

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Charvátová

Velikost a stabilita teritorií tropických ptáků
Size and stability of territories in tropical birds

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

Čestně prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně, a že všechny použité zdroje a literatura byly řádně citovány. Tato práce nebyla využita jako závěrečná práce k získání jiného nebo obdobného druhu vysokoškolské kvalifikace.

V Praze dne 11. 5. 2017

Podpis

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli RNDr. Davidovi Hořákovi, Ph.D. za komentáře, rady a ochotu při psaní této práce. Dále bych chtěla poděkovat rodině, ale především svému přítelovi za nekonečnou podporu a trpělivost.

Abstrakt

Velikost a stabilita ptačích teritorií v tropických oblastech se již na první pohled zcela liší od oblastí pásu mírného. Tropická ptačí teritoria jsou stabilnější, co se času i prostoru týče. Jejich vlastníci obhajují teritoria celoročně, během let, a i hranice území zůstávají neměnné. Patrné je též, že velikost tropických teritorií je mnohonásobně větší. Tyto specifické vlastnosti jsou podmíněny mnoha faktory, které se navzájem prolínají. Výrazný vliv mají velikost vlastníka a potravní dostupnost. S velikostí vlastníka roste i rozloha teritoria. Naopak s vyšším množstvím potravy vlastník území zmenšuje. A právě potravní dostupnost úzce souvisí s kvalitou prostředí. Obecně je v méně kvalitnějších místech nižší hustota jedinců, a i té vlastníci přizpůsobují území, která obhajují – dochází ke zvětšování teritorií. To je v tropech obzvláště zajímavé, pokud uvažíme, že je zde mnohem vyšší druhová bohatost a nižší hustota v rámci druhu oproti pásu mírnému. K odlišnostem v teritoriích může docházet i z důvodu rozdílné nadmořské výšky, kdy se v tropických horských mlžných lesích nalézají teritoria větší. Stejně tak má vliv i umístění v dané oblasti a případné bariéry. Spíše je to však dopad poziční než velikostní. Právě studium těchto všech faktorů vysvětluje odlišnosti v tropických teritoriích a může odhalit zajímavá zjištění, která dosud nejsou známa vzhledem k drtivě převažujícím pracím z oblastí mírného pásu.

Klíčová slova: teritorium, velikost teritoria, domovský okrsek, tropický pás, ptáci, sezónnost

Abstract

The size and the stability of avian territories are at first sight quite different in the tropics if compared to the temperate zone. Territories of tropical birds are relatively more stable in time and space. Their owners defend territories year-round, between years and the boundaries of territories remain unchanged. Tropical territories are also many times larger in size. These specific properties are conditioned by many interconnected factors. The size of the owner and food availability have a significant influence. The size of the territory increases with the size of the owner. And the owner reduces territory size with a higher food supply. It is food availability, which is closely related to the quality of the environment. Generally, the density of individuals is lower in lower quality areas. Thus, owners adapt their territories – increase size. This is especially interesting in the tropics, considering that there is much higher species richness and lower population density than in the temperate area. Differences in territory can also occur due to different altitudes – there are larger territories in tropical montane cloud forest. Also, the location in the area and potential barriers have influence, but rather in position than in a size. Studying these factors explains the differences in tropical territories and can reveal interesting findings that are not yet known due to the much prevalent work in temperate areas.

Keywords: territory, territory size, home range, tropics, birds, seasonality

Obsah

Úvod	1
1. Vliv velikosti vlastníka.....	2
1.1. Velikost jedince	2
1.2. Velikost skupiny	3
2. Stálost a sezónnost	5
2.1. Stabilita v prostoru a čase	5
2.2. Výměna teritorií.....	7
3. Potrava.....	9
3.1. Vliv dostupnosti potravy	9
3.2. Vliv potravní specializace	10
4. Vliv nadmořské výšky.....	11
5. Vliv umístění v dané oblasti.....	12
6. Vliv hustoty populace.....	15
7. Vliv polyandrie.....	18
Závěr.....	19
Reference.....	21

Úvod

Teritorium pochází z latinského výrazu *territorium* (půda či území). V ekologii je tento termín nejčastěji chápán jako pevně stanovená oblast, kterou vlastník během určité doby obhájí proti ostatním jedincům (Brown a Orians 1970). Hojně je to v průběhu období rozmnožování, ale stejně tak existují teritoria celoroční či jinak časově vymezená. Obhajoba však neznamená výsostnou okupaci území, ale spíše dominanci a kontrolu nad oblastí, jež poskytuje výhody (Kaufmann 1983). Vlastníkem může být jedinec, pár, ale i skupina. Chování, které se pojí s obranou teritoria, se nazývá teritoriální.

Teritoria se samozřejmě dělí dle své funkce. Můžeme nalézt teritoria využívaná jako potravní, hnízdní, sloužící k páření, stejně jako zimní či teritoria pro přenocování (Nice 1941). Z těchto funkcí lze odvodit výhody, které obhajoba oblasti vlastníkovi poskytuje. Především ale slouží k zisku potravy. Rovněž zajišťuje výhodu během rozmnožování, například v průběhu námluv, nebo při nárokování si samice vůči ostatním samcům. V neposlední řadě teritorium poskytuje lepší ochranu před predátory (Gill 2001).

S pojmem teritorium se pojí i výraz *home range* – v českém překladu domovský okrsek. Domovský okrsek se nalézá v bezprostředním okolí teritoria. Je to totiž oblast, kterou jedinec nebo skupina jedinců sice nebrání, ale vyskytuje se v ní a aktivně ji využívá pro své potřeby – často pro páření, výchovu mláďat nebo zisk potravy (Brown a Orians 1970).

Soudobé poznatky o chování a vlastnostech ptačích druhů jsou založeny převážně na studiích z mírného pásu. Tropické oblasti začaly být studovány intenzivněji až ve druhé polovině 20. století a zejména pak jeho koncem. I přesto je v současné době neporovnatelně méně tropických ptačích studií, ačkoliv tropických ptačích druhů je mnohonásobně více než druhů mírného pásu (Terborgh a kol. 1990, Thiollay 1994, Stouffer 2007).

Studium tropických ptačích druhů je zajímavé zejména tím, že tamější jedinci se zcela svým odlišujícím chováním a životní strategií od ptáků pásu mírného. Mezi ty nejvýraznější rozdíly patří vysoká variabilita v hnízdění, častější snůška menší velikosti, dlouhotrvající rodičovská péče obou rodičů, větší potravní specializace nebo věrnost partnerovi. Stejně tak jsou odlišná i tropická teritoria, ať už co se týče velikosti nebo jejich stability (shrnuto v Stutchbury a Morton 2001).

Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o stabilitě a velikosti tropických teritorií. Především zhodnotit vliv řady faktorů na tyto specifické vlastnosti a také je porovnat s vlastnostmi mírného pásu.

1. Vliv velikosti vlastníka

1.1. Velikost jedince

Velikost těla jedince je jedním z důležitých faktorů, který ovlivňuje nejen velikost teritoria, ale například i hustotu populace. Čím je jedinec větší, tím větší je i jeho teritorium (Butchart a kol. 1999, Duca a kol. 2006). S rostoucí velikostí těla se zvyšují i potravní nároky. Jedinec je nucen využívat více potravních zdrojů, a tudíž i obhajovat rozsáhlejší oblast.

Velikost těla samozřejmě závisí na daném ptačím druhu a je jí tedy nutné brát v potaz při zkoumání velikosti teritoria. A vskutku Duca a kol. (2006) potvrdili, že tropické druhy větších rozměrů obývají větší teritoria.

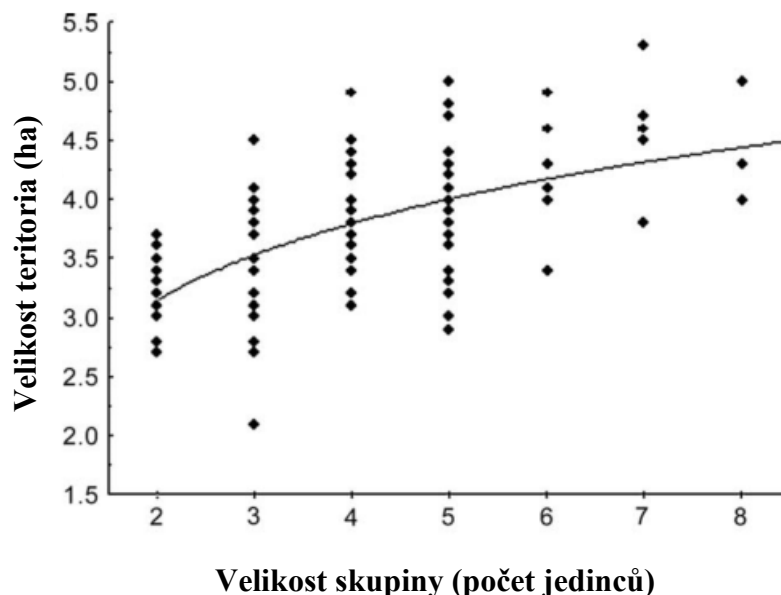
Dalším parametrem je zdatnost jedince a jeho relevantní velikost v rámci druhu. Například u tropického ostnáka hnědoocasého (*Metopidius indicus*) bylo potvrzeno, že větší samci, obhajují i větší teritoria. U tohoto polyandrického druhu je značná vnitrodruhová kompetice. A právě větší samec je oproti jiným menším samcům téhož druhu ve výhodě – zejména pak u samic. Ty naopak u tohoto druhu velikost teritorií vůči své hmotnosti nemění. Jsou to právě samci, kdo volí přístup ke zdrojům a je pro ně velikost rozhodující (Butchart a kol. 1999). U ostnáka jihoamerického (*Jacana jacana*) obývajících často nestabilní plovoucí ostrůvky vegetace ovšem i těžší samice obhajují teritorium větší než samice lehčí. Tento vztah velikosti samice a teritoria je nejspíše důsledkem specifického charakteru teritoria. Obhajoba teritorií se co do velikosti a rozmístění během let oproti předchozímu druhu ostnáka výrazně mění a mezi samicemi tedy vzniká vyšší vnitrodruhová kompetice. Velikost je rozhodujícím prvkem v souboji o zdroje (Emlen a Wrege 2004).

Lze ovšem nalézt i studie, které u ptačího druhu žádný vztah mezi velikostí těla a velikostí teritoria neobjevily (Kattan a Beltran 2002, Mathias a Duca 2016). Tyto výsledky mohou být důsledkem toho, že různé ptačí druhy jsou jinak potravně specializovány a vyhovuje jim i tudíž odlišné prostředí. Některé druhy, které mají nižší hmotnost, mohou obhajovat větší teritorium nebo mít větší domovský okrsek, než je pro jejich váhu obvyklé. Důvodem může pravděpodobně být, že se jejich teritorium nachází v ne příliš kvalitní oblasti s malými potravními zdroji. Stejně tomu tak může být i u ptačích druhů s vyšší hmotností. Jim naopak může stačit teritorium menší – na potravu bohatší.

1.2. Velikost skupiny

Na rozlohu tropického teritoria má vliv nejen vlastní velikost jedince, ale i velikost ptačí skupiny. Jak je patrné na obrázku č. 1, s velikostí skupiny roste i velikost teritoria (Duca a Marini 2014). Skupiny nejsou často tvořeny pouze členy, kteří se rozmnožují, ale i členy, kteří se mohou podílet na všech činnostech vyjma své vlastní reprodukce. Pomáhají s obhajováním teritoria i s péčí o mláďata. Nazývají se *helpeři* – pomocníci. Jde nejčastěji o potomky nebo sourozence, kteří své rozmnožování a výběr teritoria mohou odkládat až v řádu jednotek let. Důvodem k takovému jednání může být například snaha o snížení vysoké mortality u mladých hnízdících ptáků. Jedná se nejspíše o formu nácviku. Dalším z důvodů může být obsazenost či nedostatek kvalitních teritorií. V takovém případě může jedinec zůstat v rodičovském teritoriu a podílet se na jeho obraně a následném zvětšování. Je-li teritorium dostatečně velké, může si z něj část zabrat pro sebe a osamostatnit se. Častěji ovšem jedinec hledá volnou oblast a zakládá tak teritorium vlastní (Krebs a Davies 1993).

Odtud plyne, že ptačí pomocníci jsou pro danou skupinu velmi přínosní. Svou přítomností též samozřejmě zvyšují celkový počet jedinců. S tím však narůstají i potravní nároky celé skupiny a je tak nutno zvětšovat rozsah teritoria (Duca a Marini 2014).



Obrázek č. 1: Vztah mezi velikostí teritoria a velikostí skupiny u tangary bělopruhé (*Neothraupis fasciata*). Upraveno dle Duca a Marini (2014).

Podle Powell (1989) ovšem mohou ptačí druhy v tropických oblastech vytvářet nejen homogenní skupiny, ale i hejna vícedruhová. Například v Amazonii se tato hejna sestávají z párů různě velkých jedinců o přibližně 10-20 druzích. U přinejmenším poloviny těchto druhů je velikost jejich teritoria a domovský okrsek ovlivňována velikostí domovského okrsku celého hejna. Autor si totiž všiml, že někteří drobnější jedinci mají větší teritorium a domovský okrsek, než bychom dle jejich velikosti čekali. Přejímají velikost domovského okrsku větších druhů z hejna, i když poté nejsou schopni využívat všechny nabyté potravní zdroje. Vzhledem k nadbytku potravy se posléze teritoria sousedních konkurenčních jedinců s nimi překrývají a zvyšují tak druhovou bohatost dané oblasti. Densita jednoho druhu pak není závislá na dostupnosti potravy, ale na densitě hejn (Powell 1989).

2. Stálost a sezónnost

Jedním z hlavních rozdílů ve vlastnostech prostředí mezi mírným a tropickým pásem je míra sezónnosti. Zatímco v tropických oblastech je teplota poměrně konstantní, v oblastech pásu mírného značně osciluje. Druhy jsou zde limitovány extrémně dlouhým a studeným obdobím zimy. Tento rozdíl má významný vliv na stabilitu populací a jejich teritoria (Greenberg a Gradwohl 1986).

Nicméně i v tropických oblastech můžeme nalézt mírné změny v průběhu sezóny. Například v dostupnosti potravních zdrojů souvisejících s hromadným dozráváním ovoce. Nebo též změny způsobené monzuny, jež přinášejí vydatné dešťové srážky. Ale i proměnlivost počasí způsobená například jevem El Niño (Krickler 2011).

2.1. Stabilita v prostoru a čase

Mnoho ptačích druhů v mírném pásu odlétá kvůli sezónním změnám počasí přezimovat do jižnějších krajin. Řada jiných zůstává, ale může měnit teritorium či místo svého výskytu lokálně. Celoroční obhajoba teritoria je proto v mírném pásu vzácná a ptáci brání teritoria převážně sezónně (Rowan 1966).

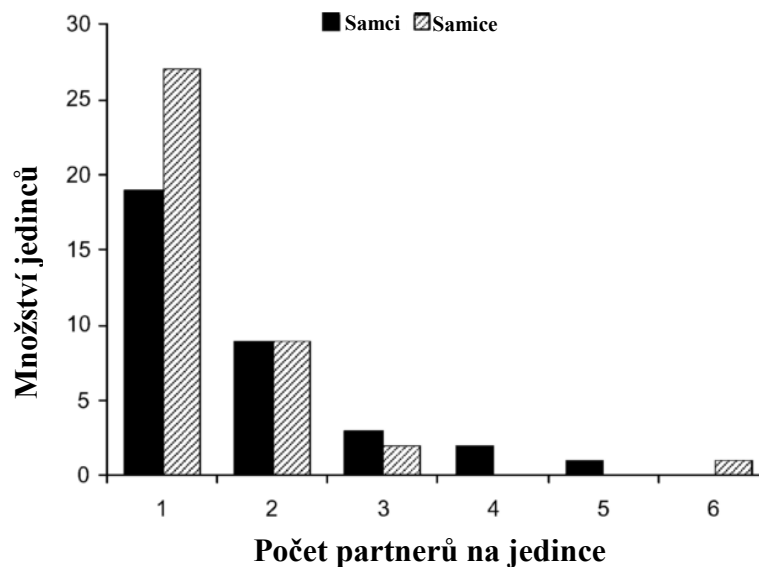
Oproti tomu teritoria v tropické oblasti jsou díky tamější sezóně mnohem více stabilní v prostoru a čase (Martínez a Gomez 2013) a ptačí druhy jsou tudíž obecně většinou krátkodobě i dlouhodobě asezónní. Mnoho ptačích druhů, které hnízdí v tropických oblastech, je tedy celoročními vlastníky teritorií (Lefebvre a kol. 1992, Stutchbury a kol. 2007, Freitas a Rodrigues 2012, Chiver a kol. 2015). Nevzácnými jsou i ti, kteří udržují během let stálé hranice – vlastníci víceletých teritorií (Rowan 1966, Greenberg a Gradwohl 1997, Jullien a Thiollay 1998, Woltmann a Sherry 2011). Tyto druhy většinou teritorium obhajují v páru a nazývají se permanentně monogamní (Freed 1987). Věrnost k teritoriu se totiž často pojí s věrností k partnerovi (Kunkel 1974).

Například sokolec pralesní (*Micrastur ruficollis*) a sokolec lesní (*Micrastur semitorqua*) obhajují svá tropická teritoria celoročně a jsou jim zcela věrní. Stejně tak i svým partnerům. Výměna teritoria byla u obou pohlaví pozorována výjimečně, a to v případě, že ovdovělý samec začal obhajovat nové teritorium s ovdovělou samicí (Thorstrom a kol. 2001).

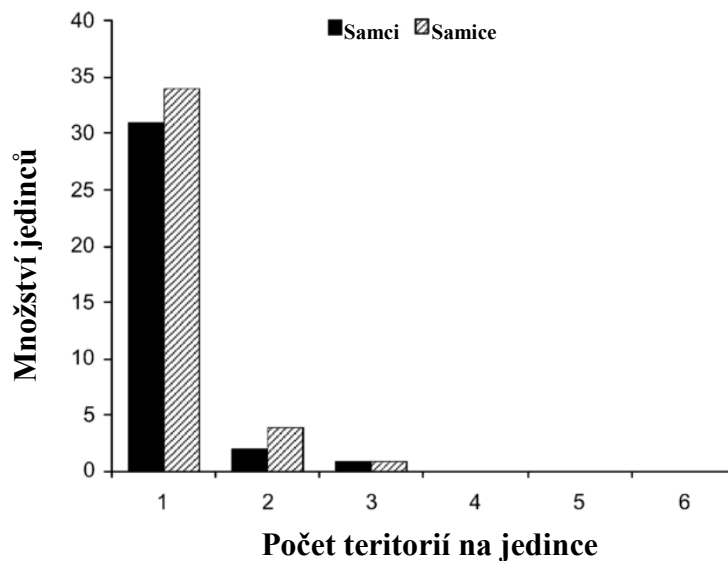
Jinak je tomu u lesňáčka pestrého (*Myioborus miniatus*). Ten je také druhem věrným svému teritoriu v rámci roku, dokonce i v rámci několika let. U něj však můžeme nalézt rozdíly mezi samci a samicemi. Zatímco samci tohoto druhu jsou svému teritoriu věrní, samice nikoliv.

V případě úmrtí nebo zmizení samce často samice původní teritorium opouští, vyhledá teritorium jiné a páří se s novým samcem (Mumme 2015).

Věrnost teritoriu se ovšem může lišit od věrnosti partnerovi. Střízlík amazonský (*Thryothorus leucotis*) je ptačí druh, který také vykazuje vysokou míru partnerské a teritoriální věrnosti v rámci let. Nicméně věrnost teritoriu byla mnohem vyšší než věrnost partnerovi, jak je patrné z obrázků č. 2 a č. 3 – porovnáním počtu partnerů s množstvím teritorií na jedince. Absolutní věrnost partnerovi i teritoriu platí pro ty, kteří již spolu zahrnili, i když měli možnost partnera i teritorium vyměnit. Což však může být způsobené tím, že po smrti partnera jedinci zůstávají na daném území a čekají na nového. Rozdíly ve věrnosti vykazovali mladí ptáci pocházející odjinud, u nichž skoro dvě třetiny jedinců měly tendenci před stálým zahrnčením svého partnera změnit. Mladí lokální jedinci zůstávali věrni – čerpali výhody plynoucí z možnosti zůstat poblíž známého území. Zároveň však tím, že byli vázáni na danou oblast, neměli tolik příležitostí pro výměnu partnerů (Gill a Stutchbury 2006).



Obrázek č. 2: Počet partnerů u samic a samců střízlíka amazonského. Upraveno dle Gill a Stutchbury (2006).



Obrázek č. 3: Počet teritorií u samic a samců střízlíka amazonského. Upraveno dle Gill a Stutchbury (2006).

Jak již bylo řečeno výše, ptačí druhy mírného pásu neobhajují většinou stabilně celoročně teritorium. S tím souvisí i fakt, že během reprodukčního období může docházet v reakci na klima ke zvětšování, ale i zmenšování teritoria (Møller 1990, Preston et al. 1998). Mohli bychom si tedy položit otázku, zdali se velikost tropických teritorií, tak jako v oblasti pásu mírného, mění v období hnízdění. Zvláště když na rozdíl od mírného pásu dochází v této oblasti u některých druhů k hnízdění v době sníženého množství potravy (Lefebvre a kol. 1992).

Například ve studii VanderWerf (1998) byl domovský okrsek šatovníka havajského (*Oreomystis mana*) mimo reprodukční období větší. Důvodem však mohla být snížená míra teritoriality po hnízdním období. Nicméně v mnoha studiích nebyla zaznamenána žádná změna ve velikosti tropického teritoria během reprodukčního období (Duca a Marini 2005, Duca a kol. 2006, Duca a Marini 2014). U lesňáčka sedmihláskovitého (*Basileuterus flaveolus*) nedocházelo ke změně dokonce ani přes značnou variabilitu v množství potravy (Duca a Marini 2005).

Výše popsané studie potvrzují skutečnost, že mnoho tropických ptačích druhů je stabilně teritoriální, a to jak z hlediska prostoru, tak z hlediska času.

2.2. Výměna teritorií

I když je stálost tropických teritorií velmi častá, lze nalézt mnoho druhů, u kterých tomu tak není. Kritérií souvisejících s obhajobou, změnou v teritoriu či jeho výměnou může být celá

řada. Například míra rozšíření druhu. Druhy běžnější jsou spíše stabilní v prostoru než druhy vzácnější (Stouffer 2007). Svou roli hraje i specializace daného druhu či možnosti oblasti. Například pitule zpěvná (*Myrmothera campanisona*) vyhledává teritoria v místech, kde došlo k pádům stromů. Když se po několika letech prostředí změní (oblast znovu zaroste), daná lokalita ji přestane vyhovovat a opustí ji (Stouffer 2007).

Greenberg a Gradwohl (1997) si také všimli, že i u celoročně a permanentně teritorium obhajujícího mravenčíka skvrnitohrdlého (*Epinecrophylla fulviventris*) docházelo k výměně teritorií. A to alespoň jednou za život u 37,5 % spíše mladších jedinců. Ti starší obhajovali své teritorium permanentně. Z toho lze usoudit, že mladší jedinci přelétají, vybírají si teritorium, a když jim vyhovuje, obhajují ho pak do konce života. Obecně lze říci, že jedinci mění svá teritoria, pokud jim daná oblast dostatečně nevyhovuje, ať už kvůli její nízké kvalitě nebo strukturní změně (Fedy a Stutchbury 2004).

Je zajímavé, že ačkoliv se vlastníci mění, hranice tropických teritorií často zůstávají neměnné (Gorrell a kol. 2005). Tato skutečnost je obzvláště zřetelná u ptáků, kteří žijí v mnoha druhových hejnech (Munn a Terborgh 1979, Powel 1989). Stejně tak například mravenčík tmavošedý (*Cercomacra tyrannina*) má převážně neměnné hranice teritorií i přes případnou výměnu vlastníka. Jedinci tohoto druhu svá teritoria většinou nezvětšují – při jejich výměně obsazují pouze volná (Morton a kol. 2000).

Při výměně teritorií se u ptačích druhů mírného a tropického pásu značně liší jejich obhajoba. Ke studiu obrany teritoria bylo v Krebs (1982) a Morton a kol. (2000) využíváno techniky odebrání vlastníka. Tento jedinec byl navrácen do jeho původního teritoria až po obsazení oblasti novým majitelem. V případě mírného pásu, kdy je obhajoba krátkodobá, sehrává rozhodující úlohu doba od nabytí. S rostoucím časem, se kterým nový majitel hájí získanou oblast, také roste možnost definitivního zisku (Krebs 1982). Avšak v oblasti tropické, kde jsou častá stabilní celoroční teritoria, krátký čas při jejich výměně a znovuzískání nehraje příliš roli. Například během pokusu s mravenčíkem tmavošedým a jeho odebráním z oblasti, noví vlastníci většinou vyměňovali své teritorium za toto uvolněné. Při případném sporu po návratu původního majitele tudíž měli možnost vrátit se na teritorium dřívější. Neměli tedy eventuálně tolik co ztratit. Oproti tomu původní vlastník neměl mnoho příležitostí ke změně – byl na teritorium celoročně a někdy i během let vázán. Situace pro něj byla složitější a ztratil by v dané chvíli víc (Morton a kol. 2000).

3. Potrava

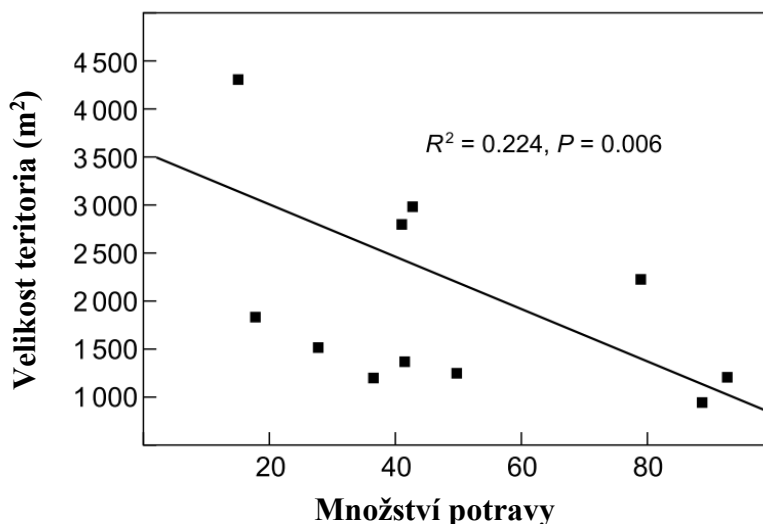
3.1. Vliv dostupnosti potravy

Tropické oblasti jsou specifické z hlediska své redukované sezónnosti, jak již bylo řečeno výše. Právě tato vlastnost je důvodem k rozdílné dostupnosti potravy ve srovnání s mírným pásem. Obecně může být v tropech během hnízdního období méně potravy ve formě hmyzu na jednotku zelené plochy oproti mírnému pásu. Z čehož tedy vyplývá, že v oblasti pásu mírného mohou být zdroje potravy v průměru vyšší (Thiollay 1988). V tropických oblastech většinou nenalézáme období zvýšeného množství potravy jako například v mírném pásu. Jsou tedy relativně stabilní v rámci celoroční potravní dostupnosti (Newmark a Stanley 2016). Výjimka může nastat například během období sucha, které zapříčiňuje nedostatek potravy. U některých druhů poté dochází ke zvětšování domovského okrsku (Greenberg a Gradwohl 1985, Lindsell 2001).

Totíž potravní dostupnost výraznou měrou ovlivňuje velikost teritoria. S rostoucím množstvím potravy se v tropické oblasti většinou teritorium zmenšuje, jak lze vidět na obrázku č. 4. (Atuo a Manu 2013, Newmark a Stanley 2016). Jedinec se totiž snaží udržovat teritorium takové, aby mu stačilo z hlediska jeho potravních nároků. Zatímco je tedy minimální velikost teritoria regulována možnostmi prostředí a jeho bohatostí na zdroje, maximální velikost teritoria je řízena mezidruhovou kompeticí (Hixon 1980). Jedinec tudíž musí nutně balancovat mezi zisky plynoucími z potravy a náklady spojenými s obhajobou území. A proto je většinou na zdroje bohatší teritorium menším (Atuo a Manu 2013, Newmark a Stanley 2016).

Zároveň se ziskem zdrojů souvisí i struktura prostředí, ve kterém jedinec potravu vyhledává (Newmark a Stanley 2016). Čím více mu prostředí strukturně vyhovuje, tím menší teritorium bude nucen kvůli zisku potravy obhajovat. Výhody plynoucí z obhajoby teritoria závisí nejen na dostupnosti, ale také na rozložení a znovu obnovitelnosti zdrojů (Atuo a Manu 2013).

Pokud jsou zisky z dané oblasti příliš malé a ztráty spojené s obhajobou rozsáhlého území příliš velké, je pro některé jedince výhodnější vzdát se na určitou dobu obhajoby teritoria (Pyke 1979). Například někteří mravenčíci šedolemí (*Myrmeciza longipes*) zcela opouštějí své teritorium během období nedostatku. A využívají zalétání do okolí pro větší zisk potravy (Fedy a Stutchbury 2004).



Obrázek č. 4: Vztah mezi velikostí teritoria (m²) a množstvím potravy u strnada skalního (*Emberiza tahapisi*). Upraveno dle Atuo a Manu (2013).

3.2. Vliv potravní specializace

Snížená míra sezónnosti v tropických oblastech ovlivňuje i specializaci ptačích druhů na podmínky prostředí. Svými vlastnostmi umožňuje mnohem širší variabilitu ve využití prostoru k získu potravy (Karr 1975). V tropických oblastech nejsou ve velkém zastoupené pouze hmyzožravé ptačí druhy, jak je tomu v mírném pásu, ale i druhy celoročně vázané na získání potravy například z nektaru či plodů (Terborgh a kol. 1990). Ty jsou v tropech relativně stále dostupné. Druhy z tropů jsou tedy oproti druhům z mírného pásu více specializované horizontálně i vertikálně ve výběru oblasti. Zároveň u nich nalézáme menší mezidruhový překryv v rámci prostoru než u ptačích druhů v mírném pásu (Marra a Remsen 1997).

Vyvstává tedy otázka, jestli různé potravní specializace ovlivňují rozdílně velikost teritorií. V rozsáhlé studii Terborgh a kol. (1990) byla zaznamenána odlišná velikost teritoria vzhledem ke specializaci mezi hmyzožravými a všežravými druhy. Zatímco hmyzožraví měli průměrnou velikost teritoria 14 ha, všežraví, se stejnou průměrnou hmotností těla, měli teritorium menší – 11 ha. Z toho lze usuzovat, že všežravé druhy díky svému dostupnějšímu výběru naleznou snáze potravu na jednotce plochy. Obecně lze říci, že velikost teritoria u druhů stejně specializovaných, ovlivňuje obecná dostupnost daného zdroje v tropické oblasti.

Dále podle Terborgh a kol. (1990) velké druhy datlovitých s průměrnou hmotností 160 g obhájovali teritorium v průměru o velikosti 43 ha, ale například ptáci hledající potravu v listí s hmotností 23 g obhájovali teritorium pouze 8 ha. Tedy, co se týče velikosti teritoria v rámci stejně specializovaných druhů, lze říci, že odpovídá hmotnosti těla.

4. Vliv nadmořské výšky

Často jsou tropické oblasti brány jako geograficky velmi si podobné, co se týče pestrosti, druhové bohatosti i velikosti teritorií. Ovšem není tomu tak vždy. Tyto vlastnosti totiž ovlivňuje nejen zeměpisná šířka, ale i jiné faktory jako například nadmořská výška.

V mnoha studiích bylo vyzorováno, že se zvyšující se nadmořskou výškou klesá druhová bohatost (Stevens 1992, Kattan a Beltran 2002, Kikuchi 2009). Důvodem může být zřejmě vyšší nadmořská výška nevyhovující stejně všem druhům, například kvůli odlišné potravní struktuře. Současně je i migrace do těchto míst omezena (Stevens 1992).

Složitější to však je s velikostí domovských okrsků a teritorií. Ty souvisí právě s druhovou bohatostí. Dá se říci, že v momentě, kdy začne docházet k výraznějšímu snižování diverzity, domovské okrsky (Stevens 1992) se stejně jako teritoria začnou zmenšovat (Kattan a Beltran 2002, Kikuchi 2009). Totiž zároveň se snižováním diverzity dochází ke zvyšování hustoty jedinců v rámci druhu (Kattan a Beltran 2002, Kikuchi 2009). Ta je nejspíše způsobena tím, že jedinci obývají volný ekologický prostor (hustotní kompenzace *sensu* MacArthur a kol. 1972). Podle studie Kikuchi (2009) tato místa uvolňují například ptáci zvaní *ant followers* (ptáci sledující mravence) a dovolují tak expanzi guildy hmyzožravých ptáků. Vnitrodruhová kompetice je zde silnější než mezidruhová. A proto nižší počet druhů, a tedy vyšší dostupnost potravy pro konkrétního jedince, zřejmě umožňuje obhajovat menší teritoria.

Nicméně je nutné dodat, že v nadmořské výšce přibližně okolo 3200 m n. m. se teritoria začínají znovu zvětšovat. Dochází k tomu především kvůli nízké produktivitě prostředí. Jedincům již malé teritorium nestačí a jsou nuceni obhajovat větší (shrnuto ve Stevens 1992).

Avšak je nutné dodat, že všechny tyto parametry související s nadmořskou výškou včetně velikosti teritoria jsou ovlivňovány i klimatem, historií vývoje, a především druhovou specifitou (Kikuchi 2009).

5. Vliv umístění v dané oblasti

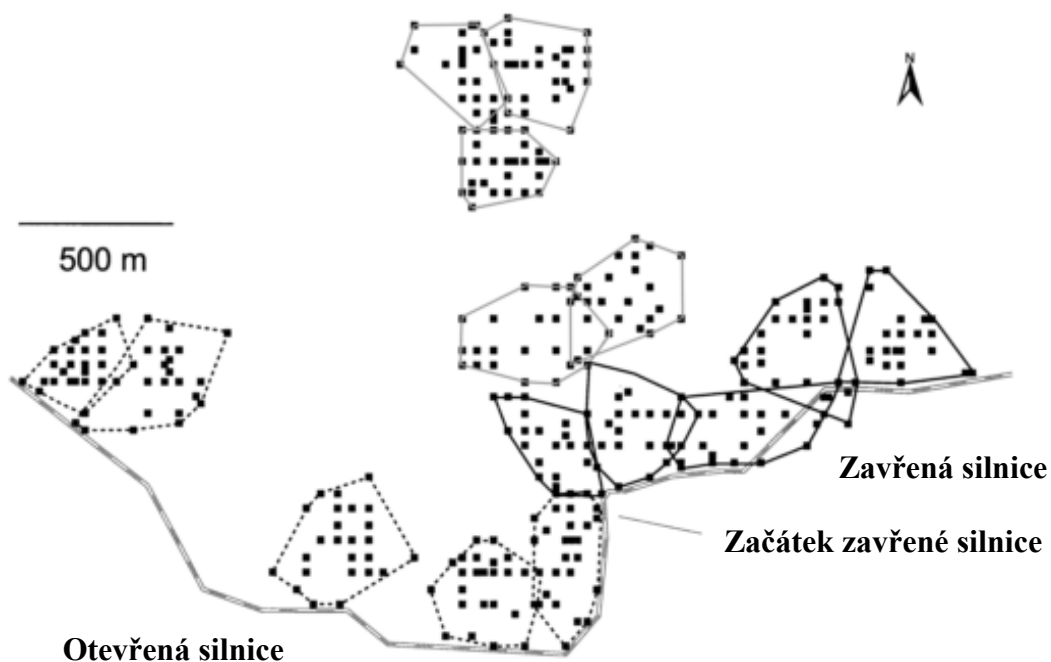
Výběr teritoria a velikost domovského okrsku bezpochyby ovlivňuje daná lokalita, ve které se teritorium nachází. Ptáci si volí území pro ně výhodná a podle jejich vlastností uzpůsobují svá teritoria (Duca a kol. 2006).

Jedním z parametrů, který při výběru teritoria jedinec může řešit je orientace vůči centru či okraji lesa (Willis 2001). Můžeme si proto klást otázku, zdali hranice a vzdálenost od nich ovlivňují tropická teritoria a jejich velikost.

Hranice oblasti mohou být tvořeny přirozenými bariérami, jako jsou změna vegetace, řeka, bažina či skála, ale i umělými překážkami jako je silnice. Právě silnice jsou bezpochyby výrazně rušícím prvkem v tropických teritoriích. Na ptačí druhy mají bezesporu negativní vliv. Jsou například důvodem ztráty území. Dále mohou být příčinou zvýšené mortality, ať už kvůli srážkám s vozidly, ale i sekundárně kvůli fragmentaci kterou v prostředí způsobují (Trombulak a Frisell 2000). Pokud se totiž zmenšuje prostor, a tudíž i domovský okrsek nebo teritorium, jedinci mohou hůře naplňovat své potravní požadavky či mohou být vystaveni zvýšené predaci. U druhů, kteří obtížně migrují na lepší místa poté dochází ke zvýšené lokální extinkci (Stouffer a Bierregaard 1995).

Studie Develey a Stouffer (2001) na pěti druhově smíšených ptačích hejnech v brazilském Amazonském lese uvádí, že aktivně užívaná komunikace vytvářela ostré hranice teritorií. Vznikla tak bariéra, nikoliv vždy absolutní. Protože některé druhy, jako například mravenčík popelavý (*Thamnomanes caesius*), jsou schopné cestu v provozu snadno překonávat. Mohou využívat jako teritoria i oblasti na druhé straně, což může být výhodou (Develey a Stouffer 2001).

Tato studie dále zkoumala teritoria i po uzavření vozovky a případnou regeneraci ekosystému. Uzavření komunikace způsobilo změnu v hranicích teritorií. Dvě, původně na jedné straně omezená, hejna byla po zrušení provozu schopna přelétat, udržovat teritoria i na druhé straně silnice a čerpat tak výhody z těchto oblastí. Jak lze vidět na obrázku č. 5, kdy se někteří jedinci z dvou hejn nachází i na druhé straně zavřené silnice. Naproti tomu zbylá tři hejna zůstávala pouze na původní straně. Neschopnost migrace byla nejspíše způsobena tím, že ptáci byli striktně naučení, že silnice je ostrou hranicí teritoria (Develey a Stouffer 2001).



Obrázek č. 5: Vliv silnice na hranice teritorií. Jedinci značení body (30/hejno). Předpokládaný domovský okrsek hejna značen plnou černou čarou pro hejna v blízkosti uzavřené silnice, plnou šedou barvou pro hejna uvnitř lesa a přerušovanou čarou pro hejna v blízkosti funkční komunikace. Pozorovaní jedinci blíže jak 50 m značení jedním bodem. Upraveno podle Develey a Stouffer (2001).

Develey a Stouffer (2001) si také všimli, že u druhově smíšených hejn v brazilském Amazonském lese se nemění velikost teritoria či složení hejn ve vztahu k silnici. Naopak u ohniočka trojpráskovaného (*Pyriglena leucoptera*) silnice, a tedy i hranice oblasti vliv na teritorium měla. Bylo tomu tak v nejcitlivějším – hnízdním období, kdy minimální vzdálenost od okraje vozovky jedinci zvětšili až o 50 m. Silnice zřejmě měla kvůli svému hluku rušící vliv a jedinec byl nucen posouvat centrum svého pohybu dále od aut (Duca a kol. 2006). Obecně jsou totiž největší dopady hranic území na ptačí druhy ve vzdálenosti od 0 do 50 m (Lindenmayer a Fischer 2006).

Nicméně co se týče přirozených hranic lesa, tak například Mathias a Duca (2016), kteří svou studii prováděli na šesti vybraných druzích v širším okraji tropického lesa až do vzdálenosti 100 m, závislost mezi velikostí teritoria a distancí okraje lesa neprokázali.

Stejně tak Duca a Marini (2005) si všimli, že u lesňáčka sedmihláskovitého není ovlivněna velikost teritoria hranicí lesa. I přesto u jeho samců docházelo k vyšším reprodukčním úspěchům při obhajobě teritoria na okraji lesa. Avšak to zcela neodpovídá

logické domněnce, že na okrajích oblastí je vyšší predační riziko, méně potravy, a proto budou jedinci spíše vyhledávat teritoria ve středu oblastí. Samičky by si poté raději měly vybírat samce obývající teritoria v centru lesa. A ti by podle této teorie měli mít vyšší reprodukční šanci. Takto to platí u ptačích druhů, kteří nejsou specializováni na obývání hranic. Pro ně může být takové teritorium problematické a musí ho následně udržovat větší. Jsou totiž v zisku potravy limitováni uzavřeností prostoru z jedné strany (Willis 2001). Tyto druhy mají i nižší reprodukční úspěchy samců na okrajích areálů. Avšak lesňáček sedmihláskovitý je na okrajích více úspěšný, protože je jejich specialistou (Duca a Marini 2005). Velikost a umístění teritoria tedy úzce souvisí nejen s vlastnostmi dané oblasti a charakterem jejího ohraničení specializací, ale především s odlišnostmi v rámci druhu.

6. Vliv hustoty populace

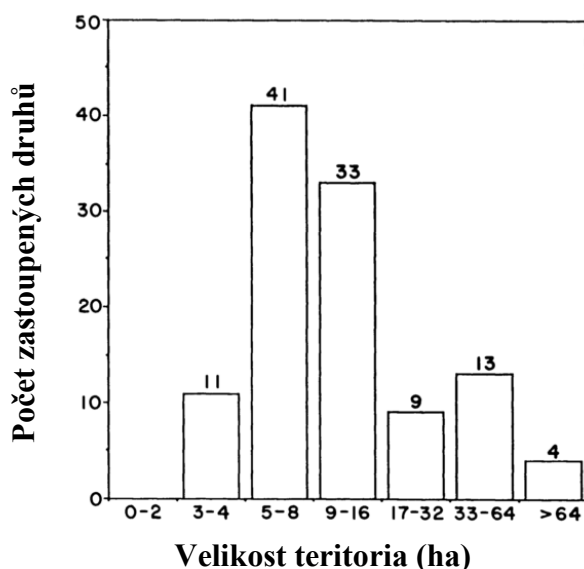
Dalším z faktorů ovlivňujících výraznou měrou velikost teritoria je hustota populace. Ta je v tropických oblastech specifická tím, že oproti mírnému pásu je počet jedinců jednoho druhu na jednotku plochy nižší (Terborgh a kol. 1990, Robinson a kol. 2000, Stouffer 2007). Lze spekulovat o mnoha důvodech proč tomu tak může být – například větší rozmanitostí prostředí i druhů. Mnoho studií potvrzuje, že oproti pásu mírnému, je zde mnohem vyšší druhová bohatost (MacArthur a kol. 1966, Terborgh a kol. 1990, Stouffer 2007). Z čehož vyplývá, že důvodem může být i vyšší mezidruhová kompetice či vysoký predační tlak na druh (Thiollay 1994). Svou roli by mohlo hrát i omezené množství zdrojů pro konkrétního specialistu.

Při určování hustoty v tropických oblastech je vždy nutné brát v potaz velikost teritorií, které dané druhy obhajují. Například, výsledky studií v oblasti Cocha Cashu v Peru (Terborgh a kol. 1990, Robinson a Terborgh 1995) a oblasti Limbo v Panamě (Karr 1971) se velmi různí. Naznačují totiž téměř dvojnásobnou populační hustotu ve prospěch oblasti Limbo – 1800 párů/100 ha (Karr 1971). Podle Terborgha (1990) ale rozdílných výsledků Karr (1971) dosáhl zvolením příliš malé oblasti vymezené pro výpočet populační hustoty ptáků v celém lese – 2 ha. Teritoria tropických ptáků jsou však často větší než 2 ha (Robinson a Terborgh 1995, Jullien a Thiollay 1998, Stouffer 2007, Freitas a Rodrigues 2012, Duca a Marini 2014, Newmark a Stanley 2016). Podle rozsáhlé studie Terborgh a kol. (1990) žádný jím studovaný druh neměl teritorium menší než 3 ha, jak lze vidět na obrázku č. 6. Vzniklá metodická chyba tedy mohla vést k určení vyšší populační hustoty, protože teritoria nebyla celá zahrnuta ve studované oblasti.

Nicméně je nutné dodat, že v tropickém pásu samozřejmě nalezneme rozdíly v hustotách populací. Ty odlišně ovlivňují velikost teritorií. Jedinci v nižší populační hustotě často obhajují teritoria větší. Naopak v oblastech, kde je více jedinců na jednotku plochy, jsou jejich teritoria menší (Duca a kol. 2006). Rozdíl ve velikosti teritoria dle hustoty populace může být v tropické oblasti i trojnásobný (Fedy a Stutchbury 2004).

Kontrasty ve velikosti teritoria jsou zřejmě způsobené kvalitou prostředí, které se jedinci přizpůsobují. Oblasti hustě obydlené jsou často velmi bohaté na zdroje. V těchto žádaných místech jsou jedinci většinou i ve velmi dobré kondici. Dochází zde totiž k silné kompetici o zdroje, a tudíž i o velikost teritoria. Jinak je tomu však u oblastí na zdroje chudých a často řídko obývaných. Druhy zde tolik nebojují o prostor. Zároveň si mohou díky volnému prostoru dovolit mít teritorium větší. Tuto domněnku potvrzuje i fakt, že v oblastech volněji osídlených jedinci tráví mnohem více času mimo teritorium než v oblastech hustě obydlených. Mají totiž

i větší domovský okrsek. Důvodem může být především nutnost hledání a zisku potravy (Fedy a Stutchbury 2004).



Obrázek č. 6: Rozložení velikostí teritorií 111 měřených ptačích druhů. Průměrná velikost teritoria byla 9 ha. Upraveno podle Terborgh a kol. (1990).

V oblastech s vysokou hustotou jedinců, právě kvůli malému prostoru pro obhajobu teritorií, dochází často k překryvům teritorií. Pokud to jsou překryvy mezidruhové, nemusí to příliš vlastníkům vadit. V případě, že jsou dané druhy jinak specializované v získávání potravy, většinou si tolik nekonkurují. Podle Thiollay (1994) mohou být zástupci některých kompetitivních rodů (např. *Poliophtila* či *Veniliornis*) vytlačeni hojnějším druhem ze svého prostředí. Také například překryv teritorií mravenčíka proměnlivého (*Thamnophilus caerulescens*) a mravenčíka prostého (*Dysithamnus mentalis*) byl pouze bezmála 7%. Oproti tomu mezi ohňočkem trojpáskovaným a mravenčíkem proměnlivým byl vypořádan překryv až téměř 30 % (Mathias a Duca 2016). Z toho lze usuzovat, že si vlastníci teritoria brání tak, aby měli zachované zdroje potravy.

Naopak vnitrodruhový překryv není příliš častý (Duca a kol. 2006, Mathias a Duca 2016). Docházelo by totiž k přílišné kompetici o zdroje, které daný druh využívá.

Duca a kol. (2006) si dále všimli, že mravenčík prostý oproti jiným druhům obhájoval ve studované oblasti teritoria menší, než odpovídalo jeho hustotě. Důvodem je nejspíše to,

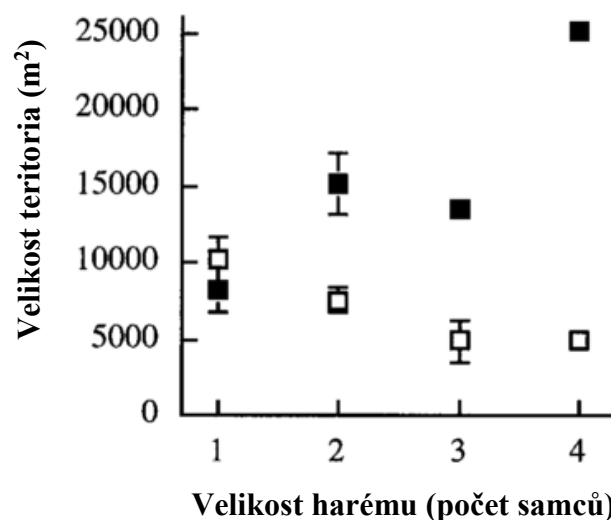
že mravenčíka prostého negativně ovlivňovala fragmentace oblasti. Je k ní zřejmě mnohem více citlivý. V jiných oblastech bychom ho zřejmě našli ve vyšší hustotě a se srovnatelně velkým teritoriem (Duca a kol. 2006). Hustota tedy není jediným hlavním faktorem ovlivňujícím velikost teritoria (Duca a Marini 2005).

7. Vliv polyandrie

Polyandrie je u ptačích druhů méně častým, ale velmi zajímavým a v mnohém odlišným vztahem v rozmnožování. Polyandrické samice mají více samců. Například u tropického ostnáka hnědoocasého mohou mít samice až čtyři samce. Z každým z nich se páří a samci se následně starají o vajíčka a mláďata (Butchart 2000).

Velikost a rozmístění teritorií polyandrických samic ovlivňuje právě počet samců v harému. Čím jsou harémy větší, tím větší jsou i teritoria samic. Není tomu tak ale u samců. U nich se naopak se zvětšujícím harémem samice velikost jejich teritoria zmenšuje, jak je patrné z obrázku č. 7 (Butchart a kol. 1999). Podle Osborne a Bourne (1977) mají monogamní samci tohoto druhu teritoria větší než samci polyandričtí. Důvodem je nejspíše vyšší hustota samců v teritoriu jedné samice.

Obhajoba teritoria vůči sousedům a chování s ní související bylo u ostnáka hnědoocasého pozorováno ve větší míře u samců než u samic, a to zejména v období zvýšeného zájmu opačného pohlaví. Vysvětlením by mohlo být, že samice jsou zřejmě méně agresivní, protože nově příchozí mohou být jejich potenciální partneři. A čím více partnerů samice bude mít, tím více se rozmnoží. Také u samců byla nalezena až 80% tolerance vletů sousedních samic do jejich teritorií. Totiž i samci aktivně mění rozložení a velikost teritorií samic – změnou partnerky (Butchart a kol. 1999).



Obrázek č. 7: Vztah mezi průměrnou velikostí teritoria a velikostí harému pro samice (značeny černě) a samce (značeni bíle) u ostnáka hnědoocasého. Upraveno dle Butchart a kol. (1999).

Závěr

Výzkum ptačích druhů v tropických oblastech nedosahuje ve srovnání s výzkumem v oblastech mírného pásu ani zdaleka takového rozsahu, jenž by si zasloužil. Přitom je zajímavé a studie tomu i nasvědčují, že velikost a stabilita ptačích teritorií se v obou pásech výrazně liší (Terborgh a kol. 1990, Robinson a kol. 2000, Greenberg a Gradwohl 1986). Příčinou tohoto rozdílu je zejména stabilnější klima v oblasti tropické. Díky němu jsou ptačí druhy mnohem více stálé v obhajobě (Greenberg a Gradwohl 1986). Nejen, že oproti ptačím druhům pásu mírného většinou hájí teritoria celoročně, hojná je však u nich i víceletá obhajoba, stejně jako věrnost partnerovi (Rowan 1966). Nicméně i u tropických ptačích druhů může docházet k výměně partnerů či teritorií, například z důvodu nedostatku potravy či strukturní změny prostředí (Fedy a Stutchbury 2004). I přesto jsou tropická teritoria často stabilní nejen v čase, ale i v prostoru. Kupříkladu dojde-li k výměně vlastníka, hranice tropických teritorií většinou zůstávají neměnné (Gorrell a kol. 2005).

Rozloha teritoria je především ovlivňována velikostí vlastníka a potravní dostupností. Jedinci větších rozměrů, stejně jako početnější skupiny, totiž mají vyšší potravní nároky, a proto také obhajují rozsáhlejší území (Duca a kol. 2006, Duca a Marini 2014). Obecně se však teritoria zmenšují se zvyšující se kvalitou prostředí a množstvím potravy (Atuo a Manu 2013).

S tím zřejmě souvisí i poznatek, že teritoria tropických ptáků jsou obvykle mnohonásobně větší než u ptáků mírného pásu (Terborgh a kol. 1990, Robinson a kol. 2000). Pravděpodobně kvůli rychlému obratu zdrojů v prostředí a například nižší potravní nabídce ve srovnání s obdobím jara v mírném pásu, je možné, že je v tropických oblastech celkově méně potravy. Pro ptačí druhy je tedy výhodnější obhajovat území větší. Na odlišnostech teritorií se velkou měrou podílí i vysoká druhová bohatost a nízká hustota v rámci druhu (Terborgh a kol. 1990, Stouffer 2007). Totiž v oblastech s nižší hustotou jedinců, mnohdy méně kvalitních, vlastníci mohou či jsou z nedostatku potravy dokonce nuceni obhajovat území větší (Duca a kol. 2006).

Samozřejmě i v tropických oblastech lze nalézt rozdíly ve velikosti teritorií v rámci druhu. Jak je zmíněno výše, příčinou může být například odlišná hustota jedinců v dané oblasti či dostupnost zdrojů, ale také vliv nadmořské výšky. S rostoucí nadmořskou výškou dochází ke snižování druhové bohatosti (Kikuchi 2009). Zbylí jedinci tedy mohou využívat více potravních zdrojů, a zmenšovat teritoria až do chvíle, kdy jim prostředí přestane stačit. Poté jsou znovu nuceni teritoria zvětšovat. Též může mít vliv umístění v dané oblasti a její hranice

(Develey a Stouffer 2001, Duca a kol. 2006). Zdá se však, že spíše z hlediska rozložení než velikosti.

Zajímavá jsou také tropická teritoria polyandrických ptačích druhů. Zatímco teritorium samice se s rostoucím počtem samců v harému zvětšuje, teritoria konkrétních samců jsou menšími (Butchart a kol. 1999).

Bohužel je chybou, že většina našich znalostí o ekologii ptačích druhů pochází z výzkumů v mírném pásu a mnohdy může zkreslovat i závěry ze studií věnujících se druhům tropickým. Přitom celá problematika tropických teritorií je obzvláště zajímavá a svými výsledky často i překvapující. Snad právě proto by ji měl být dán celkově větší prostor v ornitologických studiích.

Reference

- Atuo, F. & Manu, S., 2013. Territory size and habitat selection of Cinnamon – breasted Rock Bunting *Emberiza tahapisi* in Nigeria. *Ostrich*, 84(1), pp.71–78.
- Brown, J.L. & Orians, G.H., 1970. Spacing Patterns in Mobile Animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, pp.239–262.
- Butchart, S.H.M., Seddon, N. & Ekstrom, J.M.M., 1999. Polyandry and competition for territories in bronze-winged jacanas. *Journal of Animal Ecology*, 68(5), pp.928–939.
- Butchart, S.H.M., 2000. Population structure and breeding system of the sex-role reversed, polyandrous Bronze-winged Jacana *Metopidius indicus*. *Ibis*, 142(1), pp.93–102.
- Chiver, I., Stutchbury, B.J.M. & Morton, E.S., 2015. The function of seasonal song in a tropical resident species, the Red-throated Ant-tanager (*Habia fuscicauda*). *Journal of Ornithology*, 156(1), pp.55–63.
- Develey, P.F. & Stouffer, P.C., 2001. Effects of roads on movements by understory birds in mixed-species flocks in Central Amazonian Brazil. *Conservation Biology*, 15(5), pp.1416–1422.
- Duca, C. & Marini, M.Â., 2005. Territory size of the flavescent warbler, *Basileuterus flaveolus* (Passeriformes, Emberizidae), in a forest fragment in Southeastern Brazil. *Lundiana*, 6(1), pp.29–33.
- Duca, C., Guerra, T.T.J. & Marini, M.Â., 2006. Territory size of three Antbirds (Aves, Passeriformes) in an Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(3), pp.692–698.
- Duca, C. & Marini, M.Â., 2014. Territorial system and adult dispersal in a cooperative-breeding tanager. *The Auk*, 131(1), pp.32–40.
- Emlen, S.T. & Wrege, P.H., 2004. Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in Wattled jacana (*Jacana jacana*), a sex-role-reversed shorebird in Panama. *The Auk*, 121(2), pp.391–403.
- Fedy, B.C. & Stutchbury, B.J.M., 2004. Territory switching and floating in white-bellied antbird (*Myrmeciza longipes*), a resident tropical passerine in Panama. *The Auk*, 121(2), pp.486–496.
- Freed, L.A., 1987. The Long-Term Pair Bond of Tropical House Wrens: Advantage or Constraint? *The American Naturalist*, 130(4), pp.507–524.
- Freitas, G.H.S. de & Rodrigues, M., 2012. Territory distribution and habitat selection of the Serra Finch (*Embernagra longicauda*) in Serra do Cipó, Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124(1), pp.57–65.

- Gill, S.A. & Stutchbury, B.J.M., 2006. Long-term mate and territory fidelity in neotropical buff-breasted wrens (*Thryothorus leucotis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), pp.245–253.
- Gill, F.B., 2007. Ornithology. 2nd ed. New York: W. H. Freeman and Company, pp. 309.
- Gorrell, J. V., Ritchison G. & Morton E.S., 2005. Territory size and stability in a sedentary neotropical passerine: is resource partitioning a necessary condition? *Source Journal of Field Ornithology*, 76(4), pp.395–401.
- Greenberg, R. & Gradwohl, J., 1985. A Comparative Study of the Social Organization of Antwrens on Barro Colorado Island, Panama. *Ornithological Monographs*, (36), pp.845–855.
- Greenberg, R. & Gradwohl, J., 1986. Constant Density and Stable Territoriality in Some Tropical Insectivorous Birds. *Oecologia*, 69(4), pp.618–625.
- Greenberg, R. & Gradwohl, J., 1997. Territoriality, Adult Survival, and Dispersal in the Checker-Throated Antwren in Panama. *Journal of Avian Biology*, 28(2), pp.103–110.
- Hixon, M.A., 1980. Food production and competition density as the determinants of feeding territory size. *The American Naturalist*, 115(4), pp.510–530.
- Jullien, M. & Thiollay, J.M., 1998. Multi-species territoriality and dynamic of neotropical forest understorey bird flocks. *Journal of Animal Ecology*, 67(2), pp.227–252.
- Karr, J.R., 1971. Structure of Avian Communities in Selected Panama and Illinois Habitats. *Ecological Monographs*, 41(3), pp.207–233.
- Karr, J. R., 1975. Production, energy pathways and community diversity in forest birds. V: Golley, F. B. and Medina, E. (eds). *Tropical ecological systems*. New York: Springer-Verlag, pp. 161-176.
- Kattan, G. & Beltran, J.W., 2002. Rarity in antpittas: territory size and population density of five *Grallaria* spp. in a regenerating habitat mosaic in the Andes of Colombia. *Bird Conservation International*, 12, pp.231–240.
- Kaufmann, J.H., 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*, 58(1), pp.1–20.
- Kikuchi, D.W., 2009. Terrestrial and understorey insectivorous birds of a Peruvian cloud forest: species richness, abundance, density, territory size and biomass. *Journal of Tropical Ecology*, 25(5), pp.523–529.
- Krebs, J.R., 1982. Territorial defence in the Great Tit: does the resident always win? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11(3), pp.185–194.
- Krebs, J. R. & Davies N. B., 1993. An introduction to behavioural ecology. 3rd ed. Oxford: Blackwell Publishing, pp. 291–298.

- Kricker, J., 2011. Tropical Ecology. Princeton: Princeton University Press, pp. 27–33.
- Kunkel, P., 1974. Mating systems of tropical birds: the effects of weakness or absence of external reproduction-timing factors, with special reference to prolonged pair bonds. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 34, pp.265–307.
- Lefebvre, G., Poulin, B. & McNeil, R., 1992. Settlement period and function of long-term territory in Tropical Mangrove passerines. *The Condor*, 94(1), pp.83–92.
- Lindenmayer, D. & Fisher, J., 2006. Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis. Washington, D.C.: Island Press, pp.117.
- Lindsell, J.A., 2001. The ranging behaviour of a tropical forest terrestrial insectivore: the Scaly-breasted Illadopsis. *Ostrich*, 15, pp.92–97.
- MacArthur, R., Recher, H. & Cody, M., 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. *The American Naturalist*, 100(913), pp.319–332.
- MacArthur, R., M., Diamond, J., M. & Karr, J.R., 1972. Density Compensation in Island Faunas. *Wiley on behalf of the Ecological Society of America*, 53(2), pp.330–342.
- Marra, P.P. & Remsen, J.V., 1997. Insights into the Maintenance of High Species Diversity in the Neotropics: Habitat Selection and Foraging Behavior in Understory Birds of Tropical and Temperate Forests. *Ornithological Monographs*, 48, pp.445–483.
- Martínez, A.E. & Gomez, J.P., 2013. Are Mixed-Species Bird Flocks Stable through Two Decades? *The American Naturalist*, 181(3), pp.53–59.
- Mathias, L.B. & Duca, C., 2016. Territoriality of Six Thamnophilidae Species In A Cloud Forest In Southeastern Brazil. *The Wilson Journal of Ornithology*, 128(4), pp.752–759.
- Møller, A.P., 1990. Changes in the size of avian breeding territories in relation to the nesting cycle. *Animal Behaviour*, 40(6), pp.1070–1079.
- Morton, E.S., Derrickson, K.C. & Stutchbury, B.J.M., 2000. Territory switching behavior in a sedentary tropical passerine, the dusky antbird (*Cercomacra tyrannina*). *Behavioral Ecology*, 11(6), pp.648–653.
- Mumme, R.L., 2015. Demography of Slate-throated Redstarts (*Myioborus miniatus*): A non-migratory Neotropical warbler. *Journal of Field Ornithology*, 86(2), pp.89–102.
- Munn, C.A. & Terborgh, J.W., 1979. Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor*, 81(4), pp.338–347.
- Newmark, W.D. & Stanley, T.R., 2016. The influence of food abundance, food dispersion and habitat structure on territory selection and size of an Afrotropical terrestrial insectivore. *Ostrich*, 87(3), pp.199–207.
- Nice, M.M., 1941. The Role of Territory in Bird Life. *American Midland Naturalist*, 26(3), pp.441–487.

- Osborne, D. & Bourne, G., 1977. Breeding behavior and food habits of the wattled jacana. *The Condor*, 79(1), pp.98–105.
- Powell, G.V.N., 1989. On the possible contribution of mixed species flocks to species richness in neotropical avifaunas. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(6), pp.387–393.
- Preston, K.L., Mock P.J., Grishaver M.A., Bailey E.A. & King D.F., 1998. California Gnatcatcher territorial behavior. *Western birds*, 29, pp.242–257.
- Pyke, G.H., 1979. The Economics of Territory Size and Time Budget in the Golden-Winged Sunbird. *The American Naturalist*, 114(1), p.131.
- Robinson, S.K. & Terborgh, J., 1995. Aggression and Habitat Selection by Amazonian Birds. *Journal of Animal Ecology*, 64(11), pp.1–11.
- Robinson, W.D., Brawn, J.D. & Robinson, S.K., 2000. Forest bird community structure in central Panama: influence of spatial scale and biogeography. *Ecological Monographs*, 70(2), pp.209–235.
- Rowan, M.K., 1966. Territory as a density-regulating mechanism in some South African birds. *Ostrich Supplement*, 6, pp.397–408.
- Stevens, G.C., 1992. The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. *The American Naturalist*, 140(6), pp.3–911.
- Stouffer, P.C. & Bierregaard, R.O., 1995. Use of Amazonian Forest Fragments by Understory Insectivorous Birds. *Ecological Society of America*, 76(8), pp.2429–2445.
- Stouffer, P.C., 2007. Density, territory size, and long-term spatial dynamics of a guild of terrestrial insectivorous birds near Manaus, Brazil. *The Auk*, 124(1), pp.291–306.
- Stutchbury B. J. M. & Morton E. S., 2001. Behavioral ecology of tropical birds. San Diego: Academic Press, pp 1–8.
- Stutchbury, B.J.M., Morton, E.S. & Woolfenden, B., 2007. Comparison of the mating systems and breeding behavior of a resident and a migratory tropical flycatcher. *Journal of Field Ornithology*, 78(1), pp.40–49.
- Terborgh, J., Robinson, S.K., Parker, T.A., Munn, C.A. & Pierpont, N., 1990. Structure and Organization of an Amazonian Forest Bird Community. *Ecological Society of America*, 60(2), pp.213–238.
- Thiollay, J.M., 1988. Comparative foraging success of insectivorous birds in tropical and temperate forests: ecological implications. *Oikos*, 53, pp.17–30.
- Thiollay, J.M., 1994. Structure, density and rarity in an Amazonian rainforest bird community. *Journal of Tropical Ecology*, 10(4), pp.449–481.

- Thorstrom, R., Morales, C. & Ramos, J., 2001. Afidelity to territory, nest site and mate, survivorship, and reproduction of two sympatric forest-falcons. *Journal of Raptor Research*, 35(2), pp.98–106.
- Trombulak, S.C. & Frissell, C. a, 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14(1), pp.18–30.
- VanderWerf, E.A., 1998. Breeding Biology and Territoriality of the Hawaii Creeper. *The Condor*, 100(3), pp.541–545.
- Willis, E.O., 2001. Birds of a eucalyptus woodlot in interior São Paulo. *Brazilian Journal of Biology*, 63(1), pp.141–158.
- Woltmann, S. & Sherry, T.W., 2011. High Apparent Annual Survival and Stable Territory Dynamics of Chestnut-Backed Antbird (*Myrmeciza exsul*) in a Large Costa Rican Rain Forest Preserve. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123(1), pp.15–23.