyzu, kopytníků, šelem nebo primátů. Tyto skupiny nebyly hlouběji studovány, má se však za to, že migrují právě v závislosti na sezónních odlišnostech v dostupnosti potravy a nepříznivému počasí během určitého období roku.

Migrační chování je obecně nejvíce prostudováno u ptáků. Stejně je tomu i v případě altitudinálních migrací. Naprostá většina studií těchto migrací pochází z tropické oblasti Jižní a Střední Ameriky. V této oblasti je naprostá většina altitudinálních migrantů frugivorních a nektarivorních. Jako možné vysvětlení tohoto jevu se nabízí skutečnost, že po vyhnízdění se ve vysokých oblastech vyskytuje méně plodů. Proto právě druhy, jejichž potrava je nutričně chudší než jiný typ potravy, mají větší pravděpodobnost, že budou muset na tuto dobu migrovat do míst, kde je potravy dostatek. Některé studie tedy vysvětlují altitudinální migrace právě jako důsledek nedostatku potravy ve vyšších nadmořských výškách po období následující po hnízdní sezóně. Podle novějších poznatků jsou tyto migrace u ptáků ovšem ovlivněny spíše srážkami. V druhé polovině roku, tedy mimo hnízdní období, spadne ve vysokých nadmořských výškách mnohem více srážek, což zhoršuje podmínky pro hledání potravy. Naproti tomu u netopýrů jsou altitudinální migrace nejspíše závislé na nízkých okolních teplotách.

Všechny druhy, u kterých byly pozorovány altitudinální migrace, patří mezi částečné migranty. To znamená, že nemigruje celá populace daného druhu, ale pouze někteří jedinci. U ptáků je výběr migrační strategie, tedy jestli budou migrovat nebo zůstanou, zřejmě závislý na velikosti a tělesné kondici jedince. Pravděpodobněji migrují menší jedinci, kteří mají relativně vyšší energetické nároky oproti větším jedincům, a to nezávisle na pohlaví. Za to u netopýrů je migrační strategie závislá na pohlaví. Do teplejších oblastí v nižších nadmořských výškách

migrují hlavně reprodukčně aktivní samice, které se musí vyhnout nízkým teplotám kvůli vývoji plodu a laktaci.

Poslední část práce je věnována možnostem studia altitudinálních migrací. Kromě tradiční metody kroužkování, jejíž hlavní nevýhoda spočívá v malém počtu zpětných odchytů, je možno využít i radiotelemetrii, avšak v poslední se době velmi rozvíjí metoda analýzy stabilních izotopů. Tato metoda je vhodná pro studium migrací na dlouhé vzdálenosti, ale především pro altitudinální migrace. Do budoucna je ale ještě potřeba zlepšit znalosti co se týče rozložení a poměrů jednotlivých stabilních izotopů na daném území.

Studium altitudinálních migrací je velmi důležité i z hlediska ochranné biologie. Druhy se často vyskytují na malém chráněném území během hnízdění, ke svému životu ale potřebují i jiné, mnohdy vzdálené habitaty, které už do chráněné oblasti nepatří. Proto je důležité porozumět celkovým potřebám těchto živočichů a chránit všechny habitaty, které během roku využívají.

Literatura

- Abu-Ashour, J. a H. Lee (1999) Transport of bacteria on sloping soil surfaces by runoff. *Environmental Toxicology*, 15, 149-153.
- Alerstam, T., A. Hedenström a S. Åkesson (2003) Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103, 247-260.
- Aublet, J.-F., M. Festa-Bianchet, D. Bergero a B. Bassano (2009) Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*) in summer. *Oecologia*, 159, 237-247.
- Barclay, R. M. R. (1991) Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behavior and energy demand. *The Journal of Animal Ecology*, 60, 165–178. V Cryan, P. M., M. A. Bogan a J. S. Altenbach (2000) Effect of elevation on distribution of female bats in the Black Hills, South Dakota. *Journal of Mammalogy*, 81, 719-725.
- Baryshnikov G. F. (2011) Pleistocene Felidae (Mammalia, Carnivora) from the Kudaro paleolithic cave sites in the Caucasus. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 315, 197–226.
- Beneš, J., M. Konvička, J. Dvořák, Z. Fric, Z. Havelda, A. Pavlíčko, V. Vrabec a Z. Weidenhoffer (editoři), (2002): Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I, II. SOM, Praha.
- Berthold, P. (1999) A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. *Ostrich*, 70, 1-11.
- Berthold, P. (2001) Bird migration: a novel theory for the evolution, the control and the adaptability of bird migration. *Journal Fur Ornithologie*, 142, 148-159.
- Bell, C. P. (2000) Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography. *Journal of Avian Biology*, 31, 258-265.
- Belthoff, J. R. a S.A. Gauthreaux (1991) Partial migration and differential winter distribution of house finches in the eastern United States. *Condor*, 93, 374-382.
- Bisson, I.-A., K. Safi a R. A. Holland (2009) Evidence for Repeated Independent Evolution of Migration in the Largest Family of Bats. *Plos One*, 4, 1-6.
- Black, J. M., A. P. Marshall, A. Gilburn, N. Santos, H. Hoshide, J. Medeiros, J. Mello, C. N. Hodges a L. Katahira (1997) Survival, movements, and breeding of released Hawaiian geese: An assessment of the reintroduction program. *Journal of Wildlife Management*, 61, 1161-1173.
- Blake, J. G. a B. A. Loiselle (1991) Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa-Rica. *Auk*, 108, 114-130.
- (2002) Manakins (Pipridae) in second-growth and old-growth forests: Patterns of habitat use, movement, and survival. *Auk*, 119, 132-148.
- Bollens, S. M. a B. W. Frost (1989) Predator-induced diet vertical migration in a planktonic copepod. *Journal of Plankton Research*, 11: 1047-1065.
- Borras, A., J. C. Senar, F. Alba-Sanchez, J. A. Lopez-Saez, J. Cabrera, X. Colome, a T. Cabrera (2010) Citril finches during the winter: patterns of distribution, the role of pines and implications for the conservation of the species. *Animal Biodiversity and Conservation*, 33, 89-115.
- Boyle, W. A. (2008a) Can variation in risk of nest predation explain altitudinal migration in tropical birds? *Oecologia*, 155, 397-403.
- (2008b) Partial migration in birds: tests of three hypotheses in a tropical lekking frugivore. *Journal of Animal Ecology*, 77, 1122-1128.
- (2010) Does food abundance explain altitudinal migration in a tropical frugivorous bird? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 88, 204-213.
- (2011) Short-distance partial migration of Neotropical birds: a community-level test of the foraging limitation hypothesis. *Oikos*, 120, 1803-1816.
- Boyle, W. A. a C. J. Conway (2007) Why migrate? A test of the evolutionary precursor hypothesis. *American Naturalist*, 169, 344-359.

- Boyle, W. A., D. R. Norris a C. G. Guglielmo (2010) Storms drive altitudinal migration in a tropical bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 2511-2519.
- Boyle, W. A., C. J. Conway a J. L. Bronstein (2011a) Why do some, but not all, tropical birds migrate? A comparative study of diet breadth and fruit preference. *Evolutionary Ecology*, 25, 219-236.
- Boyle, W. A., C. G. Guglielmo, K. A. Hobson a D. R. Norris (2011b) Lekking birds in a tropical forest forego sex for migration. *Biology Letters*, 7, 661-663.
- Buij, R., S. A. Wich, A. H. Lubis a E. H. M. Sterck (2002) Seasonal movements in the Sumatran orangutan (*Pongo pygmaeus abelii*) and consequences for conservation. *Biological Conservation*, 107, 83-87
- Burgess, N. D. a C. O. F. Mlingwa (2000) Evidence for altitudinal migration of forest birds between montane Eastern Arc and lowland forests in East Africa. *Ostrich*, 71, 184-190.
- Cárdenas, R. E., N. Hernandez-L, A. R. Barragan a O. Dangles (2013) Differences in Morphometry and Activity among Tabanid Fly Assemblages in an Andean Tropical Montane Cloud Forest: Indication of Altitudinal Migration? *Biotropica*, 45, 63-72.
- Carey, C. (Editor). 1996. Avian energetics and nutritional ecology. Chapman and Hall, New York. V Boyle, W. A. (2010) Does food abundance explain altitudinal migration in a tropical frugivorous bird? *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 88, 204-213.
- Catry, P., Campos, A., Almada, V. a Cresswell, W. (2004) Winter segregation of migrant European robins *Erithacus rubecula* in relation to sex, age and size. *Journal of Avian Biology*, 35, 204-209.
- Cepák J., P. Klvaňa, J. Škopek, L. Schröpfer, M. Jelínek, D. Hořák, J. Formánek, J. Zárýbnický (eds.) (2008) Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventinum, Praha.
- Cox, G. W. (1985) The Evolution of avian migration systems between temperate and tropical regions of the new world. *American Naturalist*, 126, 451-474.
- Cryan, P. M., M. A. Bogan a J. S. Altenbach (2000) Effect of elevation on distribution of female bats in the Black Hills, South Dakota. *Journal of Mammalogy*, 81, 719-725.
- Cushing, D. H. (1951) The vertical migration of planktonic crustacea. *Biological Reviews of The Cambridge Philosophical Society*, 26: 158-192.
- Dinerstein, H. L. (1986) Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa-Rican cloud forest. *Biotropica*, 18, 307-318.
- Dingle, H. (2006) Animal migration: is there a common migratory syndrome? *Journal of Ornithology*, 147, 212-220.
- Dingle, H. a V. A. Drake (2007). What is migration? *BioScience*, 57, 113-121.
- Erzberger, A., A. G. Popa-Lisseanu, G. U. C. Lehmann a C. C. Voigt (2011) Potential and limits in detecting altitudinal movements of bats using stable hydrogen isotope ratios of fur keratin. *Acta Chiropterologica*, 13, 431-438.
- Esbérard, C. E. L., I. P. de Lima, P. H. Nobre, S. L. Althoff, T. Jordao-Nogueira, D. Dias, F. Carvalho, M. E. Fabian, M. L. Sekiama a A. S. Sobrinho (2011) Evidence of vertical migration in the Ipanema bat *Pygoderma bilabiatum* (Chiroptera: Phyllostomidae: Stenodermatinae). *Zoologia*, 28, 717-724.
- Farner, D. S. (1955) The annual stimulus for migration: experimental and physiologic aspects. Pp. 198-237 V Recent Studies of avian biology (A. Wolfson, Ed.). Urbana, Univ. Illinois Press. v Rabenold a Rabenold (1985).
- Fenton, M. B., C. G. V. Dejong, G. P. Bell, D. B. Campbell a M. Laplante (1980) Distribution, parturition dates, and feeding of bats in South-central British-Columbia. *Canadian Field-Naturalist*, 94, 416-420.
- Fleming, T. H. a P. Eby (2003) Ecology og bat migration. In: Kunz T. H., Fenton M. B. eds. Bat ecology, Chicago: University of Chicago Press. 156-208.
- Fraser, K. C., T. K. Kyser a L. M. Ratcliffe (2008) Detecting altitudinal migration events in neotropical birds using stable isotopes. *Biotropica*, 40, 269-272.
- Fraser, K. C., A. W. Diamond a L. Chavarría (2010) Evidence of altitudinal moult-migration in a Central American hummingbird, *Amazilia cyanura*. *Journal of Tropical ecology*, 26, 645-648.

- Gillis, E. A., D. J. Green, H. A. Middleton a C. A. Morrissey (2008) Life history correlates of alternative migratory strategies in American Dippers. *Ecology*, 89, 1687-1695.
- Grachev, Y. A. (1974) Bears – Their biology nad management - Distribution and Quantity of Brown Bears in Kazakhstan, Third International Conference on Bears, Paper 27, pp. 299-300.
- Grindal, S. D., T. S. Collard, R. M. Brigham a R. M. R. Barclay (1992) The influence of precipitation on reproduction by Myotis bats in British-Columbia. *American Midland Naturalist*, 128, 339-344.
- Grindal, S. D., J. L. Morissette a R. M. Brigham (1999) Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 972- 977.
- Gutierrez, A., S. V. Rojas-Nossa a F. G. Stiles (2004) Annual dynamics of hummingbird-flower interactions in high Andean ecosystems. *Ornitologia Neotropical*, 15, 205-213.
- Haber, W. A. a R. D. Stevenson, (2004). Diversity, migration, and conservation of butterflies in northern Costa Rica. – In: Frankie, G. W. et al. (eds), Biodiversity conservation in Costa Rica: learning the lessons in a seasonal dry forest. Univ. of California Press, pp. 99 – 114.
- Hardesty, J. L. a K. C. Fraser (2010) Using deuterium to examine altitudinal migration by Andean birds. *Journal of Field Ornithology*, 81, 83-91.
- Hebert, D. M. (1973) Ph.D. thesis Altitudinal migration as a factor in the nutrition of bighorn sheep.
- Henry, P.-Y. (2011) Differential migration in the polygynandrous Alpine Accentor *Prunella collaris*. *Bird Study*, 58, 160-170.
- Hess, S. C., C. R. Leopold, K. Misajon, D. Hu a J. J. Jeffrey (2012) Restoration of movement patterns of the Hawaiian Goose. *Wilson Journal of Ornithology*, 124, 478-486.
- Hobson, K. A., L. I. Wassenaar, B. Mila, I. Lovette, C. Dingle a T. B. Smith (2003) Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in an Ecuadorean hummingbird community. *Oecologia*, 136, 302-308.
- Hobson, K. A. (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120, 314-326.
- Hobson, K. A. (2005) Stable isotopes and the determination of avian migratory connectivity and seasonal interactions. *The Auk*, 122, 1037-1048.
- Hoying, K. M. a T. H. Kunz (1998) Variation in size at birth and post-natal growth in the insectivorous bat *Pipistrellus subflavus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Journal of Zoology*, 245, 15-27.
- Chang, Y.-M., K. A. Hatch, H. L. Wei, H. W. Yuan, C. F. You, D. Eggett, Y. H. Tu, Y. L. Lin, H. J. Shiu (2011) Stable nitrogen and carbon isotopes may not be good indicators of altitudinal distribution of montane Passerines. *Wilson Journal of Ornithology*, 123, 33-47.
- Chapman, B. B., C. Bronmark, J. A. Nilsson a L. A. Hansson (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120, 1764-1775.
- Chaves-Campos, J. (2003) Changes in abundance of Crested Guan (*Penelope purpurascens*) and Black Guan (*Chamaepetes unicolor*) along an altitudinal gradient in Costa Rica. *Ornitologia Neotropical* 14, 195-200.
- Chaves-Campos, J. (2004) Elevational movements of large frugivorous birds and temporal variation in abundance of fruits along an elevational gradient. *Ornitologia Neotropical*, 15, 433-445.
- Chaves-Campos, J., J. E. Arevalo a M. Araya (2003) Altitudinal movements and conservation of bare-necked Umbrellabird *Cephalopterus glabricollis* of the Tilaran Mountains, Costa Rica. *Bird Conservation International*, 13, 45-58.
- Chesser, R. T., and D. J. Levey. (1998) Austral migrants and the evolution of migration in New World birds: diet, habitat, and migration revisited. *American Naturalist* 152, 311–319.
- Jahn, A. E., D. J. Levey, J. A. Hostetler a A. M. Mamani (2010a) Determinants of partial bird migration in the Amazon Basin. *Journal of Animal Ecology*, 79, 983-992.
- Jahn, A. E., D. J. Levey, A. M. Mamani, M. Saldias, A. Alcoba, M. J. Ledezma, B. Flores, J. Q. Vidoz a F. Hilarion (2010b) Seasonal differences in rainfall, food availability, and the foraging behavior of Tropical Kingbirds in the southern Amazon Basin. *Journal of Field Ornithology*, 81, 340-348.

- Jenkins, K.D. a D.A. Cristol, (2002) Evidence of differential migration by sex in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *Auk*, 119, 539–543.
- Kestenholz, M. (ed.) (2007) Bird Ringing for Science and Conservation. EURING - The European Union for Bird Ringing. Abächerli Druck AG, Sarnen.
- Ketterson, E.D. a V. Jr. Nolan, (1976) Geographic variation and its climatic correlates in sex-ratio of eastern wintering dark-eyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*). *Ecology*, 57, 679–693.
- Klvaňa, P. (2008a) Kroužkování ptáků. Str. 18-19. V Cepák J., P. Klvaňa, J. Škopek, L. Schröpfer, M. Jelínek, D. Hořák, J. Formánek, J. Zárybnický (eds.) (2008) Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventinum, Praha.
- Klvaňa, P. (2008b) Další metody výzkumu migrace. Str. 20-21. V Cepák J., P. Klvaňa, J. Škopek, L. Schröpfer, M. Jelínek, D. Hořák, J. Formánek, J. Zárybnický (eds.) (2008) Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. Aventinum, Praha.
- Körner, Ch., G. D. Farquhar a S. C. Wong (1991) Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 88, 30-40.
- Kricher J. (2011) Tropical ecology. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Kreft, S. (2004) The Fourth Dimension: An overview of Altitudinal Migration, *Migratory Species: linking Ecosystems and Disciplines, Workshop on behalf of the 25th anniversary of the Bonn Convention*, 145 – 155.
- Larsen, T. H. (2012) Upslope Range Shifts of Andean Dung Beetles in Response to Deforestation: Compounding and Confounding Effects of Microclimatic Change. *Biotropica*, 44, 82-89.
- Levey, D. J. (1988) Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58, 251-269.
- Levey, D. J. a F. G. Stiles (1992) Evolutionary precursors of long-distance migration – resource availability and movement patterns in Neotropical landbird. *American Naturalist*, 140, 447-476.
- Loiselle, B. A. a J. G. Blake (1991) Temporal variation in birds and fruit along an elevational gradient in Costa-Rica. *Ecology*, 72, 180-193.
- Lundberg, P. (1988) The Evolution of partial migration in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 3, 172-175.
- Mackas, R.H., D. J. Green, I. B. J. Whitehorne, E. N. Fairhurst, H. A. Middleton a C. A. Morrissey (2010) Altitudinal migration in American Dippers (*Cinclus mexicanus*): Do migrants produce higher quality offspring? *Canadian Journal of Zoology*, 88, 369-377.
- Masrahi, Y. S., A. A. Al-Huqail, T. A. Al-Turki a O. H. Sayed (2011) Differential Altitudinal Distribution and Diversity of Plants with Different Photosynthetic Pathways in Arid Southern Saudi Arabia. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 5, 36-43.
- Mello, M. A. R., E. K. V. Kalko a W. R. Silva (2008) Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic forest. *Journal of Mammalogy*, 89, 485-492.
- Mello, M. A. R., E. K. V. Kalko a W. R. Silva (2009) Ambient temperature is more important than food availability in explaining reproductive timing of the bat *Sturnira lilium* (Mammalia: Chiroptera) in a montane Atlantic Forest. *Canadian Journal of Zoology*, 87, 239-245.
- Middleton, H. A., C. A. Morrissey a D. J. Green (2006) Breeding territory fidelity in a partial migrant, the American dipper *Cinclus mexicanus*. *Journal of avian biology*, 37, 169-178.
- Mouritsen, H., R. Derbyshire, J. Stalleicken, O. Ø. Mouritsen, B. J. Frost a D. R. Norris (2013) An experimental displacement and over 50 years of tag-recoveries show that monarch butterflies are not true navigators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 7348-7353.
- Murillo, L. R. a K. Nishida (2002) Life history of *Manataria maculata* (Lepidoptera: Satyrinae) from Costa Rica. *Revista biológica tropical*, 51, 463-469.
- Neubaum, D. J., T. J. O'Shea a K. R. Wilson (2006) Autumn migration and selection of rock crevices as hibernacula by big brown bats in Colorado. *Journal of Mammalogy*, 87, 470-479.
- Newton, I. (2008) The Migration ecology of birds. Academic Press, London.

- Newton, I. (2012) Obligate and facultative migration in birds: ecological aspects. *Journal of Ornithology*, 153, S171-S180.
- Ogonowski, M. S. a C. J. Conway (2009) Migratory decisions in birds: extent of genetic versus environmental control. *Oecologia*, 161, 199-207.
- Papes, M., A. T. Peterson a G. V. N. Powell (2012) Vegetation dynamics and avian seasonal migration: clues from remotely sensed vegetation indices and ecological niche modelling. *Journal of Biogeography*, 39, 652-664.
- Poage, M. A. a C. P. Chamberlain (2001) Empirical relationships between elevation and the stable isotope composition of precipitation and surface waters: Considerations for studies of paleoelevation change. *American Journal of Science*, 301, 1-15.
- Powell, G. V. N. a R. Bjork (1995) Implications of intratropical migration on reserve design – a case-study using *Pharomachrus mocinno*. *Conservation Biology*, 9, 354-362.
- Powell, G. V. N. a R. D. Bjork (2004) Habitat linkages and the conservation of tropical Biodiversity as indicated by seasonal migrations of three-wattled bellbirds. *Conservation Biology*, 18, 500-509.
- Rabenold K. N. a P. P. Rabenold (1985) Variation in Altitudinal Migration, Winter Segregation, and Site Tenacity in Two Subspecies of Dark-Eyed Juncos in the Southern Appalachians. *Auk*, 102,805-819.
- Ramos, A. M., L. A. R. Santos a L. T. G. Fortes (2009) Normais Climatológicas do Brasil 1961-1990. Brasília, Instituto Nacional de Meteorologia, 465p. V Esbérard, C. E. L., I. P. de Lima, P. H. Nobre, S. L. Althoff, T. Jordao-Nogueira, D. Dias, F. Carvalho, M. E. Fabian, M. L. Sekiama a A. S. Sobrinho (2011) Evidence of vertical migration in the Ipanema bat *Pygoderma bilabiatum* (Chiroptera: Phyllostomidae: Stenodermatinae). *Zoologia*, 28, 717-724.
- Rappole, H. J. a P. Jones (2002) Evolution of old and new world migration systems. *Ardea*, 90, 525-537.
- Rice, C. G. (2008) Seasonal Altitudinal Movements of Mountain Goats. *Journal of Wildlife Management*, 72, 1706-1716.
- Romero, L. M., J. M. Reed a J. C. Wingfield (2000) Effects of Weather on Corticosterone Responses in Wild Free-Living Passerine Birds. *General and Comparative Endocrinology*, 118, 113-122.
- Rosselli, L. (1994) The annual cycle of the Whiteruffed Manakin *Corapipo leucorrhoea*, a tropical frugivorous altitudinal migrant, and its food plants. *Bird Conservation International*, 4, 143– 160.
- Rubenstein, D. R. a K. A. Hobson (2004) From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 256-263.
- Russell, A. P., A. M. Bauer a M. K. Johnson (2005) Migration in amphibians and reptiles: an overview of patterns and orientation mechanisms in relation to life history strategies. *Migration of organisms*. Springer Berlin Heidelberg, 151-203.
- Saniga, M. (1995a) Seasonal distribution, habitat, and territory of Wallcreeper (*Tichodroma muraria*) in the Velka Fatra mountains (west Carpathians). *Biologia*, 2, 195-202.
- Saniga, M. (1995b) Seasonal distribution, altitudinal and horizontal migration of Wallcreeper (*tichodroma muraria*) in the Mala Fatra mountains, Slovak Carpathians. *Folia zoologica*, 44, 237-246.
- Sarmiento, G. (1986) Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds): High Altitude Tropical Biogeography, Oxford University Press, Oxford, pp. 11-45.
- Sekercioglu, C. H. (2010) Partial migration in tropical birds: the frontier of movement ecology. *Journal of Animal Ecology*, 79, 933-936.
- Schulze, E.-D., E. Beck a K. Müller-Hohenstein (2005) Plant Ecology, Springer, Berlin.
- Schuur, E. A. G. a P. A. Matson (2001) Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia*, 128, 431-442.
- Solorzano, S., S. Castillo, T. Valverde a L. Avila (2000) Quetzal abundance in relation to fruit availability in a cloud forest in southeastern Mexico. *Biotropica*, 32, 523-532.

- Stevenson, R. D. a W. A. Haber (2000) *Manataria maculata* (Nymphalidae: Satyrinae). pp 119-120. In N. M. Nadkarni a N. T. Wheelwright (eds.) *Monteverde: Ecology and conservation of a tropical cloud forest*. Oxford University, New York. 573 p.
- Stiles, F. G. (1980) The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122, 322-343.
- Stouffer, P.C. a Dwyer, G.M. (2003) Sex-biased winter distribution and timing of migration of Hermit Thrushes (*Catharus guttatus*) in Eastern North America. *Auk*, 120, 836–847.
- Tieszen, L. L., M. M. Senyimba a S. K. Imbamba (1979) Distribution of C3-grass and C4-grass and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia*, 37, 337-350.
- Troughton, J. H. a K. A. Card (1975) Temperature effects on the carbon-isotope ratio of C₃, C₄ and crassulacean-acid-metabolism (CAM) plants. *Planta*, 123, 185-190.
- Wheelwright, N. T. (1983) Fruits and the ecology of Resplendent Quetzals. *Auk*, 100, 286-301.
- Wright, D. D. (2005) Diet, keystone resources and altitudinal movement of dwarf cassowaries in relation to fruiting phenology in a Papua New Guinean rainforest. *Tropical Fruits and Frugivores: The Search for Strong Interactors*, 205-236.
- Zanatta, S. A., Torres-Orozco, R., Zavala-Hurtado, J. A. a M. A. Perez-Hernandez (2007) Plankton rotifers from a tropical lake:differences in distribution and migration patterns in two missing events, with similar abiotic conditions. *Hidrobiologica*, 17, 1-10.