

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Faktory ovlivňující velikost domovského okrsku u ptáků

Bakalářská práce

Autor: **Barbora Vrbová**

R13568 – Chemie – Biologie

prezenční studium

Vedoucí práce: **prof. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.**

Olomouc 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením prof. RNDr. Tomáše Grima, Ph.D. a veškeré použité zdroje jsem uvedla v seznamu literatury.

V Olomouci dne:

Podpis autora:

Poděkování:

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé práce prof. RNDr. Tomáši Grimovi, Ph.D. za cenné rady, komentáře a doporučení literárních zdrojů.

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora: Barbora Vrbová

Název práce: Faktory ovlivňující velikost domovského okrsku u ptáků

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: prof. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2016

Abstrakt

Cílem této práce je shrnout vliv faktorů prostředí a individuálních faktorů na velikost domovského okrsku u ptáků, na základě rešerše dříve publikovaných prací. Jedním z faktorů prostředí je charakter půdního pokryvu. U druhů, které jsou vázány na specifický půdní pokryv, je velikost domovského okrsku omezena rozlohou tohoto pokryvu. Ostatní druhy mohou své okrsky rozšiřovat i na jiné biotopy, například za účelem získání dalších zdrojů. Faktor rizika predace se projevuje spíše v rámci okrsku, významnější vliv na velikost má dostupnost potravy a dalších zdrojů. Dalším faktorem je kompetice: jedinci, kteří jsou díky kompetici znevýhodňováni (např. v důsledku invazí introdukovaných druhů) své domovské okrsky zvětšují. Z hlediska individuálních faktorů mají větší domovské okrsky obvykle samice a mladí ptáci, ale také submisivnější jedinci, kteří jsou lépe schopni jejich velikost přizpůsobit změnám v prostředí. Velikost okrsku v závislosti na kondici ptáků není jednoznačná a závisí na řadě dalších faktorů. Specifickými faktory jsou potom jednotlivé ptačí druhy, které vykazují velkou variabilitu ve velikosti domovských okrsků a míra urbanizace, která ovlivňuje jak faktory prostředí, tak i faktory individuální. Faktory prostředí mají větší vliv než faktory individuální a dochází u nich k vzájemnému ovlivňování, což komplikuje stanovení míry jejich účinku. Pro porozumění dopadu jednotlivých faktorů na velikost domovského okrsku je třeba dalších výzkumů, především v urbanizovaných oblastech.

Klíčová slova: domovský okrsek, faktory prostředí, individuální faktory, ptáci

Počet stran: 39

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Bibliografical identification:

Author's first name and surname: Barbora Vrbová

Title: Factors affecting the size of the home range in birds

Type of thesis: Bachelor thesis

Department: Department of Zoology

Supervisor: prof. RNDr. Tomáš Grim, Ph.D.

The year of presentation: 2016

Abstract

The main objective of this thesis is to resume how environmental factors and individual factors affect home range size of birds. It is based on the study of previously published articles. One of the environmental factors is landscape structure. Species, which are bounded to specific landscape structure, have their home range size limited by an area with this landscape structure. Other species can enlarge their home ranges into other biotopes, because of getting new resources, for example. Factor of the predation risk is coming through more inside the home range; size of the home range is more affected by food and other resource abundance. Another factor is competition: individuals which are restricted because of competition (as result of introduced species invasion for example) enlarge their home ranges. From perspective of individual factors, females and young birds usually have bigger home ranges, but also more submissive individuals, which can also react better to environmental changes. The connection between the home range size and physical condition of birds is not clear and depends on other factors. Bird species show great diversity in their home range size and urbanization rate, and are specific factors themselves. Urbanization rate is affecting both environmental and individual factors. The environmental factors affect the home range size more than the individual factors and they can also affect each other, which can complicate determination of their effect rate. To understand mutual impact of factors and their effect to home range size, more research is should be done, in urbanized areas first of all.

Key words: home range, environmental factors, individual factors, birds

Number of pages: 39

Number of appendices: 0

Language: Czech

Obsah

1	Úvod.....	7
1.1	Domovský okrsek	7
1.2	Teritorium.....	7
1.3	Lek – tokaniště.....	9
2	Variabilita domovského okrsku	10
2.1	Domovský okrsek u bezobratlých	10
2.2	Domovský okrsek u ryb.....	11
2.3	Domovský okrsek u obojživelníků	11
2.4	Domovský okrsek u plazů	12
2.5	Domovský okrsek u savců	12
2.6	Domovský okrsek u ptáků	12
3	Faktory ovlivňující velikost domovského okrsku	13
3.1	Faktory prostředí.....	14
3.1.1	Klimatické podmínky	14
3.1.2	Charakter půdního pokryvu.....	15
3.1.3	Dostupnost zdrojů	16
3.1.4	Predace	17
3.1.5	Kompetice	18
3.1.6	Invaze	19
3.2	Individuální faktory	21
3.2.1	Věk	21
3.2.2	Pohlaví.....	22
3.2.3	Kondice	23
3.2.4	Chování (behaviorální faktory)	24
3.2.4.1	Personalita	25
3.2.4.2	Behaviorální syndrom	26
3.3	Druh (morfologické faktory)	27
3.4	Míra urbanizace	277
3.4.1	Dostupnost zdrojů a urbanizace	28
3.4.2	Predace a urbanizace	28
3.4.3	Kondice a urbanizace	29
3.4.4	Chování a urbanizace	30
3.4.5	Morfologické faktory a urbanizace	30
4	Závěr.....	31
5	Literatura	32

1 Úvod

1.1 Domovský okrsek

U většiny živočichů probíhají jejich každodenní činnosti v přesně vymezených oblastech, které se nazývají domovské okrsky (Powell 2000). Domovský okrsek (angl. home range) je oblast, kterou jedinec využívá v průběhu obvyklých denních aktivit, mezi které patří především shánění potravy, ale také stavba hnízda, páření nebo péče o mláďata (Burt 1943, Mitchell a Powell 2004). Oproti tomu nelze za součást domovského okrsku považovat náhodné opuštění vymezené oblasti, případně cesty za účelem průzkumu prostředí (např. rozptyl mladých ptáků z místa vylíhnutí, angl. *natal dispersal*). Určit, které pohyby jedince souvisí s domovským okrskem a které naopak probíhají náhodně, je tedy nesnadné (Burt 1943, Börger et al. 2008).

Způsob, jakým si zvířata vybírají umístění svého domovského okrsku v prostoru, souvisí především se zdroji v dané oblasti (Mitchell a Powell 2004). To, jaké je chování zvířat uvnitř domovského okrsku a jakým způsobem jej využívají, je důsledkem reakce jedince na podmínky prostředí tak, aby co nejvíce zvýšil své fitness (Powell a Mitchell 2012).

Velikost vzájemného překrytí domovských okrsků se může různit podle toho, zda srovnáváme jedince téhož druhu, nebo dvou či více různých druhů, což zároveň souvisí s ekologickou nikou daných druhů a populační hustotou v dané oblasti (Anich et al. 2009). V případě že jedinci patří ke dvěma různým druhům, je pravděpodobné, že budou využívat své domovské okrsky velmi odlišně, s chováním pro ně charakteristickým a s přihlédnutím k potřebám, které jsou pro ně prioritní (Burt 1943). Přesto je domovský okrsek charakterizován obecnými faktory, sdílenými všemi druhy zvířat, tedy ne specifickými podle nároků daného druhu. Obecně je tedy domovský okrsek určován potravními zdroji, dostupností míst k ukrytí, trasami, které živočichové v daném prostoru využívají k přesunům i domovskými okrsky dalších jedinců (Powell 2000).

Kromě domovského okrsku rozlišujeme i další typy oblastí, které souvisejí s různými způsoby, jak zvířata využívají prostor. Patří sem například teritorium nebo tokaniště (Wiens et al. 1993).

1.2 Teritorium

Teritorium je oblast, ve které jedinec vykazuje agresivní chování a brání ji, v případě že do této oblasti vstoupí jedinec, který je jeho konkurentem. Jeho uspořádání a umístění v prostoru

souvisí s domovským okrskem (Noble 1939, Burt 1943, Börger et al. 2008). Teritorium může tvořit pouze část domovského okrsku, který jedinec sice využívá (Godet et al. 2015), ale není schopen ho ubránit, nebo může odpovídat svou velikostí celému domovskému okrsku (Börger et al. 2008). Z toho lze vyvodit, že ačkoliv teritoria jedinců, která spolu sousedí, se nepřekrývají, o domovských okrcích toto říci nelze.

U většiny druhů tráví jedinec výraznou většinu času v teritoriu, tedy v té části domovského okrsku, kterou je schopen ubránit. Pouze příležitostně využívá kapacity celého domovského okrsku. Zároveň jedinci příležitostně pronikají do domovských okrsků svých sousedů, v průběhu těchto cest se však nesnaží na sebe upozornit, u ptáků například zpěvem (Anich et al. 2009).

V době vhodné k rozmnožování vykazují především samci teritoriální chování a aktivně oblast brání. Zároveň se mohou samci snažit lákat samice na kvality svého teritoria, například prostřednictvím zdrojů (Godet et al. 2015). Existují však i druhy, u kterých se do obrany teritoria aktivně zapojují také samice. U červenky obecné (*Erithacus rubecula*), brání sice v průběhu hnízdění teritorium především samci, nicméně v zimním období mají také samice svá vlastní teritoria a aktivně je brání. Tyto sezónní rozdíly v chování samic souvisí se změnami hladin hormonů (testosteron, luteinizační hormon), které řídí jejich reprodukční cyklus (Schwabl 1992).

Populace druhů, které vykazují teritoriální chování, je tvořena teritoriálními jedinci, kteří brání určitou oblast, ale také jedinci kteří vlastní teritorium nemají. Tito tzv. *floaters* se obvykle nezapojují do reprodukce a jejich schopnost přežívání je snížena na úkor silnějších jedinců, kteří svá teritoria mají (Godet et al. 2015). U druhů které migrují, se zkušenější samci vrací dříve a obsazují svá teritoria ještě před návratem slabších a méně kvalitních jedinců. V závislosti na věku je tedy populace rozdělena na starší teritoriální jedince, kteří se zapojují do reprodukce a na mladé nezkušené jedince bez teritorií (Sergio et al. 2009).

V důsledku překrytí domovských okrsků dochází k přiblížení teritorií dvou nebo více jedinců. V důsledku toho může docházet v rámci druhu, nebo i mezidruhově ke kompetici vzhledem k omezené dostupnosti zdrojů v dané oblasti (Anich et al. 2009).

Vnitrodruhová teritorialita se odvíjí od kompetice o prostor s vhodnými zdroji a od omezené kapacity těchto zdrojů a prostředí (Kokko et al. 2004). Zároveň je ovlivněna snahou jedince o maximální reprodukční úspěch, což souvisí se zvýšenou obranou teritoria v době rozmnožování (Schwabl 1992). Mezidruhová teritorialita souvisí s kompeticí a vyskytuje se

obvykle u příbuzných druhů, nebo druhů s podobnými ekologickými nároky, kteří sdílí stejný prostor (Singleton et al. 2010).

1.3 Lek – tokaniště

Lek neboli tokaniště (u ptáků) či říjiště (u savců) je oblast, ve které dochází k setkávání samců se samicemi, za účelem rozmnožování (Gibson et al. 1991). U ryb je obdobou této oblasti trdliště. U hmyzu zatím není známa existence oblastí s takovýmto účelem. Oblast tokaniště u ptáků souvisí se specifickou strategií rozmnožování, tzv. lekovým párovacím systémem. Tento systém je typický pro druhy s výrazným pohlavním dimorfismem, jako je např. tetřev hlušeč (*Tetrao urogallus*, Wiens et al. 1993). Lekový párovací systém je systém, kdy se samci shromažďují do skupin, ve kterých přilákají samice. V těchto skupinách se samci předvádějí a svádějí souboje, aby přesvědčili budoucí partnerky o svých kvalitách. O mláďata se samice starají bez pomoci samců. Specifické pro tyto oblasti je, že jsou obvykle navštěvovány samicemi pouze za účelem rozmnožování (Gibson et al. 1991).

Množství přítomných samců určuje velikost leku. Počet samců v tokaništi je důležitým kritériem, protože čím větší je lek, tím více ovlivňuje strukturu a růst populace (Coates et al. 2013).

Existují tři teorie pro vznik a udržení tokanišť. Prvním je model samičí preference („*female preference model*“), podle kterého lek vzniká díky výhodám pro samice při agregaci samců. Podle další hypotézy frajera („*hotshot model*“) jsou v populaci někteří nejatraktivnější samci, kteří jsou samicemi stabilně preferováni. Ostatní samci potom zvyšují svou šanci na rozmnožení tím, že se sdružují kolem nich (Gibson et al. 1991, Loiselle et al. 2007).

Poslední z hypotéz pro evoluci tokanišť je také hypotéza horkých míst („*hotspot hypothesis*“). Podle ní se samci přednostně shromažďují na místech obvyklého výskytu samic, čímž roste pravděpodobnost jejich setkání se samicemi (Gibson et al. 1991, Loiselle et al. 2007). U druhů s podobnými ekologickými nároky, které sdílejí společně určitou plochu, lze předpokládat podobné pohyby samic v prostoru. V důsledku využívání stejných struktur a zdrojů v prostoru jsou tokaniště těchto druhů v prostoru nahloučena a může docházet k jejich překrytí (Loiselle et al. 2007).

Využití prostoru tokaniště k jiným účelům než je jen setkání samců se samicemi, závisí na skladbě prostředí, kde se nachází. V případě že je lek umístěn v oblasti s velkým

množstvím nebo kvalitou potravních zdrojů, je pravděpodobné, že budou ptáci tuto oblast vyhledávat také za účelem získání potravy (Coates et al. 2013).

Způsob rozmístění tokanišť naznačuje, že se samci přednostně shromažďují na plochách s výraznými environmentálními prvky, jako jsou například vrcholky kopců nebo paseky. Umístění těchto prvků v prostoru souvisí s hustotou porostu a množstvím světla, které propouští, dostupností vyvýšených míst příhodných pro tok samce, nebo jsou v blízkosti míst kde je vyšší hustota samic stejného druhu (Loiselle et al. 2007). Pro tokaniště je tedy, podobně jako u domovského okrsku, významným limitujícím faktorem prostředí, zejména z hlediska charakteru půdního pokryvu. A to jak pro umístění tak i velikost tokanišť. U tetřívky pelyňkového (*Centrocercus urophasianus*) byla zjištěna nižší úspěšnost samců při toku, v případě kdy bylo okolí tokaniště (do 5 km) tvořeno nepůvodními rostlinami (Coates et al. 2013).

2 Variabilita domovského okrsku

Chování zvířat a procesy probíhající v prostředí ovlivňují způsob, jakým živočichové využívají prostor, tedy i to, jak velký je jejich domovský okrsek (Powell a Mitchell 2012). Domovský okrsek mají bezobratlí i obratlovci (Powell 2000, Laver a Kelly 2008), jeho velikost však může být proměnlivá. Některé druhy, mají domovský okrsek o rozloze několika desítek metrů, sem patří především druhy žijící v koloniích, jako je třeba alkoun úzkozobý (*Uria aalge*), jiné se mohou pohybovat řádově až ve stovkách nebo tisících kilometrech (Sheppard et al. 2006, Börger et al. 2008). Kromě velikosti se může měnit i umístění domovského okrsku, v důsledku migračního chování daného jedince, nebo změny podmínek, tedy například dostupnosti zdrojů, kompetice nebo predace (Kramer a Chapman 1999, Mitchell a Powell 2004).

2.1 Domovský okrsek u bezobratlých

U bezobratlých jsou známy domovské okrsky zejména u hmyzu a to u sociálních i soliterních druhů. U včel rodu *Euglossini*, který je částečně sociální a částečně soliterní, byly zaznamenány domovské okrsky v okolí jejich hnízd. Domovským okrkům jsou zde věrné především samice, samci se pohybují i mimo ně (Dressler 1982).

U sociálního hmyzu, kam patří i mravenec obecný (*Lasius niger*) mohou být domovské okrsky a teritoria kolektivní. Jedinci – průzkumníci při obsazování nového místa označují prostor chemickými látkami. Mravenec obecný nevykazuje agresivní chování při

střetu s cizími jedinci téhož druhu, nelze u něj tedy mluvit o teritoriích ale pouze o domovských okrscích (Devigne a Detrain 2002).

Z dalších bezobratlých byl domovský okrsek zaznamenán například u plžů. Rozdíl ve velikosti domovského okrsku byl zjištěn u plzáka španělského (*Arion lusitanicus*), kde se zároveň s rostoucí hustotou jeho populace zmenšovaly domovské okrsky jedinců (Grimm a Paill 2001).

2.2 Domovský okrsek u ryb

U ryb můžeme rozlišit migrující a stálé druhy. Migrující lze dále dělit na katadromní, anadromní a potamodromní. Katadromní migrují za účelem rozmnožování ze sladkých vod do slaných, anadromní naopak z moří a oceánů do řek a potamodromní jsou druhy migrující mezi různými místy se sladkou vodou.

Ne všechny druhy ryb mají domovské okrsky. Například pro sedentární druhy žijící na korálových útesech je existence domovského okrsku typická, naopak u druhů migrujících na velké vzdálenosti se domovské okrsky obvykle nevyskytují (Kramer a Chapman 1999).

Typickým sladkovodním druhem s domovským okrskem je štika obecná (*Esox lucius*), kterou lze zařadit mezi sedentární druhy. Velikost domovského okrsku je ovlivněna životní strategií. Štika je predátorem, který loví ze zálohy, nepronásleduje kořist, ale číhá na ni, což snižuje velikost jejího domovského okrsku (Sandlund et al. 2016).

2.3 Domovský okrsek u obojživelníků

Částečná závislost na vodním prostředí ovlivňuje způsob, jakým prostor využívají obojživelníci. V průběhu vlhkých období vyvíjejí nejvyšší aktivitu a jsou schopni i delších přesunů. V období sucha naopak setrvávají na vlhkém chladném místě a chrání tak svou pokožku před vysycháním (Watson et al. 2003).

Některé druhy obojživelníků, z bezocasých například skokan skvrnkovaný (*Rana preciousa*), mají domovské okrsky. U žab pralesniček (*Colostethus*) bylo zaznamenáno i teritoriální chování za účelem obrany zdrojů (Watson et al. 2003). U některých druhů pralesniček byla popsána také souvislost teritoriálního chování s reprodukční strategií samců, kteří brání teritorium, aby do něj potom hlasovými projevy lákali potenciální partnerku (Pröhl 2005). Z ocasatých obojživelníků vykazuje velkou věrnost domovskému okrsku například mločík popelavý (*Plethodon cinereus*) nebo mlok skvrnitý (*Salamandra salamandra*; Kleeberger a Werner 1982, Schulte et al. 2007).

2.4 Domovský okrsek u plazů

Mořské želvy jsou jedinými plazi, u kterých jsou známy přesuny na velké vzdálenosti za účelem rozmnožování nebo shánění potravy. U karet obecných (*Caretta caretta*) existuje rozdíl mezi tím, jak využívají prostor v prostředí volného oceánu a v pobřežních oblastech. Tato prostředí se liší dostupností kořisti, což způsobuje velké rozdíly ve velikostech domovských okrsků, konkrétně u karet obecných se velikost pohybovala od 10 km² v příbřežních oblastech až po 1000 km² ve volném oceánu (Schofield et al. 2010).

Domovské okrsky mají také hadi. U některých evropských druhů hadů, jako je užovka obojková (*Natrix natrix*), užovka stromová (*Elaphe longissima*) nebo zmije obecná (*Vipera berus*), bylo zjištěno, že jedinci s většími domovskými okrsky jsou předováni častěji než jedinci s menšími okrsky (Bonnet et al. 1999).

2.5 Domovský okrsek u savců

U savců existuje velká variabilita ohledně jejich pohybu v prostoru, což souvisí s mnoha odlišnými tělními typy a s prostředím, ve kterém žijí (Sheppard et al. 2006). Rozlišujeme savce migrující, nomádské a sedentární (stálé). Migrující druhy se přesouvají sezónně, v důsledku nepříznivých podmínek v daném období, mezi dvěma stabilně danými oblastmi. Tyto druhy mají tzv. sezónní domovské okrsky, v obou těchto oblastech. Trasa (koridor) využívaná k migraci se u daného druhu obvykle mezi sezónami nemění (Mueller et al. 2011).

Nomádské druhy, například gazela dzeren (*Procapra gutturosa*), se přesunují na nové lokality za účelem získání potravy. Při svých přesunech vykazují značnou variabilitu, co se týče používané trasy i cílových lokalit. Sedentární druhy savců, jako je los evropský (*Alces alces*), mají domovské okrsky a v některých případech i teritoria, ve kterých setrvávají v dané lokalitě v průběhu celého roku (Mueller et al. 2011).

2.6 Domovský okrsek u ptáků

Ptáky můžeme rozdělit na tři skupiny podle jejich životní strategie: na migrující, sedentární a přelétavé. Migrující druhy se na část roku, vyznačující se pro ně nepříznivými podmínkami, přesouvají z hnízdiště (tzn. oblasti svého obvyklého výskytu) do zimoviště (Salewski a Bruderer 2007).

Ptáci sedentární (stálí) nemigrují, ale vyskytují se v místě hnízdění po celý rok. Migrující ptáci musí po návratu ze svého zimoviště znovu obsazovat svůj původní domovský okrsek, nebo hledat jiné vhodné místo s vyhovujícími podmínkami k životu. V případě, že

dochází ke kompetici mezi migrujícími a sedentárními ptáky, mají tedy sedentární druhy výhodu (Péres–Tris a Tellería 2002). Přelétavé druhy setrvávají na menším prostoru jen v době hnízdění, ve zbytku sezóny se přesouvají na větší vzdálenosti. Při dalším hnízdění se pak vrací do stejné lokality. K přelétavým druhům patří například stehlík obecný (*Carduelis carduelis*). Často je ale složité určit, zda je studovaný druh stálý, přelétavý nebo stěhovavý, protože u některých druhů například vzniká rozdíl mezi populacemi v různých oblastech, kdy jedna je migrující a druhá stálá (Berthold 1999).

Další rozdíl může vznikat mezi populacemi v urbanizovaných a neurbanizovaných oblastech (Evans et al. 2012, Samaš et al. 2013). V Olomouci byl rozdíl mezi urbanizovanou a mimoměstskou populací studován na kosu černém (*Turdus merula*) v letech 2008–2013. Ptáci v obou populacích se lišili nejen v rozptylových vzdálenostech, které byly u mimoměstských populací větší, ale vykazovali také odlišné chování. Mimoměstští ptáci měli delší útekové vzdálenosti a po odchytu se chovali odlišně od urbanizovaných jedinců. Navíc mimoměstská populace v zimním období danou lokalitu opustila, ptáci v této populaci jsou tedy pravděpodobně tažní (Samaš et al. 2013).

Obecně ptáci v urbanizovaných oblastech migrují méně než ptáci z neurbanizovaných oblastí, tedy u nich méně často dochází k rozptylu a následné změně domovského okrsku. Tento jev může být způsoben například fragmentací ploch vhodných k hnízdění v důsledku městské zástavby (Møller 2009).

3 Faktory ovlivňující velikost domovského okrsku

Faktory, které velikost domovského okrsku mohou ovlivnit, můžeme rozdělit na faktory individuální a faktory prostředí. Individuální faktory vycházejí především z obecných adaptací ptáků na prostředí. K jejich vzniku docházelo v průběhu dlouhé evoluce v reakci na specifické podmínky a potřeby, charakterizují tedy konkrétní druh ptáka. Adaptace se rozlišují morfologické, fyziologické a behaviorální. Za morfologické adaptace lze považovat přizpůsobení se velikostí, tvarem, nebo zbarvením těla. Mezi fyziologické adaptace můžeme zařadit například rychlost metabolismu nebo množství tělesného tuku. Behaviorální adaptace neboli přizpůsobení chování, zahrnují strategie pro denní činnosti jako je získávání potravy, hnízdění, obrana před predátory nebo způsob jakým se pták orientuje (Wiens et al 1993, Gill 2007).

Mezi individuální faktory lze zařadit druh (tzn. konkrétní druh ptáka) a dále pohlaví, věk, kondici a chování. Mezi faktory prostředí patří dostupnost zdrojů, predace, kompetice, charakter půdního pokryvu a klimatické podmínky (Gill 2007). Zcela specifickým faktorem je míra urbanizace daného prostředí. To, zda je daná oblast urbanizovaná nebo ne, ovlivňuje významně všechny další faktory prostředí, protože specifické podmínky urbanizovaných oblastí mají jiné limitní faktory prostředí než oblasti neurbanizované (Gill 2007, Evans et al. 2011).

V neurbanizovaných podmínkách je limitním faktorem hlavně dostupnost zdrojů, dalším významným faktorem je např. riziko predace, které se v městském prostředí výrazně liší. Rozdíly jsou především v početnosti a variabilitě druhu predátora, ale také ve variabilitě ukrytí snůšky nebo v potravních preferencích predátorů (Sorace a Gustin 2009).

Faktory prostředí, které jsou urbanizací ovlivněny, mohou mít zároveň vliv také na individuální faktory (Evans et al. 2011). Právě z důvodu velké specifčnosti urbanizovaných oblastí je tomuto faktoru věnována samostatná kapitola.

3.1 Faktory prostředí

3.1.1 Klimatické podmínky

Domovský okrsek lze definovat napříč různými časovými intervaly. Sedentární druhy, které setrvávají na místě navzdory měnícím se podmínkám v průběhu jednotlivých ročních období, mají obvykle stálý domovský okrsek, i když se jeho velikost v průběhu ročních období může měnit (Harestad a Bunnell 1979, Vangestel et al. 2010). Proměnlivá dostupnost limitujících zdrojů v průběhu roku v důsledku klimatu je jedním z důvodů migrace některých druhů. Migrující druhy opouštějí svůj domovský okrsek a přesouvají se na zimoviště, aby se vyhnuly pro ně nepříznivým podmínkám. Po návratu pak znovu obsazují svůj domovský okrsek, nebo si hledají nový v blízkosti okrsku předchozího (Greenwood a Harvey 1982, Salewski a Bruderer 2007).

Velikost domovského okrsku se během roku může měnit, v závislosti na měnících se podmínkách ročního období. Změny teplot, srážek a dalších klimatických jevů ovlivňují především dostupnost potravy, což může vést ke změnám ve velikosti domovského okrsku (Siffczyk et al. 2003).

Mění se roční období, ovlivňuje u býložravých druhů energetické nároky i čistý zisk energie. Energetické nároky jsou limitovány schopností jedince shánět potravu (Harestad

a Bunnell 1979, Mitchell a Powell 2004). Když se v zimním období sníží dostupnost jejich potravních zdrojů (rostlin), čistý zisk energie je oproti letnímu období nižší. Změny ve velikosti domovského okrsku závisí na srovnání míry změny energetických nároků a čistého zisku energie. U masožravých druhů je energetický zisk limitován dostupností kořisti a zároveň schopností jedince ulovit ji. Masožravci jsou závislí na kořisti, která vykazuje během ročních období výkyvy v populační hustotě v důsledku migrace, hibernace a dalších faktorů souvisejících s klimatickými podmínkami, což způsobuje pokles čistého zisku energie v průběhu pro ně nepříznivého období. Domovské okrsky masožravců jsou u ptáků obvykle větší než okrsky býložravých druhů (Harestad a Bunnell 1979).

Během sezóny jsou obvykle nejvhodnější místa k hnízdění zabrána. U jedinců, na které zbyla místa s méně vyhovujícími podmínkami, proto může docházet ke zvětšování domovského okrsku nebo rozptylu do jiných vhodnějších míst (Greenwood a Harvey 1982).

U sýkory lužní (*Poecile montanus*) byly ve Finsku zaznamenány změny ve velikosti okrsku v průběhu zimního období. Ztráta vhodných zdrojů vedla ke zvětšování domovských okrsků za účelem kompenzace těchto ztrát (Siffczyk et al. 2003).

3.1.2 Charakter půdního pokryvu

Stav vegetace ovlivňuje dostupnost potravy a schopnost ubránit se predátorům, což jsou zásadní faktory ovlivňující přežívání jedince. Domovský okrsek je tedy výrazně ovlivněn stavem a druhovou skladbou přítomné vegetace. Různorodost a členitost krajiny zároveň ovlivňuje dostupnost zdrojů, například kolik je v dané lokalitě k dispozici potravy a za jakou cenu ji lze získat. Nejvíce jsou limitovány sedentární druhy, u kterých se domovský okrsek mezi sezónami příliš nemění (Vangestel et al. 2010).

V případě že je nějaký druh vázán na konkrétní druh biotopu, ovlivňuje fragmentace půdního pokryvu přímo velikost domovského okrsku. V málo zalesněných oblastech byly u sýce amerického (*Aegolius acadicus*) zjištěny jen malé domovské okrsky. S rostoucí mírou zalesnění, se jejich velikost zvětšovala a ustálila se při střední míře zalesnění, kdy zároveň biotop umožňoval dostatečnou variabilitu potravy (Hinam a St. Clair 2008).

Naopak u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) velikost domovských okrsků roste zároveň s fragmentací pokryvu. Čím méně je zastoupen vhodný biotop, tím větší je domovský okrsek, což souvisí se sníženou dostupností zdrojů v dané oblasti (Bruun a Smith 2003). V obou případech je velikost domovského okrsku ovlivněna charakterem půdního pokryvu, v kombinaci s dalším faktorem prostředí tedy dostupností zdrojů. Vzhledem k odlišným

potravním nárokům má však fragmentace půdního pokryvu odlišný vliv na velikost jejich domovských okrsků (Hinam a St. Clair 2008).

To, nakolik velikost domovského okrsku závisí na charakteru půdního pokryvu, je ovlivněno také rizikem predace (Luepold et al. 2015). Významná je přítomnost míst vhodných k umístění hnízda a dostupnost materiálu vhodného k jeho stavbě. Množství míst vhodných k ukrytí jednice nebo ke stavbě a ukrytí hnízda tak ovlivňuje pohyb ptáků v daném prostoru (Chace and Walsh 2006, Luepold et al. 2015).

Sýkora lužní dává přednost lesním porostům. U ptáků v jejichž domovských okrscích došlo ke ztrátě vhodného prostředí (např. v důsledku kácení) a zahrnovaly tak hodně otevřených prostranství, trávili ptáci většinu času v rámci domovského okrsku jen na několika konkrétních místech. Zároveň u nich docházelo ke zvětšování domovských okrsků a přizpůsobili svůj pohyb v okrsku tak, aby se nevyhovujícím nekrytým prostranstvím vyhnuli (Sifftzyk et al. 2003).

3.1.3 Dostupnost zdrojů

Dostupnost zdrojů ovlivňuje způsob, jakým jedinec využívá prostor a souvisí také s množstvím zvířat v dané oblasti (Schofield et al. 2010). V případě velké hnízdní hustoty jedinců v oblasti se snižuje kvalita a rozmanitost zdrojů v jejich domovských okrscích. Zároveň však degradace zdrojů způsobuje zvětšování domovských okrsků, protože jedinci v dané oblasti stále potřebují konkrétní zdroje v určitém množství, ale jejich původní okrsky nemohou jejich potřeby pokrýt. Rozsah a kvalita zdrojů v dané oblasti tak přímo působí na velikost, strukturu a vzájemné uspořádání domovských okrsků v prostoru (Mitchell a Powell 2004).

Velikost domovského okrsku závisí na produktivitě prostředí. Prostředí s větším množstvím zdrojů umožňuje jedincům mít menší domovský okrsek. Jedinec je schopen naplnit své potřeby, aniž by byl nucen hledat nové zdroje (Harestad a Bunnell 1979, Anich et al. 2009).

Migrující jedinci se oproti sedentárním mohou výrazněji potýkat s nedostatkem zdrojů, protože jedinci setrvávající v oblasti v průběhu celého roku mohou obsadit vhodné zdroje i během zimního období (Evans et al. 2011).

Hodnota konkrétních zdrojů se může měnit v případě, že zvířata, v jejichž domovském okrsku se nachází, tyto zdroje vyčerpají, tedy např. zkonzumují, nebo naopak brání dalším

zvířatům v jejich využití. Těmito změnami je ovlivněn způsob, jakým si ostatní zvířata vybírají vlastní domovský okrsek. V důsledku změny hodnoty zdrojů pak může docházet ke změnám ve velikosti domovských okrsků a jejich uspořádání v prostoru (Mitchell a Powell 2004).

Dostupnost potravy může být limitujícím faktorem při výběru teritorií a domovských okrsků v rámci větších prostorových celků (Anich et al. 2009), zatímco výběr vhodného hnízdiště je založen na prvcích konkrétního stanoviště. Probíhá tedy v rámci domovského okrsku. Tyto prvky, pomocí kterých jedinec volí místo pro stavbu hnízda, mají minimalizovat riziko hnízdní predace a nejsou ovlivněny přítomností potravních zdrojů. Rozlišení preferencí potravních zdrojů a bezpečného prostoru pro hnízdění při výběru prostředí lze uplatnit především u druhů s velkou pohyblivostí a velkými domovskými okrsky (Luepold et al. 2015).

3.1.4 Predace

Predátoři ohrožují dospělé jedince buď přímo, nebo mohou snižovat jejich fitness predací jejich mláďat, případně vajec v hníždě. Rozdíl je nejen v druhu predátora ale také v míře rizika v závislosti na prostředí. Ptačími predátory mohou být větší savci nebo další ptačí druhy (Chace a Walsh 2006, Sorace a Gustin 2009, Weidinger 2009). Charakter půdního pokryvu v domovském okrsku jedince významně ovlivňuje riziko predace, což určuje atraktivitu daného prostředí jako domovského okrsku (Luepold 2015). Nižší dostupnost míst vhodných k ukrytí zvyšuje riziko predace. Při hledání úkrytu tak může docházet ke zvětšování domovského okrsku (Sifftzyk et al. 2003).

Míra predace v oblasti určuje způsob soužití mezi jednotlivými druhy, ale také v rámci populace. Ovlivňuje umístění domovských okrsků a především hnízd, aby se snížilo riziko predace v důsledku přílišné hnízdní hustoty (Chace a Walsh 2006). Z hlediska predace výběr prostředí hraje roli nejčastěji pouze v rámci daného domovského okrsku. Obvykle je významnějším faktorem dostupnost potravy a dalších zdrojů, což určuje celkové umístění okrsku v prostoru a také jeho velikost (Luepold et al. 2015).

Predace může v případě hnízdění vést ke zvětšování domovského okrsku, a změně místa hnízdění v rámci okrsku. Úspěšnost této strategie zároveň závisí na umístění a velikosti domovského okrsku daného predátora vzhledem k domovskému okrsku predovaného jedince (Powell a Frasch 2000). V případě že je jedinec v hnízdní sezóně vystaven velkému riziku predace může to spolu s dalšími faktory (klima, kompetice nebo dostupnost zdrojů), vést

k opuštění domovského okrsku a při dlouhodobém působení u některých druhů i k migračnímu chování (Salewski a Bruderer 2007).

3.1.5 Kompetice

V případě vyšší hnízdní hustoty může u ptáků docházet ke sdílení domovských okrsků. Obvykle je sdílení prostoru pouze částečné a nejedná se o celý domovský okrsek. K překryvu dochází spíše v jejich okrajových částech (Powell a Mitchel 2012). Kompetice, případně agresivní obrana se vztahuje především k teritoriím, která jsou však obvykle součástí okrsku. Původní obyvatel domovského okrsku, což je většinou starší a zkušenější jedinec, je schopen vytlačit jedince, který by chtěl obsadit jeho místo (Waser 1985).

Pokud je jedinec donucen domovský okrsek opustit, vyhledá nejbližší vhodné volné místo, kde se usadí (Kokko et al. 2004). V případě vyšší hnízdní hustoty tak velikost okrsku může záviset na schopnosti jedince prostor ubránit. Ke sdílení domovských okrsků dochází v případě, že rizika rozptýlu na delší vzdálenosti jsou vyšší, než nevýhody při sdílení zdrojů v dané oblasti (Waser 1985). V důsledku obsazení míst s vhodnými zdroji, však tento nový prostor nemusí poskytovat dostatek potřebných zdrojů, což vede ke zvětšování domovských okrsků u těchto jedinců (Mitchell a Powell 2004).

Dobrovolné opuštění domovského okrsku může způsobit změna podmínek prostředí nebo negativní zkušenosti jedince, například hnízdní neúspěch (Kokko et al. 2004). K nedobrovolnému opuštění většinou dochází, pokud jedinec obýval místo s vysoce kvalitními zdroji a byl vypuzen silnějším jedincem. V případě, že zahrnují kvalitní zdroje, jsou také domovské okrsky po uhynulých jedincích předmětem kompetice (Waser 1985).

Míra kompetice o daný prostor je u jedince ovlivňována nejen kvalitou prostředí ale také mírou agrese konkurentů (Kokko et al. 2004). Agresivnější jedinci tak mohou mít výhodu v případě kompetice o prostor a zdroje (Sih et al. 2004). Obsazení nejvýhodnějších zdrojů jim pak umožňuje mít menší domovské okrsky, aby minimalizovali energetické ztráty (Mitchell a Powell 2004).

Vnitrodruhovou kompeticí jsou nejvíce ovlivněni ptáci žijící v koloniích. Čím větší je populace, tím častěji dochází k úhynu dospělých ptáků v důsledku nedostatku vhodných míst a zdrojů. (Kokko et al. 2004).

U ledňáčka mikronéskeho (*Todiramphus cinnamominus reichenbachii*) bylo zaznamenáno jak hnízdění v páru tak kooperativní hnízdění ve větších skupinách. V těchto

skupinách jedinci v rámci společného teritoria sdíleli více než polovinu prostoru svých domovských okrsků se svými spoluobyteli. Ptáci, kteří byli součástí skupiny, měli zároveň větší domovské okrsky, než ti kteří hnízdili v páru. Zároveň se domovské okrsky jedinců ve skupině překrývaly více než domovské okrsky v páru (Kesler a Haig 2007).

K mezidruhové kompetici dochází v případě podobných ekologických nároků u dvou nebo více druhů, které obývají stejný areál. Puštík proužkovaný (*Strix varia*) v Severní Americe obývá nízko položená údolní s mírnými svahy, podobné oblasti vyhledává také puštík západní (*Strix occidentalis*), který je právě i díky této kompetici ohrožen. Velikost domovského okrsku je u puštíka západního několikanásobně větší, což může být způsobeno snahou vyhnout se kompetici puštíkem proužkovaným (Singleton et al. 2010, Wiens et al. 2014).

Míra kompetice o daný prostor je u jedince ovlivňována kvalitou prostředí a mírou agrese konkurentů. Jedinci, kteří uspěli, zůstávají, ostatní dispergují na jiné místo s méně kvalitními zdroji (Kokko et al. 2004). Agresivnější jedinci tak mohou mít výhodu v případě kompetice o prostor (Sih et al. 2004). Ke sdílení domovských okrsků dochází v případě, že rizika rozptýlu na delší vzdálenosti jsou vyšší, než nevýhody při sdílení zdrojů v dané oblasti (Waser 1985).

U migrujících druhů může kompetice souviset s dobou návratu ze zimoviště. U luňáka hnědého (*Milvus migrans*) dochází při hnízdění k časovému rozvrstvení v populaci podle věku. Starší a zkušenější jedinci se ze zimoviště vrací dříve, aby včas obsadili kvalitnější zdroje. Méně zdatní nebo mladí jedinci přilétají postupně později, takže zdroje, které mohou obsadit, jsou méně kvalitní (Sergio et al. 2009). V těchto případech pak ptáci mívají větší domovské okrsky, aby ztráty zdrojů kompenzovali, nebo se z nich stávají tzv. floaters, kteří se pohybují v prostředí, aniž by nějaké zdroje obsazovali (Godet et al. 2015).

3.1.6 Invaze

Invaze je osídlení nového území nebo prostoru. Může probíhat relativně rychle, v řádu měsíců nebo let, často je to však proces trvající i několik desítek let. Přírozenou invazí je samovolná kolonizace nových prostředí daným druhem. Umělá invaze je způsobena člověkem, který daný druh do lokality přinese ať už úmyslně nebo neúmyslně (Duncan et al. 2003).

Při kolonizaci nových prostředí jedinci získávají zkušenosti s novými selekčními tlaky, způsobenými širokou škálou abiotických a biotických faktorů (Evans et al. 2012). Kompetice s původními druhy může snižovat šanci na rozšíření introdukovaného druhu

v novém prostředí (Singleton et al. 2010, Strubbe a Matthysen 2011). Zároveň mohou být původní druhy přítomností těch invazivních omezeny, což platí i o velikosti domovského okrsku (Wiens et al. 2014).

Puštík západní, je ohroženým druhem žijícím na jihozápadě Severní Ameriky. V důsledku invazivního rozšiřování puštíka proužkovatého, který má podobné nároky ale je agresivnější, je postupně omezován ve svém přirozeném prostředí, což přispívá k jeho ohrožení (Singleton et al. 2010). V místech kde žijí oba druhy společně, má puštík západní několikrát větší domovské okrsky, pravděpodobně v důsledku kompetice s invazivním druhem (Wiens et al. 2014).

Invazivní druhy se vyskytují přednostně v urbanizovaných oblastech, což může být způsobeno vyšší dostupností potravy v blízkosti lidských obydlí, nebo charakterem půdního pokryvu. Invazivní druhy dávají obvykle přednost člověkem upravenému prostředí (Duncan et al. 2003, Strubbe a Matthysen 2011). Zároveň jsou druhy žijící v urbanizovaném prostředí úspěšnějšími kolonizátory než druhy, které se urbanizovaným oblastem vyhýbají (Møller et al. 2015).

Příkladem může být alexandr malý (*Psittacula krameri*), který patří k nejúspěšnějším invazivním druhům na světě. Jeho původním místem výskytu byly okrajové části tropických oblastí Afriky a jižní Asii. Invazní populace se vyskytují v některých evropských městech, například na území Bruselu v Belgii. Domovské okrsky se u těchto populací omezují na oblast parku, a to i v případě že je v okrajové části města. Zmenšení domovského okrsku je u alexandra malého vyváženo snadnější dostupností potravy (Strubbe a Matthysen 2011).

U invazivní populace vrány lesklé (*Corvus splendens*) v Singapuru měli jedinci znatelně menší domovské okrsky, oproti dalším studovaným populacím. Při pohybu v urbanizované oblasti se pohybovali pouze na kratší vzdálenosti a pravidelně se vraceli na místo hnízdění. Zmenšení domovských okrsků bylo pravděpodobně způsobeno velkým množstvím potravních zdrojů v oblasti (Lim a Sodhi 2009).

Ptačí druhy, u kterých k invazím docházelo dlouhodobě, kolonizovaly především urbanizované prostředí. U takových druhů může docházet k nárůstu populační hustoty oproti jejich původnímu rurálnímu prostředí. Například populace vrabce domácího nebo vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) jsou v urbanizovaných oblastech výrazně početnější, lze je tedy považovat za synantropní druhy (Møller et al. 2012). Úspěšná invaze nového prostředí souvisí

s postupnou úspěšnou adaptací na odlišné podmínky tohoto prostředí, což ukazuje právě rostoucí populační hustota (Møller et al. 2015).

K invazním procesům nepatří jen přirozený přesun ptáků, ale také umělé vysazování některých druhů člověkem. Ne všechny introdukované druhy se na nové prostředí adaptují (Duncan et al. 2003). V případě že jsou podmínky pro ně vhodné, mohou však díky kompetici omezovat domovské okrsky původních druhů, případně snižovat početnost jejich populace nebo je dokonce úplně vytlačit z dané oblasti (Wiens et al. 2014).

3.2 Individuální faktory

3.2.1 Věk

Většina dospělých ptáků má v průběhu roku stabilní domovské okrsky. U migrujících druhů jedinci opakovaně obsazují prostor svého domovského okrsku z minulých let, nebo prostor v jeho blízkosti (Greenwood a Harvey 1982, Péres – Tris a Tellería 2002). Pohyb, který probíhá z jednoho místa a není zaměřen určitým směrem, nazýváme rozptyl. U mladých ptáků dochází k rozptylu na větší vzdálenosti než u starších ptáků (Altwegg et al. 2000, Newton 2008).

Existují dva druhy rozptylu. „*Natal dispersal*“ je rozptyl jedince z místa narození nebo ze skupiny, kde vyrůstal, týká se tedy především mladých ptáků po opuštění hnízda. „*Breeding dispersal*“ je pozdější rozptyl nebo pohyb mezi různými místy a skupinami u starších ptáků. Tento rozptyl u starších ptáků může měnit velikost domovského okrsku, nebo jeho umístění v prostředí (Greenwood a Harvey 1982).

Mladí ptáci při hledání vhodného prostředí po opuštění hnízda obvykle vykazují velký rozptyl, aby se vyhnuli konkurenci s rodiči nebo stejně sterými jedinci což by vedlo například k nižší dostupnosti zdrojů (Altwegg et al. 2000). Zároveň, dříve než u nich dojde k rozptylu, mohou mladí ptáci zkoumat podmínky v místě hnízdění. Domovský okrsek mladých jedinců lesňáčka oranžovotemenného (*Seiurus aurocapilla*) a lesňáčka houštinového (*Helminthos vermivorum*) byl výrazně větší než velikost hnízdního teritoria rodičů. Využívání velkých prostorů před rozptylem může sloužit ke zmapování zdrojů a prostředí v dané oblasti. Výsledkem je výběr určité oblasti, která je menší, než je původní domovský okrsek (Vitz a Rodewald 2010).

Při pohybu různých věkových skupin ptáků v prostoru a mezi různými skupinami hraje velkou roli druhová příslušnost (Greenwood a Harvey 1982). Velikost domovského

okrsku se bude mezi věkovými skupinami lišit především u sedentárních ptáků se silným filopatrickým chováním (Dingemanse et al. 2003).

Například u pipulky modré (*Chiroxiphia caudata*) mají mladí a nedospělí samci větší domovské okrsky než dospělí ptáci. Zvýšená pohyblivost umožňuje mladým ptákům střídat místa tokanišť a zvýšit tak jejich šanci na reprodukční úspěch. Naopak třeba u hrnčířika východobrazilského (*Sclerurus scansor*), který obývá stejné prostředí jako pipulka modrá, žádný rozdíl mezi věkovými kategoriemi zaznamenán nebyl (Hansbauer et al. 2008).

Starší ptáci jsou obvykle věrni svému hnízdišti, u mladých jedinců může dojít ke změně okrsku i několikrát během jedné hnízdí sezony (Greenwood a Harvey 1982). Mohou tedy vykazovat rozdíly v umístění domovského okrsku v prostoru i v jeho velikosti. U krahujce obecného (*Accipiter nisus*) měli ptáci v prvním roce větší domovské okrsky než dospělí jedinci ve stejné oblasti (Marquiss a Newton 1982).

3.2.2 Pohlaví

Obecně u ptáků obvykle mívají samice větší domovské okrsky než samci. Kromě velikosti okrsku je u samic předpokládán také větší rozptyl a to v případě rozptylu juvenilních jedinců z místa vylíhnutí i hnízdního rozptylu starších ptáků mezi jednotlivými hnízdními obdobími. Rozdíly vykazují především sedentární druhy (Greenwood a Harvey 1982, Newton 2008).

Největší rozdíly v případě rozptylu mladých jedinců z místa hnízdění byly zaznamenány u běžných druhů pěvců, kde samci po opuštění hnízda obvykle hledají a obsazují prostor v blízkosti domovského okrsku svých rodičů. Samice naopak kvůli rozmnožování původní domovský okrsek opouštějí a rozptylují se na větší vzdálenosti za účelem setkání s jinými samci téhož druhu (Greenwood a Harvey 1982, Altwegg et al. 2000, Newton 2008). Vyšší pohyblivost samic může zároveň souviset i s velikostí jejich domovského okrsku. Mladé samice strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) vykazují větší rozptyl a zároveň mají větší domovské okrsky než samci. Jejich okrsky se navíc mohou zvětšovat, v době kdy hledají místo vhodné k hnízdění (Morton 1992).

Naopak u pipulky modré byly domovské okrsky u samců větší než u samic. U samic byl zároveň výrazný rozdíl ve velikosti domovského okrsku mezi obdobím hnízdění a zbytkem roku. V době hnízdění došlo ke zmenšení domovského okrsku samic skoro o polovinu. Rozdílné využívání prostoru podle pohlaví je zde ovlivněno specifickou reprodukční strategií, tedy lekovým párovacím systémem (Hansbauer et al. 2008).

Zároveň nelze říci, že se velikost domovského okrsku musí lišit vždy. U některých druhů nebyl ve velikosti domovského okrsku zjištěn žádný významný rozdíl mezi pohlavími (Marquiss a Newton 1982, Hansbauer et al. 2008).

Zatímco u krahujce obecného se velikost domovského okrsku u samců a samic liší, u jestřába lesního (*Accipiter gentilis*) nebyl rozdíl ve velikosti okrsků mezi pohlavími zjištěn. Rozdíl u krahujce, kdy samice mají větší domovské okrsky než samci, může být způsoben dalšími rozdíly mezi pohlavími, jako je délka křídel, tělesné rozměr a zároveň preference odlišné kořisti, což souvisí s dostupností zdrojů v oblasti (Marquiss a Newton 1982).

3.2.3 Kondice

Tělesná kondice úzce souvisí se zdravím, kvalitou a aktivitou zvířete a je důležitým činitelem fitness. Existuje více způsobů jak tělesnou kondici zvířete stanovit, nicméně jsou vždy založeny na určení hmotnosti a měření délky nějaké části těla (křídlo, tarsus apod.: Peig et al. 2010).

Vztah mezi velikostí a strukturou domovského okrsku a tělesnou kondicí, závisí na tom, zda a v jakém rozsahu mohou jedinci přizpůsobovat strategii svého pohybu s ohledem na dostupnost zdrojů. Tato strategie je dále ovlivněna mírou predace v oblasti a energetickými nároky na pohyb (Mitchell a Powell 2004). U krocana divokého (*Meleagris gallopavo silvestris*) bylo zjištěno, že těžší samice mají menší domovské okrsky, což může souviset právě s energetickými nároky na pohyb (Thogmartin 2001).

U střízlíka obecného (*Troglodytes troglodytes*) byla zjištěna souvislost mezi velikostí těla a domovského okrsku. Menší jedinci mají menší domovské okrsky, ale na počátku zimního období nabírají větší tukové zásoby než větší jedinci s většími domovskými okrsky. Tuk sloužící k termoregulaci může sloužit ke kompenzaci menší tělesné velikosti v průběhu zimních období (Pilastro et al. 1995).

Energetické nároky organismu souvisí se rychlostí jeho metabolismu a mohou narůstat s jeho hmotností. Co jedinec z potravy získá, tedy tzv. čistý zisk energie, je podíl získané energie (po odečtení energetických nároků na její zisk a zpracování) a času, který na tyto činnosti potřeboval. Čistý zisk energie je ovlivněn hmotností zvířete, potravními nároky daného druhu, produktivitou prostředí, které obývá, ale také ročním obdobím (Harestad a Bunnell 1979).

Pušítk proužkovaný má větší velikost a pravděpodobně tedy i vyšší energetické nároky než pušítk západní. Přesto je jeho domovský okrsek i několikrát menší než u pušítk západního ve stejné oblasti. Rozdíl může být způsoben vzájemnou kompeticí, kdy pušítk západní zvětšuje svůj domovský okrsek, aby se střetům vyhnul (Singleton et al. 2010, Wiens et al. 2014).

Při porovnání mlád'at vrabce domácího (*Passer domesticus*), která byla ve špatné kondici, s mlád'aty s vyšším postavením v hnízdě nebo vyšší tělesnou hmotností, bylo zjištěno, že nižší postavení ptáčete v hnízdě nebo nižší tělesná hmotnost může souviset s vyšší pravděpodobností rozptylu (Altwegg et al. 2000). V případě sýkory koňadry (*Parus major*) bylo zjištěno, že domovské okrsky skupin, ve kterých byla mlád'ata v dobré kondici, byly několikrát větší než domovské okrsky skupin, kde byla mlád'ata špatně živena (Naef-Daenzer a Gruebler 2008).

3.2.4 Chování (behaviorální faktory)

Způsob jakým jedinec reaguje (jeho chování) je ovlivněn genetickými faktory, předchozími zkušenostmi, sociální interakcí s dalšími jedinci a proměnlivostí podmínek prostředí, které obývá (Bousquet et al. 2015). Rozptylová aktivita a velikost domovského okrsku je ovlivňována behaviorálními znaky. Agresivnější a nebojácnější jedinci dispergují více (Dingemanse et al. 2003), mohou tedy mít v rámci druhu i větší domovský okrsek (Evans et al. 2011).

Rozdíl ve velikosti domovského okrsku lze nalézt také v rámci odlišného chování mezi stálými ptáky a „floaters“. U drozda lesního (*Hylocichla mustelina*) se sice „floaters“ podle předpokladu pohybovali na větší vzdálenosti a neměli stálé domovské okrsky, nicméně dočasně obsazovali určité domovské okrsky. Tyto okrsky byly menší než domovské okrsky ptáků se stálými okrsky. Zároveň někteří stálí jedinci napadali a pronásledovali „floaters“ což mohlo ovlivnit právě velikost dočasných domovských okrsků (Brown a Long 2007).

Při velké hustotě populace mohou vytvářet agresivnější jedinci nátlak na ty submisivnější, které tím nutí ke zvětšování domovského okrsku případně k rozptylu (Dingemanse et al. 2003). Na mezidruhové úrovni k tomuto dochází například mezi pušítkem proužkovaným a pušítkem západním, kdy agresivnější pušítk proužkovaný má menší domovské okrsky než pušítk západní (Singleton et al. 2010, Wiens et al. 2014).

U špačka obecného nebyl nalezen vztah mezi rychlostí jejich průzkumných letů a změnami ve velikosti domovského okrsku, na rozdíl od jiných druhů, jako je například

sýkora koňadra. Nicméně u jedinců, kteří tvořili větší hejna, bylo zjištěno, že velikost domovského okrsku je ovlivněna tím, jaká část nového prostředí byla prozkoumána (Minderman et al. 2010).

Jedinci, kteří jsou při průzkumných letech pomalejší, se lépe vyrovnávají s horším postavením v rámci příslušné populace, což jim může umožnit přežít i ve vysoce kompetitivních situacích (Dingemanse et al. 2003). Jedinci, kteří jsou aktivnější, tedy vykazují rychlejší explorační chování a vyšší agresivitu, jsou více náchylní k rutinnímu chování a méně často přizpůsob své chování změnám v prostředí, oproti jedincům s pasivnějšími reakcemi. Změny ve velikosti domovského okrsku při změně podmínek prostředí jsou tak u nich méně časté (Minderman et al. 2010).

3.2.4.1 Personalita

Odlišnosti v chování mezi jedinci mohou být popsány pomocí rozdílů v personalitě. Tento pojem má v literatuře více ekvivalentů, například temperament nebo behaviorální profil. Kromě personality jsou rozdíly v chování popsány také behaviorálními syndromy (Sih et al. 2004).

Osobnost je charakterizována stálými vzorci v chování, které se projevují v různých situacích a jsou stálé v čase. Personalita umožňuje vysvětlit vnitrodruhové rozdíly u jinak homogenních skupin, tedy jedinců stejného pohlaví, velikosti a stáří, kteří žijí ve stejných podmínkách. Může být složité rozlišit stabilní individuální personalitu od skupiny znaků chování způsobených změnami v prostředí, tedy od reakcí vyvolaných vnějšími podmínkami (Groothuis a Carere 2005).

Podle určitých souborů znaků lze charakterizovat typ personality neboli behaviorální typ. Behaviorální typ jedince, populace nebo druhu může mít významné ekologické nebo evoluční důsledky. Může ovlivnit schopnost adaptovat se na nové prostředí, relativní tendenci druhu k invazím nebo rychlost vzniku druhů (Sih et al. 2004).

Personalita ovlivňuje kvalitu života jedince. V závislosti na personalitě může mít jejich chování různé důsledky, zároveň se podle personality liší i fitness jedince (Bouquet et al. 2015). Vztah personality k velikosti domovského okrsku ptáků zatím není dostatečně prozkoumán. Byl však studován vztah personality k rozptylovému chování, důsledky se však mohou lišit mezi jednotlivými druhy (Cote et al. 2010).

Velikost rozptylu roste s mírou aktivity jedince při prozkoumávání nového prostředí. Rozdíly v exploračním chování jsou tedy příčinou, nikoli důsledkem rozptylu. Tyto vzorce chování jsou podmíněny geneticky. U sýkory koňadry roste velikost rozptylu potomků s rychlostí průzkumných letů jejich rodičů. U samic které dispergovaly rychleji, byl zaznamenán větší pohnízdni rozptyl (Dingemanse et al. 2003).

3.2.4.2 Behaviorální syndrom

Behaviorální syndrom je tendence jedince trvale se lišit určitým způsobem chování od zbytku populace. Popisuje konkrétní specifické reakce, ke kterým může docházet v rozdílných situacích. Behaviorální syndrom se může objevovat v rámci populace nebo druhu. Příkladem může být agresivní chování, kdy napříč různými situacemi reagují někteří jedinci vždy agresivněji než jiní (Sih et al. 2004).

Je třeba odlišit jej od personality jedince. Behaviorální syndrom se například vztahuje ke korelaci mezi formami agresivity v rámci chování v různých situacích, zatímco personalita (temperament) odpovídá konkrétnímu vzorci chování, v určité situaci či za určitých podmínek, který tak tvoří charakter jedince (Groothuis a Carere 2005).

Existence syndromů vysvětluje chování, které se objevuje mimořádně, není typickou reakcí na danou situaci, nebo nezapadá do kontextu. Zároveň může vysvětlit všudypřítomné zachování individuálních rozdílů v behaviorálních typech (Sih et al. 2004).

Populace nebo druhy mohou vykazovat behaviorální syndrom, v případě, že každý jedinec náleží k určitému behaviorálnímu typu (agresivnější, méně agresivní). Ale také skupina druhů může vykazovat syndrom kdy každý druh má behaviorální typ, tedy agresivnější druhy a plaché druhy (Sih et al. 2004).

Vztah behaviorálního syndromu k velikosti domovského okrsku zatím nebyl dostatečně prostudován. U ptáků tedy zatím nebyla zjištěna spojitost mezi behaviorálním syndromem a velikostí domovského okrsku. Nicméně například u agamy ostnitě (*Agama planiceps*) byly zjištěny rozdíly mezi jedinci v závislosti na míře odvahy či neohroženosti. Odvážnější jedinci trávili více času vyhříváním na slunci a pohybem v rámci svého domovského okrsku navzdory predátorům. Zároveň měli větší domovské okrsky než plašší jedinci (Carter et al. 2010).

3.3 Druh (morfologické faktory)

I když mezidruhov^á variabilita ve velikosti domovských okrsků je nejvíce řízena potřebami metabolismu v závislosti na velikosti těla (Harestad a Bunnell 1979; Carbone et al. 2005), vnitrodruhov^á variabilita může být ovlivněna velkou škálou vnitřních a vnějších faktorů. Ve většině studií lze použít pouze jeden, nebo několik málo faktorů k popsání vnitrodruhov^é variability a často pouze na omezené časové nebo prostorové škále (van Beest et al. 2011).

Variabilita prostředí, která řídí tento populační vývoj, je považována za klíčový tlak na biodiverzitu (Vangestel et al. 2010). Druhy mohou reagovat na variabilitu prostředí pomocí genetických a fyziologických adaptací, nebo přizpůsobením svého chování k rozdělení limitujících zdrojů v rámci okrsku (Opdam a Wascher, 2004).

U většiny druhů není známa vnitrodruhov^á variabilita ve velikosti domovského okrsku (van Beest et al. 2011). V případě variability ve velikosti domovského okrsku v rámci druhu se obvykle uplatňuje některý z dalších individuálních faktorů, nebo faktorů prostředí, které jsem popsala výše.

Mezidruhov^á variabilita ve velikosti domovských okrsků je značně široká, vzhledem k množství ptačích druhů a velké variabilitě životních nároků a vzhledem k prostředí, které mohou obývat. Například Baker & Mewaldt (1979) zjistili, že těžší druhy mají větší domovský okrsek než lehčí druhy. Při kolonizaci nových míst, nebo míst kde dříve daný druh vyhynul, se mohou lépe uplatnit druhy s většími domovskými okrsky, protože se tak spíše vyhnou konkurenci (Samaš et al. 2013).

Nicméně při porovnání druhů s podobnými nároky a prostředím je přesto možné najít rozdíly ve velikosti domovských okrsků. U jestřába lesního se velikost domovských okrsků u samců a samic neliší, zatímco u krahujce obecného mají samice větší domovské okrsky než samci. Přestože u obou druhů existuje rozdíl ve velikosti mezi samcem a samicí, u krahujce obecného je mnohem výraznější, což souvisí s rozdílem ve velikosti domovského okrsku (Marquiss a Newton 1982).

3.4 Míra urbanizace

Rozvoj urbánního prostředí může ohrožovat celkovou biodiverzitu, která je v urbanizovaných oblastech obvykle nižší než v původních biotopech (Evans et al. 2011). Schopnost adaptace na urbánní prostředí je rozdílná mezi jednotlivými druhy v závislosti na jejich specifických znacích a nárocích na prostředí. Postupná urbanizace prostředí zvyhodňuje především běžné

druhy ptáků (Chace a Walsh 2006). Výhodu při adaptaci mají málo specializované druhy. Nejlépe se uplatňují druhy, které se živí rostlinným materiálem a nehnízdí přímo na zemi (Evans et al. 2011).

Urbanizace ptačích druhů probíhá postupně a u jednotlivých druhů různě dlouho, zároveň se míra adaptace na urbanizované prostředí může mezi druhy lišit a to i u druhů, které se adaptovaly na urbanizované prostředí už před dlouhou dobou (Møller et al. 2012). Ptáci reagují na proces urbanizace postupně, což je způsobeno přirozeným propojením těchto reakcí s ekologickými a evolučními znaky daného druhu (Evans et al. 2011).

Změna podmínek prostředí v souvislosti s urbanizací vyžaduje adaptace, které v dlouhodobém měřítku ovlivňují preference daného druhu ohledně prostředí. U druhů které se na urbanizované prostředí adaptovaly před delší dobou, jako je například vrabec domácí nebo kos černý, jsou populace v urbanizovaných oblastech početnější než ty obývající původní prostředí. Nicméně zatímco u vrabce došlo k přesunu takřka celého druhu do městského prostředí už před tisíciletími, u kosa černého existují oddělené populace v urbanizovaných oblastech a v původních oblastech teprve cca dvě století (Møller et al. 2012). Ptačí biodiverzita ve městech a dalších urbanizovaných oblastech může být podpořena dodáním dalších zdrojů, které jsou v urbanizovaných oblastech nedostatečné a vybudováním vhodných prostředí pro druhy hnízdící na zemi (Evans et al. 2011).

3.4.1 Dostupnost zdrojů a urbanizace

V městském prostředí, které se vyznačuje velmi heterogenní dostupností zdrojů, existuje trade-off mezi minimalizací energetických ztrát a predančního tlaku a pohybem mezi ploškami s dostupnými zdroji (Mitchell a Powell 2004). V rámci druhu jsou tedy obvykle dostupností zdrojů více ovlivněny populace v městském prostředí než ty z neurbanizovaných oblastí. Při pohybu v urbanizovaných oblastech je v důsledku fragmentace zdrojů větší problém nalézt vhodné prostředí (Evans et al. 2011). Například u kosa černého je dostupnost zdrojů pro urbanizované populace limitujícím faktorem, zatímco v neurbanizovaných oblastech jsou spíše více limitovány predančním tlakem (Ibáñez-Álamo a Soler 2010).

3.4.2 Predace a urbanizace

Druh predátora je ovlivněn mírou urbanizace prostředí (Chace a Walsh 2006). V urbánních oblastech jsou z predátorů z ptačí říše více zastoupeni generalisté, tedy druhy které nejsou závislé na konkrétním druhu kořisti, jako je například racek středomořský (*Larus michahellis*) nebo straka obecná (*Pica pica*; Sorace a Gustin 2009). Přestože výskyt velkých predátorů,

především savců a dravců, je v urbanizovaných oblastech nižší, celkové množství predátorů v oblasti se snižovat nemusí. Konkrétně riziko hnízdní predace v urbanizovaných oblastech roste a to především díky predátorům – generalistům z čeledi krkavcovitých (Corvidae; Chace a Walsh 2006, Sorace a Gustin 2009).

Ve více urbanizovaných oblastech je méně míst vhodných k ukrytí, která jsou tak od sebe více vzdálena. Tím roste riziko napadení jedince v průběhu přesunu mezi úkryty a zároveň tak může vznikat tlak na zvětšování domovských okrsků. U druhů, které žijí v hejnech, jako je vrabec domácí, jsou hejna v urbanizovaných oblastech méně početná, což zvyšuje riziko pro jednotlivce (Vangestel et al. 2010).

3.4.3 Kondice a urbanizace

Tělesná hmotnost a velikost je ovlivněna potřebou jedince udržet dostatečnou tělesnou teplotu, což zároveň souvisí s klimatickými podmínkami prostředí v dané zeměpisné šířce (Harestad a Bunnell 1979). V oblastech s chladnějším podnebím mohou být znatelné teplotní rozdíly mezi urbanizovaným a neurbanizovaným prostředím, což se může projevit jako rozdíl ve velikosti těla mezi dvěma takto odlišenými populacemi. V urbanizovaných oblastech je průměrná teplota vyšší než v původním prostředí, takže lze předpokládat, že zde mohou mít jedinci nižší tělesnou hmotnost a velikost. Zároveň však tato velikost může být ovlivněna skutečností, že urbanizovaní jedinci mají menší domovské okrsky (Evans et al. 2009).

Vangestel et al. (2010) zjistili u vrabce domácího, že velikost domovského okrsku a zároveň i kondice je menší u více urbanizovaných jedinců. Městští vrabci domácí jsou menší, lehčí a mají horší kondici než ne-městští, což může být způsobeno nerovnoměrnou dostupností zdrojů. S mírou urbanizace se tak mění nároky na shánění potravy, nebo nároky na podmínky vhodné k rozmnožování (Liker et al. 2008). Naopak v rurálních oblastech byl vztah růstu tělesné kondice a velikosti domovského okrsku opačný, což lze očekávat u jedinců, kteří obývají kvalitní prostředí, bohaté na zdroje. Mohou si tak dovolit mít menší domovský okrsek, aby minimalizovali energetické ztráty, aniž by se tím snížila jejich kondice (Mitchell a Powell 2004, Vangestel et al. 2010).

Domovské okrsky v urbanizovaných oblastech nemusí souviset jen s kondicí, ale například s délkou ocasních per. U vrabců domácích v urbanizovaných oblastech bylo zaznamenáno, že kratší ocasní pera odpovídají menším domovským okrskům (Vangestel et al. 2010).

3.4.4 Chování a urbanizace

Velikost domovského okrsku může být také ovlivňována změnami v chování, které souvisí s urbanizací. Jednou z adaptací pro život v městském prostředí je snížení rozptylové aktivity (Evans et al. 2011). Ve výrazněji zastavěných (urbanizovaných) oblastech jsou jedinci v rámci svého domovského okrsku méně schopni reagovat na omezení přístupu ke zdrojům zásadním pro jejich přežití (Vangestel et al. 2010).

3.4.5 Morfologické faktory a urbanizace

Dlouho žijící sedentární druhy jsou považovány za nejvíce ovlivňované urbanizací, což souvisí se změnami v dostupnosti zdrojů, kompeticí a dalšími faktory které souvisí s velikostí domovského okrsku (Vangestel et al. 2010). Právě dostupnost zdrojů v oblasti ovlivňuje sedentární druhy nejvíce (Murgui 2009).

Druhy, které mají menší domovský okrsek (většina pěvců) jsou více ovlivňovány městským prostředím, než druhy s domovskými okrsky které jsou natolik velké, že překračují hranice městského prostředí (např. dravci). Proto jsou druhy, které mají menší domovské okrsky, omezeny dostupností zdrojů v dané urbanizované oblasti. (Chace and Walsh 2006).

4 Závěr

Faktory ovlivňující domovský okrsek je složité při jejich zkoumání oddělit, protože dochází k jejich vzájemnému ovlivňování a interakcím a to často i více než dvou z nich zároveň. To nastává především u faktorů prostředí. Charakter půdního pokryvu například ovlivňuje riziko predace, ale zároveň dostupnost zdrojů (Siffczyk et al. 2003). Domovský okrsek je však ovlivňován oběma faktory, což může být složité odlišit. Kompetice zase může z dlouhodobého hlediska zapříčinit migrační chování některých jedinců nebo dokonce druhů (Salewski a Bruderer 2007), stejně tak ale migrace může ovlivňovat kompetici.

Zcela specifickým faktorem je míra urbanizace prostředí. Urbanizace je v dnešní době jedním z nejvýznamnějších fenoménů v biologii vůbec. Rozšiřování měst a zástavba původních biotopů ovlivňuje téměř všechny ostatní faktory, především však charakter půdního pokryvu a dostupnost zdrojů (Evans et al. 2011). Tyto faktory však dále ovlivňují i jedince, tedy jejich kondici a tak i jejich přežívání, což může mít vliv na teritorialitu a velikost domovského okrsku.

Při provádění výzkumů v této oblasti tak vzhledem k velké provázanosti nelze studovat pouze jeden faktor, ale spíše skupinu faktorů úzce spolu souvisejících. Tento problém vysvětluje velké rozdíly při zpracování vlivu faktorů na velikost domovského okrsku, kdy nemusí být zcela jasné, který z faktorů má rozhodující vliv a který naopak souvisí pouze zdánlivě. Z faktorů prostředí patří k nejméně probádaným oblastem z hlediska velikosti domovského okrsku invaze a predace, z individuálních faktorů je to pak především vliv chování a personalita.

Ve své další práci bych proto chtěla pokračovat právě v této oblasti. Vzhledem k rostoucímu vlivu urbanizovaného prostředí a k malému množství publikovaných prací týkajících se chování, personality a kondice v souvislosti s velikostí domovského okrsku u ptáků, je cílem mého probíhajícího výzkumu zjistit, zda existují rozdíly ve velikosti domovského okrsku v závislosti na chování, kondici a míře urbanizace u modelového druhu kosa černého. U kosa černého byly zjištěny rozdíly v chování mezi jedinci v urbanizovaných a neurbanizovaných oblastech a také rozdíl v rozptylové aktivitě (Samaš et al. 2013). Pro zjištění, zda se u kosa chování vztahuje také k velikosti domovského okrsku, bude však třeba dalšího výzkumu.

5 Literatura

- Altwegg R., Ringsby T. H. a Sæther B.-E. 2000: Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Passer domesticus*.
Journal of Animal Ecology 69: 762–770.
- Anich N. M., Benson T. J. a Bednarz J. C. 2009: Estimating territory and home-range sizes: do singing locations alone provide an accurate estimate of space use?
The Auk 126: 626–634.
- Baker M. Ch. a Mewaldt R. 1979: The use of space by white-crowned sparrows: juvenile and adult ranging patterns and home range versus body size comparisons in an avian granivore community. Behavioral Ecology and Sociobiology 6: 45–52.
- van Beest F. M., Rivrud I. M., Loe L. E., Milner J. M. a Mysterud A. 2011: What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore?
Journal of Animal Ecology 80: 771–785.
- Berthold P. 1999: A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration. Ostrich 70: 1–11.
- Bonnet X., Naulleau G. a Shine R. 1999: The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. Biological Conservation 89: 39–50.
- Bousquet Ch. A. H., Petit O., Arrivé M, Robin J.-P., a Sueur C. 2015: Personality tests predict responses to a spatial-learning task in mallards, *Anas platyrhynchos*.
Animal Behaviour 110: 145–154.
- Börger L., Dalziel B. D. a Fryxell J. M. 2008: Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research.
Ecology Letters 11: 637–650.
- Brown D. R. a Long J. A. 2007: What is a winter floater? Causes, consequences, and implications for habitat selection. The Condor 109: 548–565.
- Bruun M. a Smith H. G. 2003: Landscape composition affects habitat use and foraging flight distances in breeding European starlings.
Biological Conservation 114: 179–187.

- Burt W. H. 1943: Territoriality and home range concepts as applied to mammals.
Journal of Mammalogy 24: 346–352.
- Carbone Ch., Cowlshaw G., Isaac N. J. B. a Rowcliffe J. M. 2005: How far do animals go?
Determinants of day range in mammals.
The American Naturalist 165: 290–297.
- Carter A. J., Goldizen A. W. a Tromp S. A. 2010: Agamas exhibit behavioral syndromes:
bolder males bask and feed more but may suffer higher predation.
Behavioral Ecology 21: 655–661.
- Coates P. S., Casazza M. L., Blomberg E. J., Gardner S. C., Espinosa S. P., Yee J. L.,
Wiechman L. a Halstead B. J. 2013: Evaluating greater sage-grouse seasonal space use
relative to leks: Implications for surface use designations in sagebrush ecosystems.
The Journal of Wildlife Management 77: 1598–1609.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S. a Sih A. 2010: Personality-dependent dispersal:
characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations.
Philosophical Transaction of the Royal Society B 365: 4065–4076.
- Devigne C. a Detrain C. 2002: Collective exploration and area marking in the ant
Lasius niger. Insectes Sociaux 49: 357–362.
- Dingemanse N. J., Both Ch., van Noordwijk A. J., Anne L. Rutten A. L. a Drent P. J. 2003:
Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*).
Proceedings of the Royal Society London B 270: 741–747.
- Dressler R. L. 1982: Biology of the orchid bees (*Euglossini*).
The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 13: 373–94.
- Duncan R. P., Blackburn T. M. a Sol D. 2003: The ecology of bird introductions.
The Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 71–98.
- Evans K. L., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A. a Hatchwell B. J. 2009: The effect of
urbanisation on avian morphology and latitudinal gradients in body size.
Oikos 118: 251–259.
- Evans K. L., Chamberlain D. E., Hatchwell B. J., Gregory R. D. a Gaston K. J. 2011: What
makes an urban bird? Global Change Biology 17: 32–44.

- Evans K. L., Newton J., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A. a Hatchwell B. J. 2012: Colonisation of urban environments is associated with reduced migratory behaviour, facilitating divergence from ancestral populations. *Oikos* 121: 634–640.
- Gibson R. M., Bradbury J. W. a Vehrencamp S. L. 1991: Mate choice in lekking sage grouse revisited: the roles of vocal display, female site fidelity, and copying. *Behavioral Ecology* 2: 165–18.
- Gill F. B. 2007: Ornithology. New York: W. H. Freeman and Company.
- Godet L., Marquet M., Eybert M.-Ch., Grégoire E., Monnet S. a Fournier J. 2015: Bluethroats *Luscinia svecica namnetum* offset landscape constraints by expanding their home range. *Journal of Ornithology* 156: 591–600.
- Greenwood P. J. a Harvey P. H. 1982: The natal and breeding dispersal of birds. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13: 1–21.
- Grimm B. a Paill W. 2001: Spatial distribution and home-range of the pest slug *Arion lusitanicus* (Mollusca: Pulmonata). *Acta Oecologica* 22: 219–227.
- Groothuis T. G. G. a Carere C. 2005: Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 137–150.
- Hansbauer M. M., Storch I., Pimentel R. G. a Metzger J. P. 2008: Comparative range use by three Atlantic forest understorey bird species in relation to forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology* 24: 291–299.
- Harestad A. S. a Bunnell F. L. 1979: Home range and body weight – a reevaluation. *Ecology* 60: 389–402.
- Hinam H. L. a St. Clair C. C. 2008: High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-wet owls. *Biological Conservation* 141: 524–535.
- Chace J. F. a Walsh J. J. 2006: Urban effects of native avifauna: a review. *Landscape and Urban Planning* 74: 46–69.
- Ibáñez-Álamo J. D. a Soler M. 2010: Does urbanization affect selective pressures and life-history strategies in the common blackbird (*Turdus merula* L.)? *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 759–766.

- Kesler D. C. a Haig S. M. 2007: Territoriality, prospecting, and dispersal in cooperatively breeding Micronesian kingfishers (*Todiramphus cinnamominus reichenbachii*).
The Auk 124: 381–395.
- Kleeberger S. R. a Werner J. K. 1982: Home range and homing behavior of *Plethodon cinereus* in Northern Michigan. Copeia 1982: 409–415.
- Kokko H., Harris M. P. a Wanless S. 2004: Competition for breeding sites and site-dependent population regulation in a highly colonial seabird, the common guillemot *Uria aalge*.
Journal of Animal Ecology 73: 367–37.
- Kramer D. L. a Chapman M. R. 1999: Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. Environmental Biology of Fishes 55: 65–79.
- Laver P. N. a Kelly M. J. 2008: A critical review of home range studies.
Journal of Wildlife Management 72: 290–298.
- Liker A., Papp Z., Bókony V. a Lendvai Á. Z. 2008: Lean birds in the city: body size and condition of house sparrows along the urbanization gradient.
Journal of Animal Ecology 77: 789–795.
- Lim H. Ch. a Sodhi N. S. 2009: Space use and habitat selection of house crows in a tropical urban environment: a radio-tracking study.
The Raffles Bulletin of Zoology. 2009 57: 561–568.
- Loiselle B. A., Blake J. G., Durães R., Ryder T. B. a Tori W. 2007: Environmental and spatial segregation of leks among six co-occurring species of manakins (Pipridae) in Eastern Ecuador. The Auk 124: 420–431.
- Luepold S. H. B., Hodgman T. P., McNulty S. A., Cohen J. a Foss C. R. 2015: Habitat selection, nest survival, and nest predators of Rusty Blackbirds in northern New England, USA. The Condor 117: 609–623.
- Marquiss M. a Newton I. 1982: A radio-tracking study of the ranging behaviour and dispersion of European sparrowhawks *Accipiter nisus*.
Journal of Animal Ecology 51: 111–133.
- Minderman J., Reid J. M., Hughes M., Denny M. J. H., Hogg S., Evans P. G. H. a Whittingham M. J. 2010: Novel environment exploration and home range size in starlings *Sturnus vulgaris*. Behavioral Ecology 21: 1321–1329.

- Mitchell M. S. a Powell R. A. 2004: A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources *Ecological Modelling* 177: 209–232.
- Møller A. P. 2009: Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. *Oecologia* 159: 849–858.
- Møller A. P., Díaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Mänd R., Markó G. a Tryjanowski P. 2012: High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. *Oecologia* 170: 867–875.
- Møller A. P., Díaz M., Flensted-Jensen E., Grim T., Ibáñez-Álamo J. D., Jokimäki J., Mänd R., Markó G. a Tryjanowski P. 2015: Urbanized birds have superior establishment success in novel environments. *Oecologia* 178: 943–950.
- Morton M. L. 1992: Effects of sex and birth date on premigration biology, migration schedules, return rates and natal dispersal in the mountain white-crowned sparrow. *The Condor* 94: 117–133.
- Mueller T., Olson K. A., Dressler G., Leimgruber P., Fuller T. K., Nicolson C., Novaro A. J., Bolgeri M. J., Wattles D., DeStefano S., Calabrese J. M. a Fagan W. F. 2011: How landscape dynamics link individual-to population-level movement patterns: a multispecies comparison of ungulate relocation data. *Global Ecology and Biogeography* 20: 683–694.
- Murgui E. 2009: Seasonal patterns of habitat selection of the house sparrow *Passer domesticus* in the urban landscape of Valencia (Spain). *Journal of Ornithology* 150: 85–94.
- Naef-Daenzer B. a Gruebler M. U. 2008: Post-fledging range use of great tit *Parus major* families in relation to chick body condition. *Ardea*, 96: 181–190.
- Newton I. 2008: The migration ecology of birds. Academic press, London.
- Noble G. K. 1939: The role of dominance in the social life of birds. *The Auk* 56: 253–273.
- Opdam P. a Wascher D. 2004: Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation* 117: 285–297.

- Péres-Tris J. a Tellería J. L. 2002: Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration. *Journal of Animal Ecology* 71: 211–224.
- Pilastro A., Bertorelle G. a Marin G. 1995: Winter fattening strategies of two passerine species: environmental and social influences. *Journal of Avian Biology* 26: 25–32.
- Powell L. A. a Frasca L. L. 2000: Can nest predation and predator type explain variation in dispersal of adult birds during the breeding season? *Behavioral Ecology* 11: 437–443.
- Powell R. A. 2000: Animal home ranges and territories and home range estimators. 65–110 v *Research techniques in animal ecology: Controversies and consequences* (Boitani L. a Fuller T. K.). Columbia University Press, New York.
- Powell R. A. a Mitchell M. S. 2012: What is a home range? *Journal of Mammalogy* 93: 948–958.
- Pröhl H. 2005: Territorial behavior in dendrobatid frogs. *Journal of Herpetology* 39: 354–365.
- Salewski V. a Bruderer B. 2007: The evolution of bird migration – a synthesis. *Naturwissenschaften* 94: 268–279.
- Samaš P., Heryán J. a Grim T. 2013: Jak urbanizace ovlivňuje rozptylové chování kosa černého (*Turdus merula*)? *Sylvia* 49: 21–38.
- Sandlund O. T., Museth J. a Øistad S. 2016: Migration, growth patterns, and diet of pike (*Esox lucius*) in a river reservoir and its inflowing river. *Fisheries Research* 173: 53–60.
- Sergio F., Blas J. a Hiraldo F. 2009: Predictors of floater status in a long-lived bird: a cross-sectional and longitudinal test of hypotheses. *Journal of Animal Ecology* 78: 109–118.
- Sheppard J. K., Preen A. R., Marsh H., Lawler I. R., Whiting S. D. a Jones R. E. 2006: Movement heterogeneity of dugongs *Dugong dugon* (Müller), over large spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 334: 64–83.

- Schofield G., Hobson V. J., Fossette S., Lilley M. K. S., Katselidis K. A. a Hays G. C. 2010: Fidelity to foraging sites, consistency of migration routes and habitat modulation of home range by sea turtles. *Diversity and Distributions* 16: 840–853.
- Schulte U., Küsters D. a Steinfartz S. 2007: A PIT tag based analysis of annual movement patterns of adult fire salamanders (*Salamandra salamandra*) in a Middle European habitat. *Amphibia-Reptilia* 28: 4531–4536.
- Schwabl H. 1992: Winter and breeding territorial behaviour and levels of reproductive hormones of migratory European robins. *Ornis Scandinavica* 23: 271–276.
- Siffczyk C., Brotons L., Kangas K. a Orell M. 2003: Home range size of willow tits: a response to winter habitat loss. *Oecologia* 136: 635–642.
- Sih A., Bell A. a Johnson J. Ch. 2004: Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 372–378.
- Singleton P. H., Lehmkuhl J. F., Gaines W. L., Graham S. A. 2010: Barred owl space use and habitat selection in the Eastern Cascades, Washington. *Journal of Wildlife Management* 74: 285–294.
- Sorace A. a Gustin M. 2009: Distribution of generalist and specialist predators along urban gradients. *Landscape and Urban Planning* 90: 111–118.
- Strubbe D. a Matthysen E. 2011: A radiotelemetry study of habitat use by the exotic ring-necked parakeet *Psittacula krameri* in Belgium. *The International Journal of Avian Science*: 153: 180–184.
- Thogmartin W. E. 2001: Home-range size and habitat selection of female wild turkeys (*Meleagris gallopavo*) in Arkansas. *The American Midland Naturalist* 145: 247–260.
- Vangestel C., Braeckman B. P., Matheve H. a Lens L. 2010: Constraints on home range behaviour affect nutritional condition in urban house sparrows (*Passer domesticus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 41–50.
- Vitz A. C. a Rodewald A. D. 2010: Movements of fledgling ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*) and worm-eating warblers (*Helmitheros vermivorum*) within and beyond the natal home range. *The Auk* 127: 364–371.

- Waser P. M. 1985: Does competition drive dispersal? *Ecology* 66: 1170–1175.
- Watson J. W., McAllister K. R. a Pierce D. J. 2003: Home ranges, movements, and habitat selection of Oregon spotted frogs (*Rana pretiosa*).
Journal of Herpetology 37: 292–300.
- Weidinger K. 2009: Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe.
Ibis 151: 352–360.
- Wiens J. A., Stenseth N. Ch., Van Horne B. a Ims R. A. 1993: Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66: 369–380.
- Wiens J. D., Anthony R. G. a Forsman E. D. 2014: Competitive interactions and resource partitioning between Northern spotted owls and barred owls in Western Oregon.
Wildlife Monographs 185: 1–50.