Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie

Sezonalita reprodukce tropických ptáků

Seasonality in reproduction of tropical birds

Bakalářská práce

Vojtěch Kačírek

Školitel: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení:

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

V Praze, 14. 08. 2015

Podpis Vojtěch Kačírek

Abstrakt (CZ)

Cílem této práce je shrnout poznatky o sezonalitě reprodukce tropických ptáků. Práce zahrnuje charakteristiku jednotlivých tropických prostředí a jejich změny v abiotických podmínkách se zaměřením na otázku, v jakém slova smyslu jsou tropy asezónní a v jakém nikoliv. Součástí práce je přehled metodik pro sběr dat při terénních výzkumech zaměřených na sledování reprodukce u ptáků. Hlavní částí práce je porovnání rozdílů mezi biogeografickými oblastmi, regiony a jejich podněty, které nejčastěji vedou k vytváření sezónních reprodukcí, s následným porovnáním u jednotlivých funkčních skupin ptáků (potravní guildy).

Klíčová slova: tropy, ptáci, životní strategie, rozmnožování, sezonalita, proximátní a ultimátní příčiny, hormony, délka dne, klima, potravní zdroje

Abstrakt (EN)

The aim of of this paper is to summarize the knowledge of reproduction seasonality of tropical birds. Work includes characteristics of individual tropical environment and changes in abiotic conditions, focusing on the question, in what sense are tropics aseasonal and what is not. The work includes an overview of methodologies for collecting data during field research focused on monitoring reproduction in birds. The main part of this work is to compare the differences between biogeographic regions, regions and their stimuli, which most commonly lead to the creation of seasonal reproduction, followed by a comparison of individual functional groups of birds (food guilds).

Key words: tropics, birds, life-history, reproduction, seasonality, proximate and ultimate control, hormones, day length, climate, diet supply

Na tomto místě bych chtěl poděkovat několika lidem, díky kterým tato práce mohla vzniknout. V první řadě chci poděkovat svému školiteli Ondřeji Sedláčkovi za jeho rady a pomoc s psaním této práce, a především také za jeho trpělivost. Chci zde poděkovat i svým rodičům, bez jejichž podpory by moje studium nejspíš nebylo možné. A nakonec bych rád poděkoval svému dědovi, který mě stejně jako bezpočet svých studentů dokázal nadchnout pro biologii a všechny její aspekty. Díky Vám všem!

Obsah

Abstrakt 2
Abstract 3
Obsah 5
Úvod 6
1 Tropy jako (a)sezónní prostředí 7
2 Metody sledování reprodukce ptáků v tropech 9
3 Důkazy o sezonalitě hnízdění ptáků v tropech 11
3.1 Vliv sezonality potravních zdrojů na reprodukci ptáků 15
3.1.1 Sezonalita plodů 16
3.1.2 Sezonalita bezobratlých 20
4 Načasování reprodukce tropických ptáků 22
5 Závěr 27
6 Použitá literatura 29

Úvod

Sezonalita a střídání ročních období jsou všeobecně spojovány převážně s temperátními zónami. Studium reakce organismů na různou míru sezonality prostředí je velmi důležité pro pochopení fenoménů jako jsou například migrace, načasování reprodukce, velikosti snůšek či vrhů, rozložení celoživotního reprodukčního úsilí, mimopárové paternity, celoroční či sezónní teritorialita apod. V temperátních zónách dochází k významnějším periodicitám sledujícím výrazné kolísání v teplotě, případně množství srážek. Naopak tropické podnebné pásy a prostředí jsou obecně považovány za klimaticky stabilnější, nedochází zde k významnějším teplotním výkyvům a tím pádem výskytu nejnápadnějších fenoménů sezonality chování živočichů jako jsou načasování reprodukce do nejpříznivějšího období během roku, synchronizace druhů a společenstev, migrační chování. Předpokladem je, že v takto klimaticky stabilním prostředí je dostatek potravy po celý rok, případně nedochází k významným fyziologickým omezením pro přežití a růst, proto organismy nemusejí odpovídat tak výrazně jako v temperátních zónách. Na rozdíl od temperátu, kdy je reprodukce načasovaná jen na jedno konkrétní období, by reprodukce měla být rovnoměrněji rozložena do celého roku. Při podrobnějším pohledu na většinu typů tropických prostředí se ovšem ukazuje, že často vykazují sezónní fluktuaci v abiotických podmínkách, především ve srážkách, což může mít za následek i rozdíly v dostatku potravy, vody (nedostatek, nebo naopak přebytek) a prostředí. Otázky jsou tedy následující - Je skutečně tropické prostředí a jeho organismy nesezónní? A případně do jaké míry ve srovnání s temperátní zónou? Existují důkazy o tropické sezonalitě podobající se změnám sezón v temperátních zónách? Zdá se, že ano. V poslední době se ukazuje, že většina tropických organismů reaguje na sezónní změny v abiotických i biotických podmínkách, které nejsou na první pohled tak zřetelné, jako v prostředí mimotropickém. A to právě tak, že načasují reprodukci do nejoptimálnějšího období roku, podobně jako se to děje v temperátních zónách. Pro shrnutí poznatků o sezonalitě tropů se ve své práci soustředím na ptáky jako modelové organismy s maximem druhové diverzity v tropech. O jejich proximátních či ultimátních mechanismech načasování reprodukce v tropech získáváme v poslední době nové poznatky, přesto jsou dosud velmi kusé a neutříděné. Konkrétní cíle mé bakalářské práce jsou: (1) Shrnout poznatky o sezonalitě reprodukce ptáků v tropech, (2) porovnat rozdíly mezi jednotlivými biomy a biogeografickými oblastmi a regiony, (3) zjistit nejčastější příčiny sezónní reprodukce a (4) jejich prediktabilitu, (5) porovnat tyto příčiny a zjistit rozdíly mezi jednotlivými funkčními skupinami (potravními guildami).

1 Tropy jako (a)sezónní prostředí

Tropy jsou obecně považovány za mnohem méně sezónní prostředí, než jsou oblasti temperátní zóny (Hau et al., 2008). Je nutné se na tento výrok zaměřit a shrnout v jakém slova smyslu tomu tak je a v jakém nikoliv.

V temperátu především dochází ke střídání ročních období se značnou změnou teplot. Tyto změny teplot bývají doprovázeny někdy i drastickou změnou podoby daného prostředí, například synchronní opad olistění, tvorba sněhových přeháněk, zamrzání vodních zdrojů apod. Takovéto změny doprovázející značnou změnou teplot v tropech nepozorujeme.

Uveďme několik ilustrativních příkladů. V Danum v Sabatu (Malajsie), je rozdíl mezi nejvyšší denní teplotou a nejvyšší noční teplotou 8-9°C, kdežto rozdíl mezi průměrnou teplotou nejteplejšího a nejstudenějšího měsíce je méně než 2°C (Walsh and Newbery, 1999). Ve vyšších nadmořských výškách zde dochází k poklesu teplot, avšak nebyl zjištěn jakýkoliv nárůst v její sezonalitě.

Jiným příkladem jsou změny teplot ve vysokých nadmořských výškách. Na Mt. Wilhelm na Papue Nové Guineji je průměrná teplota 5°C ve 4000 m. n. m. a sezónní rozdíly jsou zcela minimální. Každý den vystoupá teplota lehce nad 10°C a během každé noci padá téměř k 0°C (Hnatiuk et al., 1976).V tomto případě se jedná o stabilní abiotický faktor, který nevykazuje jakoukoliv výraznější sezonalitu.

Dalším abiotickým faktorem, který vykazuje variabilitu podél zeměpisné šířky, je délka světelného dne (fotoperioda). Čím blíže se nacházíme k rovníku, tím se vyrovnává poměr dnu a noci a tím tedy i poměr světla za den. Fotoperioda pak zůstává víceméně konstantní během roku. Tento faktor bývá mnohdy klíčový pro správné načasování reprodukce (nejen) ptáků v temperátních zónách (Sharp, 2005) a v tropech pak musí ptáci používat jiné spouštěče k načasování hnízdění (Goymann et al., 2012).

Ne všechny abiotické faktory jsou ovšem stabilní během roku. V tropech dochází především k velmi významným fluktuacím srážek. Tyto fluktuace v různých mírách ovlivňují období sucha a dešťů. Tyto dvě období se od sebe liší především v množství napadaných srážek a celkové vlhkosti ovzduší (Wright, 2002).

V tropických typech prostředí může mít změna v abiotických faktorech různou podobu. Nejenom v rozdílu mezi různými biomy (savana-tropický deštný les-tropický suchý les), ale i

mezi stejnými typy (tropické lesy v Panamě x Amazonii; Primack and Corlett, 2005). Tyto abiotické faktory mohou mít i rozdílné vlivy na sezonalitu reprodukce jednotlivých společenstev. Tato práce se především zaměřuje na savany a tropické deštné a horské mlžné lesy.

Tropické deštné lesy jsou vysoké, stálezelené lesy se zapojeným korunovým patrem a výraznou vertikální strukturovaností. Vytvářejí přirozenou vegetaci vlhkých tropů, kde je klima vždy teplé a období sucha bývají kratší, případně mohou zcela chybět (Primack and Corlett, 2005). Tropické deštné lesy se mohou vyskytovat od nížin do horských poloh, jednotlivé nadmořské výšky však hostí různé typy lesů, co se týče struktury, výšky, zápoje i druhové bohatosti a složení stromové vegetace. Na vysokých horách ve vlhkých tropech se les rozprostírá až do výšky 4000 m. n. m., přičemž typický nížinný les je klasifikován zhruba do nadmořské výšky 900 až 1200 m. Nad touto výškou je les klasifikovaný jako horský či horský mlžný les, který se od toho nížinného liší v mnoha ekologických aspektech (Nadkarni and Wheelwright, 2000).

Savana je tropický biom, kde dominují traviny s roztroušenými, suchu odolnými stromy a keři (Bourliere and Hadley, 1983; Solbrig, 1996). Savana ve skutečnosti zahrnuje mnoho typů vegetačních formací, které se mohou lišit ve struktuře a funkci v prostředích s rozdílnými srážkami, typy zeminy, občasnými požáry a spásáním. Savany můžeme rozdělit do čtyř základních typů, které jsou založeny na klimatických a edafických faktorech (Sarmiento and Monasterio, 1975). Na jedné straně gradientu jsou polopouště, na druhém pak téměř zapojený les (*woodlands*). Množství srážek se mezi jednotlivými savanami může lišit, avšak shodné je, že v savanách dochází k silným obdobím dešťů s maximem, které střídá často dlouhé období sucha. Přes rok tedy dochází v savanách k velkým rozdílům, co se srážek týče a k malým výkyvům průměrných teplot, přičemž fluktuace teplot přes den bývají větší, než rozdíl průměrných teplot přes celý rok (Bourliere and Hadley, 1983; Solbrig, 1996). Ačkoliv savany nevykazují extrémní sezónní odstavení produktivity rostlin jako je tomu u temperátních travnatých zón, přesto dochází ke značným změnám produktivity během roku, které způsobují sezónní deště (Alberts et al., 2005). Proto je primárním cílem živočichů, žijících ve vysoce sezónním prostředí savan, najít dostatek potravy a vody během období sucha.

2 Metody sledování sezónní reprodukce u ptáků v tropech

Tato práce je primárně zaměřena na sezonalitu reprodukce tropických druhů ptáků. Zdrojová literatura zaměřená na toto téma bývá mnohdy odlišně zaměřená. Může se jednat například o práce zaměřené pouze na jeden faktor spojovaný se sezonalitou reprodukce jako je zdroj potravy (u jedné potravní gildy, dvou a více), o vliv predace či migrace na sezonalitu reprodukce apod. S tím souvisí i různá metodika sběru dat a výzkumu sezonality hnízdění.

Dřívější práce zaměřené na hnízdění tropických ptáků byly založené na pozorování hnízd s vajíčky či mláďaty (Moreau, 1950; Serle, 1981). Ačkoliv tato metoda pomáhá spolehlivě určit, zda jedinci reprodukují v danou dobu, jedná se o poněkud obtížnou metodiku, která je zvláště v tropech spíše ojedinělá (Moreau, 1950) .

Příkladem takového sběru dat může být práce Serle, (1981), v nížinných a horských lesích v Západním Kamerunu. Práce byla zaměřená na určení přesné doby, kdy ptáci z dané lokality snášejí vejce. Jako stěžejní považuje autor zaznamenání hnízd s vejci či mláďaty (u krmivých ptáků) a pozorování vajec či částečně odrostlých mláďat (u nekrmivých). Autor také zmiňuje několik dalších používaných metod či indikátorů hnízdění, tyto metody však považuje za nepřesné. Jedná se například o velikost gonád, osifikaci lebky u mladých jedinců, juvenilní opeření, svatební opeření a svatební tance, stavba hnízda a páření (Serle, 1981).

Hlavní z používaných metod sběru dat a určování nepřímých ukazatelů hnízdní aktivity je odchyt jedinců do nárazových sítí s následným zaměřením na určování přítomnosti hnízdních nažin.

U většiny skupin ptáků dochází krátce před inkubací vajec k pelichání prachového peří v oblasti břicha. To společně s postupnou vaskularizací této oblasti vytváří hnízdní nažinu, která pomáhá při přenosu tepla z inkubujícího jedince na vejce (Bailey, 1952).

Právě přítomnost hnízdních nažin pomáhá určit období rozmnožování a hnízdění. Pro posouzení fáze výskytu hnízdních nažin je většinou vybrán několikastupňový systém.

Cox et al. (2013) použili například šestistupňový systém použitý při výzkumu sezonality hnízdění savanových ptáků v Západní Africe (Cox et al., 2013): 0 – žádná hnízdní nažina, 1 – formování nažiny, 2 – prsa a břicho bez peří, evidentní vrásky na kůži a známky otékání, 3 – kůže břicha matná, široké oteklé vrásky, 4 – kůže vykazuje tenké vrásnění, již bez otoků, 5 – opětovné nabývání peří (Redfern, 2010). Fáze 2-4 jsou obvykle během doby inkubace vajec a líhnutí, přičemž fáze 1 a 5 rovněž indikují období rozmnožování.

Dále je také určováno stáří daného jedince (pro zařazení do jednotlivých analýz, případně pro vyřazení, pokud jedinec nevyhovuje), převážně podle typu opeření. Určení je následující. Juvenilní – pokud měl odchycený jedince kompletní juvenilní opeření, bez jakéhokoliv adultního peří. Juvenilní peří je identifikováno dle barvy, případně tvaru či struktury. Takové peří bývá slabší a volnější než opeření dospělců, v některých případech i špičatější rýdovací pera nebo letky; nedospělý – pokud měl kombinaci juvenilního a adultního peří, případně pokud u jedince došlo k přepeření do subadultního opeření (například u drozda afrického *Turdus pelios*); dospělec (adultní jedinec) – pokud jedinec pozbyl veškeré juvenilní peří.

U většiny druhů lze celkem spolehlivě určit stáří podle charakteristiky peří. Juvenilní opeření zůstává pouze po relativně krátkou dobu, než postoupí do subadultního stavu. Pokud je jedinec chycen s juvenilním peřím, je možné u některých druhů zhruba určit počet dnů, kdy došlo k prvnímu opeření a následně dourčit i dobu vylíhnutí. Jedinci u kterých je velmi obtížné určit věk, bývají vyřazeni z analýz, stejně jako nedospělí, u kterých je předpokládáno, že ještě nejsou schopní páření (Cox et al., 2013).

Další možností jak sledovat sezonalitu reprodukce je sledovat migrační status a pohyby jednotlivých jedinců během sezón, například při studiích zaměřených na altitudiální migrace. Takto sledovaní jedinci se odchytí, okroužkují a na záda je jim připnut rádiotransmitér (Chaves-Campos et al., 2003; Powell and Bjork, 1995). Tyto vysílače bývají voděodolné a životnost baterií může být až 13 měsíců, což dovoluje sledovat pohyb jedince přes rok v rámci několika sezón. Pohyb ptáků je monitorován obvykle přenosným zařízením pro příjem signálů, přičemž dosah obdržených signálů se může lišit.

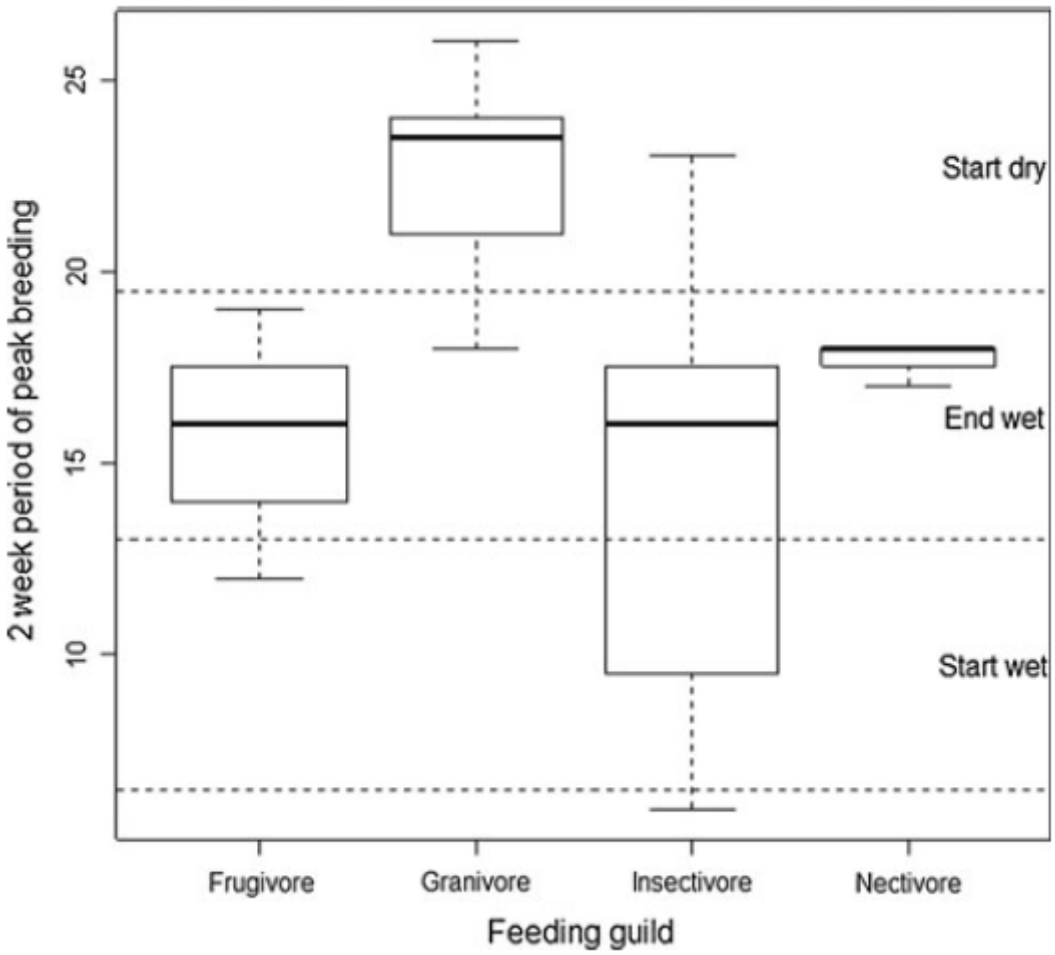
Ve výzkumu altitudiální migrace u vranuchy středoamerické (*Cephalopterus glabricollis)* radio-transmitér vážil zhruba 4,5 % jeho průměrné váhy (Chaves-Campos et al., 2003). Je důležité, aby zařízení bylo co nejmenší a nejlehčí, aby nenarušovalo denní fungování daného jedince a samo tak neovlivňovalo nasbíraná data. U takto monitorovaných ptáků je hlavním cílem zjistit jejich pohyb mezi sezónami v kontextu hnízdění. Radio-transmitéry pomáhají určit polohu během sezóny, což při znalostech o hnízdění umožňuje lépe hodnotit změny na které daný jedinec/druh reaguje. Například pokud je u druhu zjištěn změna prostředí, ale obě prostředí se vyznačují (v sezóně kdy zde daný druh pobývá) dostatkem potravy a hnízdění je zaznamenáno pouze v jedné sezóně, musí docházet k dalším reakcím na vlivy, které nejsou na první pohled tak patrné.

3 Důkazy o sezonalitě hnízdění ptáků v tropech

Vzhledem k rozdílným životním preferencím (například potravní, prostorové apod.) jednotlivých živočišných druhů, dochází k větší či menší synchronizaci společenstev. Pro přehlednost, bude rozepsáno několik studií zabývající se sezonalitou ať už na úrovni druhů či společenstev.

Práce Cox a kol. (2013) se zabývala reprodukcí v savanách v Nigérii. Během desetiletého výzkumu sledovali výskyt hnízdních nažin a relativní zastoupení juvenilních jedinců v populaci u sledovaných druhů ptáků. Jednalo se celkem o 25 menších druhů ptáků. Cílem bylo zjistit míru sezonality reprodukce. Výzkum by prováděn v Amurum Forest Reserve ve střední Nigérii kde je klima charakterizováno výskytem jednoho dlouhého období dešťů (duben- říjen). Odchyty ptáků byly prováděny pomocí nárazových sítí celý rok, avšak hlavním obdobím sběru dat byly čtrnáctidenní cykly na konci období sucha (březen-duben) a na konci období dešťů (říjen-listopad). U odchycených jedinců byl určen věk, pohlaví a následně byli rozděleni do jednotlivých potravních gild. Jednalo se primárně o zrnožravé, hmyzožravé a plodožravé ptáky. Při sbírání dat byl kladen důraz na určování hnízdních nažin s pomocí šestistupňového systému (uvedeno výše) a určování proporcí mláďat vůči dospělcům v populaci.

Při porovnávání nashromážděných dat vyšlo najevo, že dvě třetiny druhů (68%) byly schopné se rozmnožovat během všech sezón. U většiny druhů (98%) bylo možné určit výrazné vrcholy rozmnožování, většina jich měla vrchol v pozdním období dešťů a/nebo na začátku období sucha. Tyto vrcholy většinou korespondovaly s prediktabilním obdobím dešťů a potravní gildou jednotlivých druhů. Hmyzožraví a plodožraví vykazovali vrcholy během období dešťů, což zřejmě naznačuje jejich synchronizaci s hojností a dostupností preferované potravy (Poulin et al., 1992). Zrnožraví ptáci se rozmnožovali později s ohledem na srážky, většinou až na začátku období sucha, kdy je největší dostatek zrní (Crowley and Garnett, 1999)



Obr. 1: Rozdíly ve vrcholu hnízdění během dvoutýdenní periody a sezón (přerušovaná čára) u potravních guild 25 druhů savanových ptáků v Západní Africe (Cox et al., 2013)

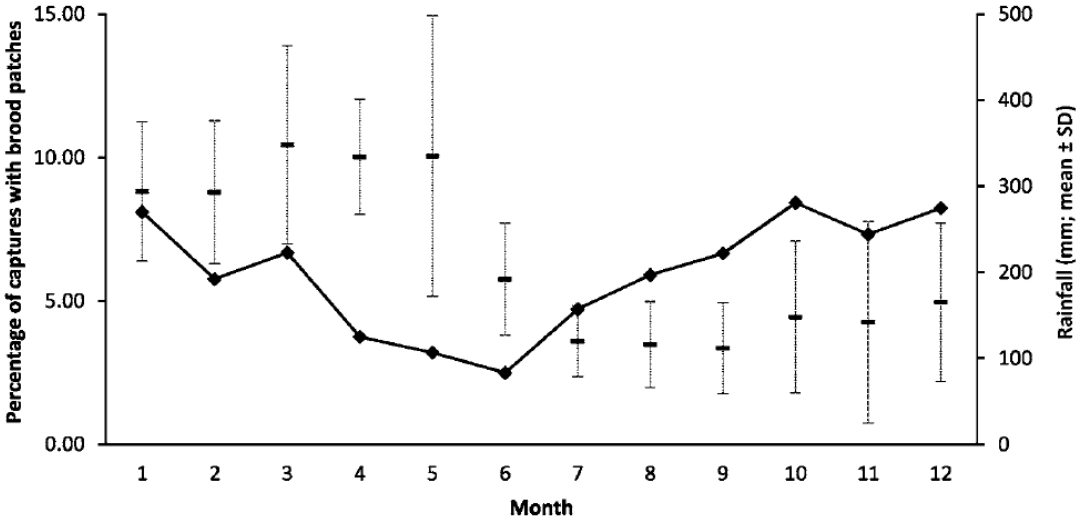
Dostatek potravy v tropickém prostředí převážně přímo souvisí s výskytem dešťů. Pokud jsou sezónní deště prediktabilní, lze předpokládat, že budou prediktabilní i sezóny se zvýšenou potravní dostupností. Ačkoliv je doba kdy se mohou ptáci rozmnožovat značně delší oproti mírnému pásu (Franklin et al., 1999), zvýšený výskyt potravy v prediktabilní periodě navyšuje šanci pro přežití potomků a proto je zde větší selektivní tlak pro načasování reprodukce právě během tohoto období (Cox et al., 2013). U jedinců, kteří byli schopni se rozmnožovat i mimo hlavní sezónu reprodukce, byl důvod připisován možnému sníženému riziku hladovění kvůli zvýšení lokálního dostatku potravy na některých menších lokalitách (Cox et al., 2013).

Autoři zjistili, že 21 druhů (95%) z celkových 22 druhů s dostatečným množstvím dat vykazovalo výraznou sezónní variabilitu v míře hnízdní aktivity. Pouze u bulbula zahradního (*Pycnonotus barbatus*) nebylo možné prokázat nijak výrazné známky sezónní reprodukce (Cox et al., 2013). U zbylých třech druhů z celkových 25, kde chyběly dostatečné vzorky pro analýzu výskytu hnízdních nažin, autoři zjistili, že se u těchto druhů objevuje výrazný sezónní rozdíl v poměrech potomků v populaci vůči odchyceným dospělcům. Z 15 druhů, pro které se podařilo získat dostatek dat, byla u 12 druhů zjištěna jak sezónní variace v hnízdních nažinách, tak v poměrech mláďat (Cox et al., 2013).

Další průkopnickou prací byl výzkum Stouffer a kol., (2013) prováděný v tropickém deštném lese poblíž města Manaus v Brazílii, sběr dat se odehrával po 17 let a jednalo se o něco přes 30 000 odchytů od celkem 104 druhů tropických ptáků.

Hlavní myšlenky projektu se zaměřovaly na to, kdy hnízdí ptáci pralesního podrostu, jak rozsáhlá je variace hnízdění v rámci sezonality srážek a zda se tyto sezónní modely sdílí u příbuzných druhů. Pro účely výzkumu byly vybrány pouze záznamy odchytů s poznamenaným výskytem (či absencí) hnízdních nažin.

Hnízdící ptáky bylo možné odchytnout prakticky po celý rok s největším výskytem v období od října do konce prosince (období sucha). V těchto měsících vykazovalo více než 7 % jedinců známky hnízdění (výskyt hnízdních nažin), což byl prakticky dvojnásobek z pozdního období dešťové sezóny. V období od dubna do června to bylo pod 4 % (Stouffer et al., 2013). Některé rody měly na rozdíl od většiny ostatních nejvyšší sezónní vrcholy v období dešťů (například *Galbulidae, Sclerurinae, Grallariidae,* a *Formicariidae*) (Stouffer et al., 2013). Výsledky tedy ukázaly, že největší poměr jedinců s hnízdní nažinou se vyskytuje v období od července do konce srpna. Avšak i u druhů, které vykazovaly silné sezónní vrcholy, se ukázalo, že jsou schopni hnízdit po celý rok či jeho převážnou část (Obr. 2).



Obr. 2: Roční průběh procent odchytů ptáků s hnízdní nažinou společně v návaznosti na množství ročních srážek (Stouffer et al., 2013)

V závěrečné diskuzi výzkumu byl zmíněn návrh pro možné budoucí výzkumy regulace reprodukce u tropických ptáků v Amazonii. Tyto regulace mohou zahrnovat roční časové cykly (e.g., Goymann et al., 2012), reakce na environmentální podněty (e.g., Hau et al., 2000a, 1998), energetické a fyziologické interakce s prodlouženým přepeřováním (e.g., Johnson et al., 2012) a další. Důvodem pro rozšíření výzkumů s následnými regulacemi reprodukce v Amazonii je nejenom možnost následného porovnání s temperátními zónami, ale i mezi jinými tropickými prostředími a druhy, které vykazují jiné sezónní vzorce (Stouffer et al., 2013).

Konkrétním případem těchto odlišných vzorců, které měl kolektiv Stouffer et.al., (2013) na mysli u chování skupin či druhů, může být následující porovnání. U čeledi *Formicariidae* byla kolektivem zjištěna preference pro hlavní sezónu reprodukce. Výsledky výzkumu korespondovaly s výzkumem v Panamě (Willis, 1967), který prokázal, že mravenčíkovcovití (*Formicariidae)* z daných oblastí mají taktéž preference v reprodukci především na jednu větší sezónu, avšak zde byl hlavní vrchol reprodukce posunutý na jiné měsíce, srpen-listopad (Willis and Oniki, 1972). Naopak výsledky z Ekvádoru (oblast Limoncocha), které porovnávaly konkrétní stejné druhy žijící i v Panamě (např. u mravenčíka dvoubarvého *Gymnopithys leucaspis*), ukázaly, že zde jsou dané druhy asezónní a nevykazují podobnost s jinými oblastmi (Tallman and Tallman, 1997).

Sezonalita reprodukce nemusí nutně souviset pouze s dostatkem potravy jakožto hlavním důvodem pro přežití potomků. Proto je třeba položit si otázku, jakou další výhodu má načasování reprodukce do určitého období roku? Skrz většinu Amazonie, období dešťových měsíců mají prediktabilně dvojnásob srážek než sušší měsíce v roce (Salati, 1985). Je tedy výhodnější reagovat na tyto sezónní změny a to nejen kvůli dostatku potravních zdrojů ale také pro omezení problémů spojených s větším výskytem dešťů, jako jsou příležitostné záplavy, které mohou zaplavit hnízdní nory, či silný déšť, který může rozmáčet otevřená hnízda.

Většina dosavadních prací zaměřující se na sezonalitu reprodukce u ptáků byla schopna přinejmenším prokázat její výskyt (případně určit i druhy, které jsou asezónní i přes jasnou sezonalitu prostředí, (Cox et al., 2013). I při prokázání sezonality reprodukce je velmi často upozorňováno na malé poznatky o jejím průběhu a především důvodech (Powell and Bjork, 1995). Prací zaměřených na sezonalitu reprodukce v tropech je nejen u ptáků, ale celkově stále velmi málo. Na závěru jednotlivých prací se velmi často stává, že je navrhnut postup se zaměřením na spojení či přidání dalších aspektů (které mohou mít vliv na sezonalitu reprodukce, Stouffer et al., 2013) pro budoucí výzkumy a práce.

3.1 Vliv sezonality potravních zdrojů na reprodukci ptáků

Jedna z hlavních hypotéz pro obecné vysvětlení migrace a hlavně migrace altitudiální je hypotéza reciproční variace v dostupnosti potravy (*reciprocal variation in food abundance*). Hlavní myšlenkou hypotézy je, že ptáci migrují během období rozmnožování do elevací, kde dochází ke kulminaci výskytu preferované potravy a na období mimo rozmnožování se vracejí zpět na původní elevaci (kde naopak dochází ke kulminaci potravy v dané sezóně) (Alcock, 1993). Tato hypotéza bývá většinou přijata, částečně protože potrava většiny altitudiálních migrantů je velmi podobná (převážně plodožraví a nektarožraví; Stiles, 1980) a částečně proto, že je u hojnosti plodů a nektaru předpokládána větší sezonalita než u bezobratlých (Levey and Stiles, 1992).

Většina prací zabývající se sezonalitou potravy u ptáků bývá zaměřená na plodožravé a hmyzožravé, proto budou následující podkapitoly zaměřená převážně na ně.

3.1.1 Sezonalita plodů

Samostatné či kombinující studie zabývající se sezonalitou plodů v tropech se nejčastěji dělají v Asii. Jedná se o Thajsko, Burmu a Sumatru, kde jsou výzkumy vázány především na primáty, jako jsou orangutani a makakové (Spencer 1959; Knott 1998; Schaik a Noordwijk 1985).

Další výzkumy se provádějí v Africe, taktéž především v rámci primátů jako je třeba bonobo *(Pan paniscus)* (White, 1998). Pro nás jsou však nejdůležitější výzkumy v Novém světě, kde jsou zaměřeny na kaloně a ptáky, jedná se o studie zaměřené na altitudiální migrace (Boyle et al., 2011; Dinerstein, 1986).

Při studii altitudiální migrace ptáků na krátké vzdálenosti přišla Boyle et al., (2011) se dvěma hypotézami pro důvod této migrace. Jednalo se o výzkum v Costa Rice, který měl za úkol objasnit otázku, proč migrují jen některé druhy ptáků. Sběr dat byl uskutečněn v letech 2001, 2002 a 2004 a byl zaměřen na vliv sezonality výskytu plodů na altitudiální migraci. Hlavní období zájmu výzkumu bylo období června a července, kdy končí období rozmnožování a dochází k migraci. Migranti zahrnovali druhy, které migrovaly z dané lokality (700-800 m.n.m.) do nižších nadmořských výšek (<700 m.n.m.) na dobu mimo rozmnožování a také druhy, které slétávaly z větších nadmořských výšek (>800 m.n.m.), aby v dané lokalitě (700-800 m.n.m.) strávili stejné období.
Práce byla úmyslně omezena na jednu část roku (červen-červenec), v jedné elevaci (700-800m.n.m.), pro kontrolu variací v preferencích potravy kvůli sezonalitě plodů rostlin, které slouží jako zdroj potravy (rezidenti), rozdíly v rostlinných společenstvech v nadmořských výškách (migranti), a změnách ve stravě v důsledku měnící se potřeby výživy v souvislosti s rozmnožováním a přepeřováním (u všech ptáků) (Boyle et al., 2011).

Práce přišla s dvěma hypotézami pro vysvětlení, jak může prostorová a časová variace v dostupnosti potravy ovlivňovat variaci v migraci jednotlivých druhů. Jedna byla založena na principu konkurenčního vyloučení (*competitive exclusion*) a druhá se týkala změn v potravní specializaci.

Hypotéza konkurenčního vyloučení předpokládá, že rozdíly v migračním chování mezi sympatrickými druhy plodožravých jsou způsobené nedostatkem potravy a menší konkurenceschopností u migrantů. Pokud je ovoce, které rezidenti nekonzumují nedostačující pro migranty, bude u migrantů docházet k migraci do nižších nebo vyšších elevací, kde bude menší konkurence (Loiselle and Blake, 1991). Tato hypotéza naznačuje, že nabídka ovoce

může být v určitých sezónách během roku omezena. V těchto sezónách se sníženým výskytem ovoce dochází ke konkurenci, která může mít vliv na strukturu plodožravých společenství ptáků. Některé předešlé studie plodožravých ptáků nasvědčují tomu, že je tato hypotéza alespoň částečně pravdivá (Loiselle and Blake, 1991).

Hypotéza potravní specializace naopak předpokládá, že je migrační chování způsobeno odlišnou preferencí potravy (Boyle et al., 2011), tedy že migranti preferují jiné druhy ovoce, které může být sezónně nedostupné v určité elevaci.

Výsledky studie ukázaly, že migranti konzumují mnohem víc druhů ovoce než rezidenti. Také vyšlo najevo, že migranti a jejich blízce příbuzní rezidenti mají stejnou preferenci konzumovaných druhů ovoce. Tento výsledek tedy nasvědčuje tomu, že rozdílné preference u konzumovaného ovoce nevysvětlují rozdíly v migračním chování na úrovni druhů (hypotéza potravní specializace).

Také se ukázalo, že rezidenti jsou schopní zahrnout do svého jídelníčku drobné členovce mnohem častěji než migranti. Zdá se tedy, že rezidenti jsou více oportunističtí než migranti, kteří mají silnější preference jen pro jeden typ potravy (ovoce).

Obdobnou studií zabývající se tentokrát jedním konkrétním frugivorním druhem a jeho altitudiální sezónní migrací, je práce kolektivu Chaves-Campos et al., (2003). Jedná se o výzkum sezonality reprodukce endemické vranuchy středoamerické (*Cephalopterus glabricollis)*, která žije v pohoří Tilarán v Costa Rice. Tento pták se živí převážně ovocem, hnízdí v 800 m. n. m. a migruje do nižších elevací mimo období rozmnožování. Práce byla zaměřená na pohyb ptáků během jednotlivých sezón a sledování hojnosti ovoce podél altitudiálního gradientu. Cílem bylo zjistit souvislost mezi pohybem ptáků a hojností potravy, kterou se tento pták živí.

Sběr dat byl pořizován s pomocí pozorování a odposlechu jedinců během práce v terénu na konkrétně vyměřených úsecích v jednotlivých elevacích. V tomto výzkumu byl taktéž použit odchyt s pomocí sítí, s následným okroužkováním a připnutím radio transmitéru na záda odchyceného jedince. Detailnější popis využití radio transmitérů byl zmíněn výše.

Výskyt a hojnost těchto ptáků ve vyšších nadmořských výškách (1400 m.n.m.) během období rozmnožování (březen-červen) se shodovala s nejvyšším vrcholem výskytu a dostatku ovoce. Naopak mimo pářící sezónu, kterou ptáci tráví v nižších elevacích (400 m.n.m.), se výskyt ptáků překrýval s obdobím nejvyšší hojnosti ovoce v daných nadmořských výškách. Na území mezi těmito elevacemi se však nenašla žádná shoda mezi výskytem a hojností ptáků a konzumovaným ovocem (Chaves-Campos et al., 2003).

Monitoring ptáků se odehrával mezi několika přírodními rezervacemi (Arenal National Park, Montverde Cloud Forest Preserve, San Ramón Reserve a několik dalších menších rezervací).

Během období páření nebyl žádný z ptáků zachycen či pozorován v nízkých elevacích (400 m. n. m.), naopak mimo pářící sezonu nebyli ptáci zaznamenáni ve vyšších elevacích (1400 a 1000 m.n.m.). V 800 m.n.m. byly však výsledky nejednoznačné. Docházelo k zaznamenání ptáků v období od ledna po červenec, což byl původní předpoklad v těchto elevacích. Pozorovaná ptáci se však znovu objevili znovu i v listopadu. S největší pravděpodobností se jednalo o jedince, kteří trávili období páření nad 800 m.n.m. a v daném období migrovali do nižších elevací (Loiselle and Blake, 1991). Důvod pro tuto altitudiální migraci je přisuzován nedostatku potravy mimo pářící sezónu ve vyšších elevacích (>800 m.n.m.). Stejně je vysvětlováno, proč ptáci slétávají až do 400 m.n.m a nezůstávají ve středních elevacích.

Z výzkumu vyplynulo několik závěrů, které mohou v budoucnu napomoci lepšímu pochopení sezonality v tropech.

Výskyt endemita *Cephalopterus glabricollis*, během různých období na odlišných elevacích zcela jasně ukazuje na sezónní chování i reprodukci. Tento sezónní výskyt také koresponduje s největší hojností preferované potravy na dané lokalitě. Z pohybu daného druhu vyšlo najevo, že se celá populace během období rozmnožování vyskytuje na chráněných územích národních parků a rezervací, avšak během období mimo páření se až 80% jedinců vyskytuje v místech mimo tato území. Tropické lesy v nižších elevacích v pohoří Tilarán jsou ohrožovány těžbou dřeva, proto by mohlo prostředí, které poskytuje daným ptákům potravu mimo pářící sezónu zcela vymizet.

Ve stejném prostředí pohoří Tilarán byla také vypracovaná další studie o altitudiálních migracích. Jednalo se o práci kolektivu Powell et al., (1995), kteří studovali altitudinální migrace u kvesala chocholatého (*Pharomachrus mocinno)* (Powell and Bjork, 1995). Způsob monitorování ptáků probíhal stejným způsobem pomocí radio-transmitérů.

Během sběru dat v letech 1989-1992 vyšlo najevo, že během roku se sledovaní jedinci minimálně během jedné fáze nenacházejí v oblasti chráněných území. To platilo nejen pro kvesala, ale i další ptačí druhy žijící na daném území, vykazovali podobné vzorce migrace a nacházeli se tak mimo chráněná území rezervací. Jedná se například o zvonovce trojhrotého (*Procnias tricarunculata)* a drozda středoamerického (*Turdus plebejus)* (Powell and Bjork, 1995).

Vzhledem k těmto souvislostem se dá předpokládat, že další druhy, kteří jsou altitudiálními migranty, mohou vykazovat podobné či stejné vzorce migrace. Práce sledující migraci kvesala

chocholatého měla za cíl zjistit, zda se rozsah chráněných území shoduje s kvesalovým ročním cyklem a jeho potřebami.

Kvůli tomu, že se kvesal a další druhy vyskytují pravidelně alespoň jednu sezónu během roku na nechráněném území, ukázala se efektivita jednotlivých parků a rezervací (vzhledem k potřebám daných druhů) jako neadekvátní. Nejedná se pouze o záležitost tropických horských druhů a altitudiální migrace, ale i mnoho nížinných druhů u kterých je známá, avšak málo prozkoumaná migrace (například u čápa jihoamerického (*Ciconia maguari)*; (Powell and Bjork, 1995). I tyto oblasti tak mohou mít nedostatečný rozsah ochrany.

Výsledky z výzkumu migrace kvesala byly použité jako doporučení k rozšíření metody Soulého a Simberloffa (1986), která ve třech krocích slouží jako nástroj pro vymezení minimální oblasti chráněného území a rezervací. Kroky jsou následující: 1 – určení cílových druhů; 2 – determinace minimálního počtu populace pro zajištění přežití; 3 – užití populační denzity pro určení potřebné oblasti (Soule and Simberloff, 1986). K této metodě byl navrhnut čtvrtý krok, v němž by mělo být zahrnuto určení jednotlivých míst výskytu během jejich ročních cyklů. Díky výsledkům a snažení tohoto výzkumu byl následně uveden do chodu projekt pro rozšíření spodních hranic chráněných území a parků, především Children's Eternal Forest (Chaves-Campos et al., 2003).

Jedním z jevů, který také ovlivňuje podnebí v tropických oblastech je ENSO (El Niño Southern Oscillation). Jedná se o celkovou kombinaci interakcí celosvětového klimatického systému a jejich kolísání, které se projevuje souslednými událostmi v atmosférické a oceánské cirkulaci. Jedná se o jevy El Niño (teplá fáze), Jižní oscilaci (Southern Oscillation) a La Niña (studená fáze).) El Niño přináší podprůměrné srážky a nadprůměrné teploty do Střední Ameriky, severu Jižní Ameriky, Amazonie, Malajsie, Nové Guinei, severní Austrálii a do částí rovníkové západní Afriky a Indie (Ropelewski and Hapert, 1987). Cyklus 24 měsíců vytváří silný trend pro suché, slunečné a teplé roky, které střídá vlhké období, se zvýšenou oblačností a sníženou teplotou nad velkou částí tropických oblastí (Aceituno, 1988; Kiladis and Diaz, 1989; Ropelewski and Hapert, 1987).

Jedním z předpokladů je, že produkce plodů v tropech může být silně pozitivně ovlivněna El Niňem a naopak být redukována vlivem La Niñy (Wright et al., 1999). Jak se později prokázalo během výzkumu na Barro Colorado Island (BCI) v Panamě, El Niño skutečně ovlivňuje produkci plodů a rostlin. Na BCI se jedná hlavně o období září-prosinec, kdy je za normálních podmínek produkce rostlin a plodů nejmenší, a ve stejnou dobu dochází také k největší mortalitě plodožravých živočichů. Naopak při nástupu El Niña dochází v tomto

období ke zvýšené produkci plodů a populace plodožravých stoupá nad průměr (Wright et al., 1999).

3.1.2 Sezonalita bezobratlých

Hmyz tvoří významnou složku potravy v tropech nejedné skupině živočichů. Lze předpokládat, že u hmyzožravých ptáků by hnízdění mělo souviset s obdobím, kdy se nejčastěji zdroj potravy – tedy hmyz či jiní členovci, vyskytují. To vše samozřejmě platí pouze v případě, že členovci v tropech jsou sezónně lépe dostupní.

Dlouhou dobu se předpokládalo, že tomu tak je. Že na rozdíl od temperátních zón je sezonalita hmyzu výrazně rozdílná, přinejmenším tím, že jednotlivá období výskytu a aktivity v tropech budou delší, vzhledem k absenci extrémních podmínek jako je temperátní zima a výskyt sněhu.

Při výzkumu v deštných lesích v Las Cumbres v Panamě bylo překvapením, že období výskytu imag u tropických druhů bezobratlých (v tomto případě stejnokřídlí), je stejné jako u příbuzných druhů, kteří se vyskytují v temperátu (Wolda, 1980).

Samozřejmě není jednoduché prohlásit, že hmyz je striktně sezonní a víme o jeho cyklech vše. Ačkoliv většina skupin se vyskytuje převážně v období dešťů, jsou i takové skupiny, které mají období největší aktivity v období sucha a jsou i tací, kteří se vyskytují pouze v období sucha, přičemž v období dešťů dochází k úplné absenci (Wolda, 1980).

Výzkum ohledně sezonality na savanách Athi Plains v Keni byl dokonce přímo zaměřený na vztah výskytu hmyzu se sezonalitou hnízdění ptactva. Při sběru během roku bylo zjištěno, že hmyz v dané oblasti má nejvyšší procento výskytu v době od dubna do května, kdy se za toto krátké období zvedne počet hmyzích jedinců i druhů na dvojnásobek (Dingle and Khamala, 1972). Jedná se o období dlouhotrvajících srážek, tedy období dešťů. Předpokladem je, že by hmyzožraví a semenožraví ptáci měli hnízdit v této době kdy je největší dostatek potravy (semenožraví proto, že krmí mláďata hmyzem). Ukázalo se, že většina ptáků na tomto území tak činní (Bourliére and Hadley, 1970; Moreau, 1950).

Jiným příkladem z prostředí tropických deštných lesů Kakamega v Keni, je práce Mulwa et al., (2013). Práce se zabývala poměrem výskytu mezi dvěma potravními gildami, hmyzožraví a plodožraví, a jejich potravou. V této části se zaměřím pouze na výsledky týkající se hmyzožravých a hmyzu. Sběr dat byl u hmyzu pořizován smýkáním vegetace za použití entomologických síťek. Ptáci byli zaznamenáváni v terénu během roku přímým pozorováním

a poslechem. Následně byli ptáci rozřazeni do potravních gild. Pro pozorování byly vybrány dva typy prostředí – tropický deštný les a farmářské oblasti.

Největší aktivita bezobratlých v tropickém prostředí během roku je převážně situována v období dešťů (Borghesio and Laiolo, 2004; Dingle and Khamala, 1972; Poulin et al., 1992), což částečně potvrdila i tato studie, která zaznamenala největší výskyt bezobratlých během srpna, což je doba výskytu krátkých dešťů (Mulwa et al., 2013).

Intenzita výskytu bezobratlých se částečně lišila mezi oběma typy prostředí, ale období kdy docházelo k největším výskytům (případně největších absencí) mezi tropickým lesem a farmářskými oblastmi shodovala. Výskyt hmyzožravých ptáků korespondoval s výskytem potravy a docházelo k synchronním fluktuacím. U plodožravých ptáků z daných oblastí vyšlo najevo, že v případě nedostatku potravy v jednom typu prostředí jsou schopni překročit hranice svého primárního prostředí a hledat potravu jinde (migrace mezi lesem a farmami), podobné chování však u hmyzožravých ptáků nebylo pozorováno. Nízký výskyt hmyzožravých ptáků v měsících s nejmenší aktivitou/absencí hmyzu byl vysvětlován tím, že na krátký čas dochází k přesunu ptáků do jiných přilehlých oblastí kolem Kakamegy (lesní ptáci do lesů a ptáci z farem na jiné farmářské oblasti, které však nebyly zahrnuty ve výzkumu).

Výzkum Coxe, (2011), který byl zaměřený na porovnávání rozdílů tělesných zásob během roku v savanách Západní Afriky a sběr dat byl dělaný deset let. Ukázalo se, že 91% odchycených ptáků vykazuje rozdíly v tělesné hmotě během roku, podobně jako je tomu na severní polokouli, kde je shánění potravy často ovlivňované délkou dne a teplotami, které predikují blížící se období zimy, kdy se zvyšuje nebezpečí vyhladovění.

U 89% ptáků z odchytu byla zjištěna návaznost v rozdílech tělesné hmoty k prediktabilnímu pravidelnému období dešťů. Většina druhů zvyšovala tukové zásoby s příchodem období dešťů, nezávisle na potravní gildě a na tom, zda je druh migrující či nikoliv (Cox et al., 2011).

4 Faktory ovlivňující načasování reprodukce tropických ptáků

V případě pravidelně se měnících podmínek prostředí je schopnost načasování životních cyklů nezbytná, hlavně kvůli dopadu na budoucí fitness jedince (Miller-Rushing et al., 2010). Hlavním dominantním faktorem pro úspěch, v převážně se měnícím prostředí, je správné načasování jednotlivých částí cyklu - například načasování růstu či reprodukce by se mělo shodovat s příznivými částmi roku.

Pro zahájení takovýchto aktivit je především nutné aby se udály ve zcela specifický, často velice krátký časový úsek (McNamara et al., 2011). Může se jednat například o stavbu hnízda, ukládání zásob před migrací a hibernací, změnu morfologie (např. přepeření do svatebního šatu atp.) apod. (Kunz et al., 1998). Z těchto důvodů je třeba, aby živočich započal s přípravami dříve než se samotným aktem.

Při špatném načasování těchto aktivit může dojít k vystavení mnoha negativních vlivů, které mohou mít dopad na fitness jedince. Například vychování méně potomků, či potomků s menšími vyhlídkami na přežití (Lepage et al., 2000). Stejně tak špatné načasování doby migrace může vést ke smrti vyhladověním (Newton, 2007).

Spouštění těchto cyklů bývá v temperátních zónách ovlivněno fotoperiodicky (Murton and Westwood, 1977; Sharp, 2005), což ve většině případů umožňuje správné načasování. Jak již bylo nejednou řečeno, fotoperioda je v tropických prostředích téměř neměnná a ptáci nejsou schopni se podle ní samotné řídit. Proto tento podnět není jedinou podmínkou. Vzhledem k proměnnosti prostředí je třeba brát v potaz také teplotu, dostupnost potravy, místa k hnízdění a intenzitu sociální interakce (Samach and Coupland, 2000). V tropických lesích dochází převážně jen k velmi malým či žádný změnám v teplotách a fotoperiodách v porovnání s temperátem. Nicméně v tropech dochází k výrazným sezónním fluktuacím srážek, které výrazně ovlivňují v různých mírách období sucha a dešťů (Kato et al., 2000). Navíc k sezónním fluktuacím v tropech, většina vlhkých tropů je periodicky ovlivňována El Niňem (ENSO – El Niño Southern Oscillation) (Ropelewski a Hapert 1987).

Ačkoliv je terénní práce bezesporu klíčovým faktorem pro výzkum sezonality reprodukce, nejedná se o jedinou možnost jak danou problematiku zkoumat. Některé aspekty výzkumu se dají lépe simulovat a testovat v laboratorních podmínkách a umělých chovech. Příkladem je studie zaměřená na vizuální a nutriční podněty (Wikelski et al., 2000). V této studii došlo k odchytu divokých jedinců, převážně samců, kteří se samostatně umístí do chovných klecí a následně jsou všichni umístěni do jedné místnosti. Ptáci jsou takto drženi ve výzkumné stanici, která se nachází ve stejném prostředí, jako ze kterého pocházejí, mají tedy zajištěnou

stejnou fotoperiodu a přísun denního světla. V konkrétní studii Hau a Wikelski, (2000), se jednalo o hmyzožravého ptáka, mravenčík tečkoprsý (*Hylophylax n. naevioides)*, který žije v Panamě.

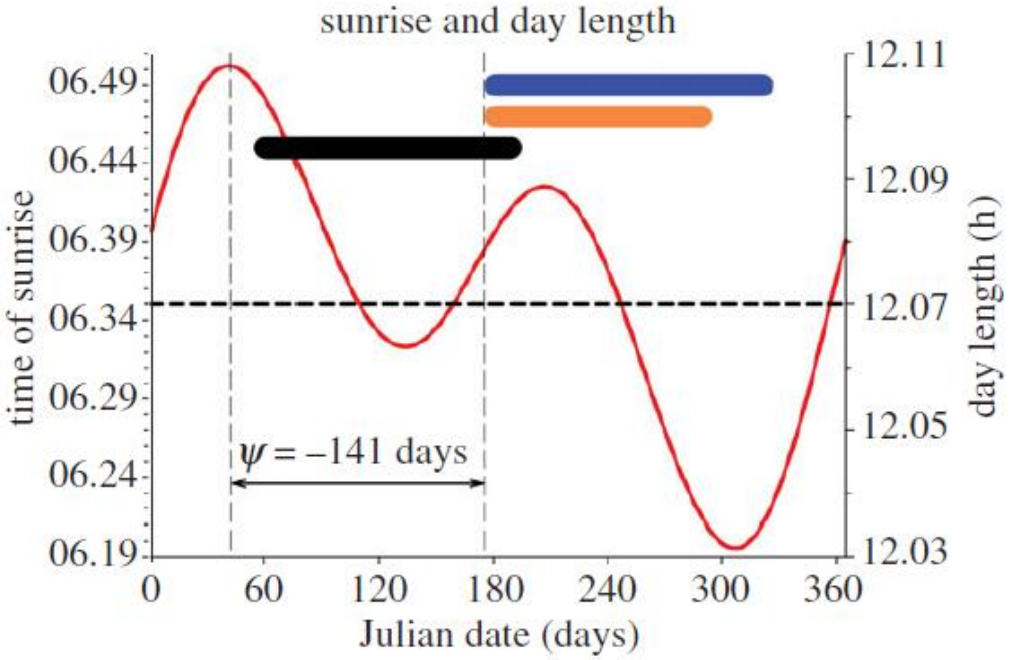
Hlavní období reprodukce tohoto ptáka je v období dešťů, kdy je značný výskyt hmyzu. Období dešťů se však může lišit s nástupem až o šest týdnů, mezi jednotlivými roky. Výzkum si vzal za cíl zjistit, zda může výskyt potravy spustit rozmnožování. Skupina ptáků byla rozdělena na dvě menší po sedmi samcích do samostatných místností. Po určité době byla přidána do místnosti samice (předchozí studie naznačovaly, že dojde ke zvýšení zpěvní aktivity, což se ukázalo jako pravdivé, jednalo se o zatím nezveřejněné výsledky vedoucího výzkumu).

Původní strava ze začátku experimentu zahrnovala mleté vejce natvrdo, skořápky, syrové mleté hovězí maso, vařený jogurt, mrkvové pyré pro kojence, drobky sušenek, sušený hmyz a moučné červy. Během experimentu byla zaznamenávána zpěvní aktivita a nárůst gonád u skupiny, které byla upravena strava.

Při přidávání mrtvých cvrčků, jako doplněk stravy nedocházelo k velkým změnám, pouze o lehce zvýšenou zpěvní aktivitu. Při přidání průhledné krabičky s živými cvrčky, kdy ptáci měli vizuální podnět, avšak neměli k nim fyzický přístup, došlo ke značně zvýšené zpěvní aktivitě prvních 15 minut, která ovšem postupně slábla. Při přidání živých cvrčků došlo ke zvýšení zpěvní aktivity, na konci experimentu byla zpěvní aktivita sedmkrát větší než u skupiny, kde byla kontrolovaná strava (bez cvrčků). Po třech týdnech experimentu byl rozdíl ve velikosti gonád mezi jednotlivými skupinami dost značný. Na konci experimentu vyšlo najevo, že zdroj živin může mít vliv na zpěvní aktivitu, která byla v průměru třikrát větší než na začátku experimentu a také došlo ke zcela jasné spojitosti mezi dostatkem potravy a nárůstem gonád. Proto lze konstatovat, že potravní podněty mohou sloužit jako proximátní faktor pro načasování reprodukce, tedy jako indikátor ideálních podmínek prostředí pro rozmnožování (Wikelski et al., 2000).

Výše, při zjednodušeném rozepisování jednotlivých abiotických faktorů, bylo zmíněno v krátkosti denní světlo, jeho délka a celková doba trvajícího dne jakožto faktoru určujícího nástup reprodukce. V tropickém prostředí je fotoperioda stejně dlouhá a přes rok se její trvání nemění, bylo však zjištěno, že přes rok může docházet k rozdílům ve východu a západu slunce, které se můžou lišit až ve 30 minutách. Jeden z dalších laboratorních experimentů (Goymann et al., 2012) byl prováděn na bramborníčku africkém (*Saxicola torquatus*

axillaris), který se zabýval otázkou, zda i takto malé změny mohou být klíčové pro správné načasování reprodukce. Celoroční změny ve východu slunce ukazuje Obr. 3.



Obr. 3: Roční změna v době východu slunce v Nakuru v Keni, červená křivka znázorňuje rozdíl ve východu slunce při konstatntní fotoperiodě (přerušovaná čára), horizontální čáry znázorňují dobu rozmnožování (černá nepřerušovaná), přepřeování těla (modrá) a přepeřování letek (oranžová) (Goymann et al., 2012)

Červená křivka znázorňuje roční rozdíl v čase východu slunce v kombinaci s konstantní fotoperiodou (horizontální přerušovaná černá čára) v oblasti Nakuru v Keni. Tato roční změna ve východu a západu slunce je označována jako časová rovnice. Tato rovnice udává rozdíl mezi pravým a středním slunečním časem. Tento rozdíl je způsoben eliptickou oběžnou drahou Země a sklonem ekliptiky směrem k rovníku. Horizontální čáry znázorňují období, kdy se bramborníčci žijící v Nakuru rozmnožují (černá nepřerušovaná), kdy dochází k přepeřování těla (modrá) a letek (oranžová). Šipka mezi dvěma svislými přerušovanými čarami znázorňuje fázový úhel rozdílu mezi dnem kdy je úsvit nejpozdější (41 den v Gregoriánském kalendáři) a mezi průměrným datem s prvním výskytem přepeřování (182 den v Gregoriánském kalendáři) u volně žijících afrických bramborníčků.

Chovná populace byla rozdělena na tři stejně velké skupiny a umístěna do třech samostatných, zvukotěsných místností s regulací teploty. Jednalo se o potomky ptáků

odchycených v přírodě. Všichni ptáci byli zvyklí a synchronizovaní na fotoperiodu v Erling-Andechs, kde byli chovaní (Goymann et al., 2012).

Výzkum byl zaměřen na preferenci environmentálních podnětů k načasování páření a zjištění jaký *Zeitgeber* (časový spínač) je efektivnější. Všechny 3 místnosti měly nasimulované teplotní podmínky původního prostředí v Keni, 18-20°C během noci a 22-25°C během dne. Ve všech pokojích byl dodržen konstantní čas dne, tedy 12,07 hodiny s půl hodinovým cyklem postupného rozsvícení a zhasnutí, pro simulaci východu a západu slunce.

První skupina byla vystavena konstantnímu času. Druhá skupina byla vystavena 12 měsíčnímu cyklu solárního času, tedy simulace přesného východu a západu slunce v Nakuru v Keni s rozptylem 30 minut ve východu a západu. A třetí skupina byla vystavena 14ti měsíčnímu cyklu solárního času. Pro doplnění výzkumu byly použity data stejného druhu ptáka o stejně velké skupině z dřívějších let, kteří byli vystaveni evropské fotoperiodě.

Největší synchronizaci vykazovali ptáci, kteří byli vystaveni evropské fotoperiodě. Druhá v pořadí byla skupina s 12 měsíčním solárním cyklem, která měla shodné načasování reprodukce jako divoce žijící ptáci v Nakuru. Zbylé dvě skupiny s konstantním časem a 14 měsíčním solárním cyklem nevykazovaly takovou míru synchronizace mezi jedinci, ani jednotlivými roky.

Z výzkumu vyplynulo, že roční změny v nástupu úsvitu a západu mohou být potenciálním spínačem pro circannuální rytmy rovníkových ptáků. Zdá se, že přinejmenším někteří ptáci, jako třeba bramborníčci jsou schopní reagovat i na malé změny ve světelných podnětech během určité části roku. Při protažení solárního roku do 14 měsíců (kdy byly oslabené změny východu a západu slunce), nebyli schopní světelné vjemy využívat. Důvodem nejspíš bude, že endogenní circannuální rytmy bramborníčků trvají obvykle 9-10 měsíců (Gwinner and Dittami, 1990) a čím delší je rozdíl od původního cyklu, tím méně jsou schopní se synchronizovat. Dokonce se ukázalo, že při 14 měsíčním solárním cyklu dochází daleko méně k pravidelným vzorcům přepeřování (Goymann et al., 2012).

Při vystavení světelných podmínek, ke kterým dochází na rovníku, mohou reakce na circannuální fáze fungovat jako filtr, který umožňuje ptákům funkčně odpovídat na světelnou změnu, která se opakuje jen jednou ročně.

V sezónním prostředí, kde nedochází ke změně trvání denního světla a naopak dochází k obdobím s krátce trvajícími dešti a dlouho trvajícími dešti, se zvýšená hojnost potravy vyskytuje pouze ve specificky vymezený čas, což může být pro načasování reprodukce velmi obtížné. Schopnost využívat tyto minimální změny ve světelných podnětech pro správné

určení nadcházejících sezón má velký vliv na rozmnožování a přežití jedince, čímž se zvyšuje jeho fitness.

5 Závěr

Tato práce si vzala za cíl shrnout poznatky o sezonalitě reprodukce ptáků v tropickém prostředí.

Při porovnávání a charakteristice jednotlivých prostředí vyšlo najevo, že tropy zcela nepopiratelně sezónní jsou.

Jednotlivé typy prostředí se mezi sebou mohou mírou sezonality abiotických a biotických faktorů lišit s čímž souvisí i míra sezonality reprodukce u ptáků. Změny v abiotických faktorech (výskyt srážek) velmi často ovlivňovaly nejen možnosti prostředí (nadbytek vody, záplavy, extrémní deště neumožňující aktivitu nebo naopak sucho, vysychání vodních zdrojů) ale i biotické faktory jako například produkci rostlin a plodů, produkci nektaru v květech a výskyt bezobratlých.

Míra prediktability změn těchto faktorů bývá klíčová pro správné načasování reprodukce. V některých typech prostředí může být tato prediktabilita snadná a živočichové se řídí s pomocí jednoduchých podnětů, jako je například nástup dešťů (v prostředích s jednou dešťovou sezónou), výskyt vizuálních a nutričních podnětů preferovaného typu potravy (v prostředích, s několika dešťovými sezónami), který dává najevo příchozí příznivé sezóny. Jindy může docházet k nejasným změnám či příliš krátkým příznivým obdobím pro hnízdění, jejichž prediktabilita není na první pohled patrná.

Ukázalo se, že někteří ptáci mohou vnímat i minimální pravidelné změny v abiotických faktorech (jako jsou spínače pro circannuální rytmy – změna ve východu a západu slunce, při stejně dlouhé fotoperiodě) pro správné načasování hnízdění a vyvedení potomků i pro takto krátké optimální období.

Jak terénní tak laboratorní výzkumy dokázaly, že hlavní příčinou pro sezonalitu reprodukce, je sezonalita prostředí. Příkladem může být porovnání dvou podobných prostředí (sezónní a asezónní), ve kterých se vyskytuje jeden druh, který má rozdílné vzorce chování, podle prostředí ve kterém žije. To nasvědčuje vnitrodruhové variabilitě pro načasování reprodukce. Dalším příkladem je schopnost alespoň některých ptáků reagovat na změnu v abiotických podmínkách, na které primárně nejsou zvyklí (u potomků divoce žijících ptáků, kteří žili pod evropskou fotoperiodou a došlo jak k synchronizaci hnízdění ve skupině tak u druhu). U některých prací byl naznačen postup pro další výzkumy v rámci sezonalit reprodukce a jejich využití se stávajícími poznatky. Jedna z takových možností je nejen zjištění, jaké podněty ovlivňují sezonalitu reprodukce u ptáků, ale i experimentální porovnání síly jejich vlivu,

jinými slovy – při reakci na kombinaci jednotlivých faktorů, který má větší váhu a je v tropech preferovanější?

Ačkoliv některé z dosavadních prací byly obsáhlejší a mohou sloužit jako dobré informační zdroje minimálně pro další výzkum sezonality v tropech, jedná se ve větší míře o oblasti Afriky, Střední a Jižní Ameriky, v menší míře pak Austrálie. Práce zaměřené na sezonalitu (jakoukoliv, nejen reprodukce) jsou z oblastí Jihovýchodní Asie, Nové Guineje, a Oceánie jen velmi ojedinělé, což nabourává možnosti pro porovnání sezonality v širším měřítku.

6 Použitá literatura

Aceituno, P. (1988). On the functioning of the Southern Oscillation in the South American sector. Part I: Surface climate. *Mon. Weather Rev. 116*, 505–524.

Alberts, S.C., Hollister-Smith, J.A., Mututua, R.S., Sayialel, S.N., Muruthi, P.M., Warutere, J.K., and Altmann, J. (2005). Seasonality and long-term change in a savanna environment. *Camb. Stud. Biol. Evol. Anthropol. 44*, 157–195.

Alcock, J. (1993). *Animal behavior: An evolutionary approach* . (Sinauer Associates).

Bailey, R.E. (1952). The incubation patch of passerine birds. *Condor 54*, 121–136.

Borghesio, L., and Laiolo, P. (2004). Seasonal foraging ecology in a forest avifauna of northern Kenya. *J. Trop. Ecol. 20*, 145–155.

Bourliere, F., and Hadley, M. (1983). Present-day savannas: an overview. *Ecosyst. World 13*, 1–17.

Bourliére, F., and Hadley, M. (1970). The ecology of tropical savannas. *In Annual Review of Ecology and Systematics*, pp. 125–152.

Boyle, W.A., Conway, C.J., and Bronstein, J.L. (2011). Why do some, but not all, tropical birds migrate? A comparative study of diet breadth and fruit preference. *Evol. Ecol. 25*, 219–236.

Chaves-Campos, J., Arévalo, J.E., and Araya, M. (2003). Altitudinal movements and conservation of bare-necked umbrellabird *Cephalopterus glabricollis* of the Tilarán mountains, Costa Rica. *Bird Conserv. Int. 13*, 45–58.

Cox, D.T., Brandt, M.J., McGregor, R., Ottosson, U., Stevens, M.C., and Cresswell, W. (2011). Patterns of seasonal and yearly mass variation in West African tropical savannah birds. *Ibis 153*, 672–683.

Cox, D.T., Brandt, M.J., McGregor, R., Ottosson, U., Stevens, M.C., and Cresswell, W. (2013). The seasonality of breeding in savannah birds of West Africa assessed from brood patch and juvenile occurrence. *J. Ornithol. 154*, 671–683.

Crowley, G., and Garnett, S. (1999). Seeds of the annual grasses *Schizachyrium* spp. as a food resource for tropical granivorous birds. *Aust. J. Ecol. 24*, 208–220.

Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica 18*, 307–318.

Dingle, H.U.G., and Khamala, C.P. (1972). Seasonal changes in insect abundance and biomass in an East African grassland with reference to breeding and migration in birds. *Ardea 60*, 216–221.

Franklin, D.C., Smales, I.J., Quin, B.R., and Menkhorst, P.W. (1999). Annual cycle of the Helmeted Honeyeater *Lichenostomus melanops cassidix*, a sedentary inhabitant of a predictable environment. *Ibis 141*, 256–268.

Goymann, W., Helm, B., Jensen, W., Schwabl, I., and Moore, I.T. (2012). A tropical bird can use the equatorial change in sunrise and sunset times to synchronize its circannual clock. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 279*, 3527–3534.

Gwinner, E., and Dittami, J. (1990). Endogenous reproductive rhythms in a tropical bird. *Science 249*, 906–908.

Hau, M., Wikelski, M., and Wingfield, J.C. (2000a). Visual and nutritional food cues fine-tune timing of reproduction in a neotropical rainforest bird. *J. Exp. Zool. 286*, 494–504.

Hau, M., Wikelski, M., and Wingfield, J.C. (1998). A neotropical forest bird can measure the slight changes in tropical photoperiod. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. *265*, 89–95.

Hau, M., Perfito, N., and Moore, I.T. (2008). Timing of breeding in tropical birds: mechanisms and evolutionary implications. *Ornitol. Neotropical 19*, 39–59.

Hnatiuk, R.J., Smith, J.M.B., and McVean, D.N. (1976). *The Climate of Mt Wilhelm*. Vol. 2. Dept. of Biogeography & Geomorphology, Research School of Pacific Studies, Australian National University.
Johnson, E.I., Stouffer, P.C., and Bierregaard Jr, R.O. (2012). The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. *J. Avian Biol. 43*, 141–154.
Kato, M., Itioka, T., Sakia, S., Momose, K., Yamane, S., Hamid, A.A., and Inoue, T. (2000). Various population fluctuations patterns of light-attracted beetles in a tropical lowland dipterocarp forest in Sarawak. *Popul. Ecol. 42*, 97–104.
Kiladis, G.N., and Diaz, H.F. (1989). Global climatic anomalies associated with extremes in the Southern Oscillation. *J. Clim. 2*, 1069–1090.
Knott, C.D. (1998). Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and keystones in response to fluctuating fruit availability. *Int. J. Primatol. 19*, 1061–1079.
Kunz, T.H., Wrazen, J.A., and Burnett, C.D. (1998). Changes in body mass and fat reserves in pre-hibernating little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Eoscienc*e *1*, 8–17.
Lepage, D., Gauthier, G., and Menu, S. (2000). Reproductive consequences of egg-laying decision in snow geese. *J. Anim. Ecol*. 414–427.
Levey, D.J., and Stiles, F.G. (1992). Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *Am. Nat. 140*, 447–476.
Loiselle, B.A., and Blake, J.G. (1991). Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology 72*, 180–193.
McNamara, J.M., Barta, Z., Klaassen, M., and Bauer, S. (2011). Cues and the optimal timing of activities under enviromental changes. *Ecol. Lett. 14*, 1183–1190.
Miller-Rushing, A.J., Hoye, T.T., Inouye, D.W., and Post, E. (2010). The effects of phenological mismatches on demongraphy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. *365*, 3177–3186.
Moreau, R.E. (1950). The breeding seasons of African birds—1. Land birds. *Ibis 92*, 223–267.
Mulwa, R.K., Neuschulz, E.L., Böhning-Gaese, K., and Schleuning, M. (2013). Seasonal fluctuations of resource abundance and avian feeding guilds across forest–farmland boundaries in tropical Africa. *Oikos 122*, 524–532.
Murton, R.K., and Westwood, N.J. (1977). *Avian breeding cycles* (Clarendon Press Oxford).
Nadkarni, N.M., and Wheelwright, N.T. (2000). *Monteverde: ecology and conservation of a tropical cloud forest* (Oxford University Press).
Newton, I. (2007). Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis 149*, 453–467.
Poulin, B., Lefebvre, G., and McNeil, R. (1992). Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. *Ecology 73*, 2295–2309.
Powell, G.V., and Bjork, R. (1995). Implications of intratropical migration on reserve design: a case study using *Pharomachrus mocinno*. *Conserv. Biol. 9*, 354–362.
Primack, R.B., and Corlett, R. (2005). *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison* (Blackwell Oxford).
Redfern, C.P. (2010). Broodpatch development and female body mass in passerines. *Ringing Migr. 25*, 33–41.
Ropelewski, C.F., and Hapert, M.S. (1987). Global and regional scale precipitation patterns associated with the El Nino/Southern Oscillation. *Mon. Weather Rev. 115*, 1606–1626.
Salati, E. (1985). The climatology and hydrology of Amazonia.
Samach, A., and Coupland, G. (2000). Time measurement and the control of flowering in plants. *Bioessays 22*, 38–47.

Sarmiento, G., and Monasterio, M. (1975). A critical consideration of the environmental conditions associated with the occurrence of savanna ecosystems in tropical America. In Tropical Ecological Systems, (*Springer*), pp. 223–250.
van Schaik, C.P., and van Noordwijk, M.A. (1985). Interannual variability in fruit abundance and the reproductive seasonality in Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *J. Zool. 206*, 533–549.
Serle, W. (1981). The breeding season of birds in the lowland rainforest and in the montane forest of West Cameroon. *Ibis 123*, 62–74.
Sharp, P.J. (2005). Photoperiodic regulation of seasonal breeding in birds. *Ann. N. Y. Acad. Sci. 1040*, 189–199.
Solbrig, O.T. (1996). The diversity of the savanna ecosystem. In Biodiversity and Savanna Ecosystem Processes, (*Springer*), pp. 1–27.
Soule, M.E., and Simberloff, D. (1986). What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conserv. 35*, 19–40.
Spencer, J.E. (1959). Seasonality in the Tropics: The Supply of Fruit to Singapore. *Geogr. Rev. 49*, 475–484.
Stiles, F.G. (1980). The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis 122*, 322–343.
Stouffer, P.C., Johnson, E.I., and Bierregaard Jr, R.O. (2013). Breeding seasonality in central Amazonian rainforest birds. *The Auk 130*, 529–540.
Tallman, D.A., and Tallman, E.J. (1997). Timing of breeding by antbirds (*Formicariidae*) in an aseasonal environment in Amazonian Ecuador. *Ornithol. Monogr. 48*, 783–789.
Walsh, R.P.D., and Newbery, D.M. (1999). The ecoclimatology of Danum, Sabah, in the context of the world's rainforest regions, with particular reference to dry periods and their impact. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 354*, 1869–1883.
White, F.J. (1998). Seasonality and socioecology: the importance of variation in fruit abundance to bonobo sociality. *Int. J. Primatol. 19*, 1013–1027.
Wikelski, M., Hau, M., and Wingfield, J.C. (2000). Seasonality of reproduction in neotropical rain forest bird. *Ecology 81*, 2458–2472.
Willis, E.O. (1967). Behavior of bicolored antbirds. *Univ. Calif. Publ. Zool. 79*, 1–127.
Willis, E.O., and Oniki, Y. (1972). Ecology and nesting behavior of the Chestnut-backed Antbird (Myrmeciza exsul). *Condor 74*, 87–98.
Wolda, H. (1980). Seasonality of tropical insects. J. Anim. Ecol. *49*, 277–290.
Wright, J.S. (2002). Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia 130*, 1–14.
Wright, S.J., Carrasco, C., Calderon, O., and Paton, S. (1999). The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology 80*, 1632–1647.