

# Rozptyl, pohyb, dormance, navigace a migrace

FRANTIŠEK VAŘEJKA

# Počátky sledování pohybu organismů

- ▶ Schopnosti přemísťování organismů a škála pohybů jsou různé
- ▶ Nejdříve: sledování dalekých migrací ptáků a saranče, později lokální pohyby
- ▶ **Rozptyl** a **migrace** – oba termíny označují prostorové pohyby, užití se liší v závislosti na oboru biologie



# Rozptyl

- ▶ **Rozptyl** – proces, kterým se jedinci rozptylují z místa narození nebo domovského okrsku prostřednictvím difúzních pohybů (jednocestné pohyby na kratší vzdálenosti, nejrůznějšího směru, aktivní či pasivní, jedinci se šíří z konkrétního místa do okolí)
- ▶ **Nomadismus** – potulky jedinců v krajině, zpravidla motivované potravně
- ▶ Oba jsou specializované pohyby, které vznikly za účelem změny místa v prostoru
- ▶ **Disperze** – způsob rozmístění jedinců v prostoru, reprezentuje stav procesů



# Rozptyl

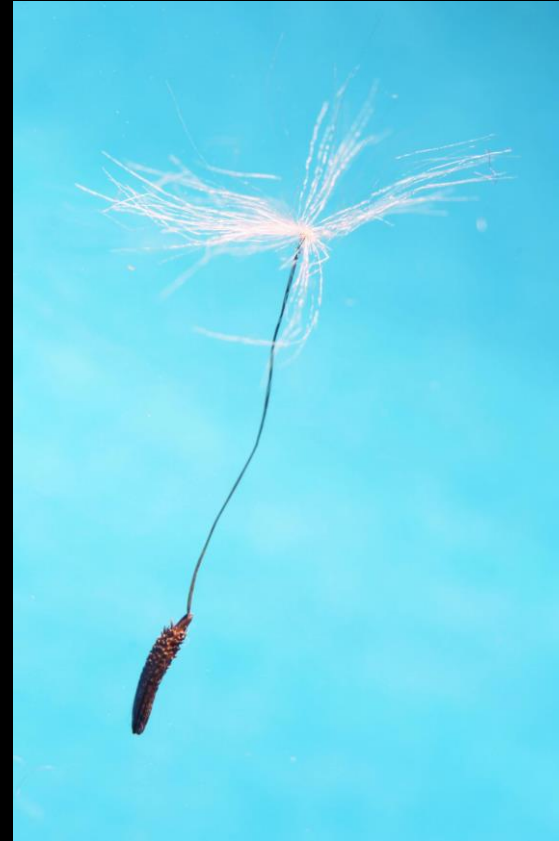
- ▶ Určuje úroveň toku genů mezi populacemi, ovlivňuje dynamiku a perzistenci populací, distribuci a abundanci druhů a strukturu společenstva
- ▶ **Kvantifikace rozptylu v demografii:** 1) emigrace  
2) přesun  
3) imigrace
- ▶ Rozptyl může reprezentovat:
  - a) počet nebo proporce emigrujících jedinců (měření pomocí radiotelemetrie a značkování jedinců)
  - b) rozptylová vzdálenost



Bekyně velkohlavá (*Lymantria dispar*)

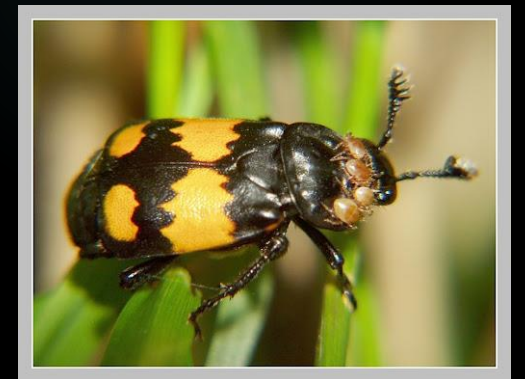
# Pohyb v prostoru

- ▶ Propagula – jakékoliv rozptylové stádium rostlin a živočichů
- ▶ **Pasivní rozptyl:** anemochorie – šíření vzduchem, hydrochorie – šíření vodou, zoochorie – rozptyl zprostředkovaný aktivně se pohybujícími živočichy (např. endozoochorie rostlinných semen v trávicím traktu ptáků a letounů)
- ▶ **Aktivní rozptyl:** forezie – živočichové aktivně využívají k rozptylu jiné živočichy



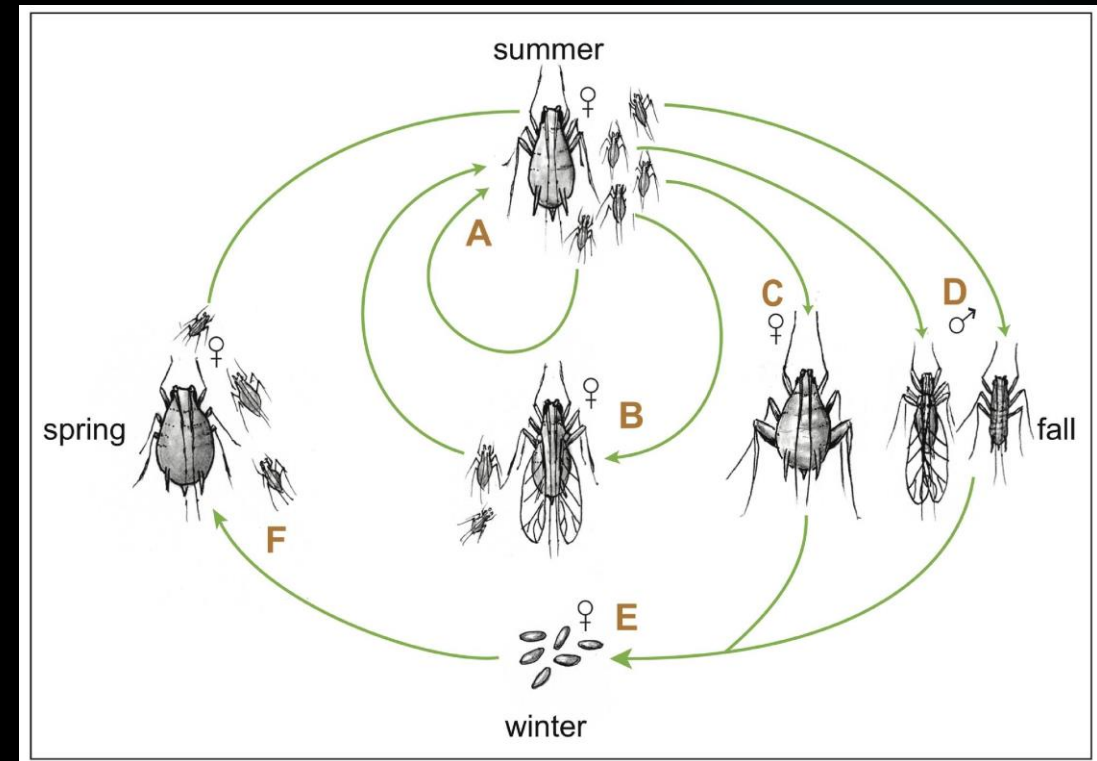
www.naturfoto.cz

© Jan Ševčík



# Determinanty rozptylu

- ▶ 1) **Pohlaví** – vliv filopatrie (věrnost rodnému místu), může se lišit u samců a samic
- ▶ 2) **Věk** – natální (mladí jedinci a vývojová stádia) vs rozmnožovací rozptyl (adultní jedinci)
- ▶ 3) **Rozptylový polymorfismus** – druhy s polymorfními potomky vykazují odlišnou míru rozptylu (polymorfismus semen u rostlin, křídelní polymorfismus u mšic)
- ▶ 4) **Mateřské účinky** – kvalita prostředí ovlivňuje vyvíjející se potomstvo skrze kondici matky
- ▶ 5) **Genetické rozdíly**
- ▶ 6) **Vliv populační hustoty** – většinou platí čím větší populační hustota, tím se zvyšuje rozptyl (drobní hlodavci, hmyz)





# Dormance

- ▶ **Dormance** – stav, kdy organismus setrvává v inaktivním stavu s pozastaveným vývojem a přečkává nepříznivé podmínky
- ▶ 1) prediktivní – zahájena před příchodem nepříznivých podmínek a je považována za sezónní adaptaci (u bezobratlých diapauza – vajíčka u sarančí, kukla motýlů, imága některých střevlíčků vs u rostlin primární dormance, semena při ní obvykle neklíčí)
- ▶ 2) konsekvenciální – nastává po příchodu nepříznivých podmínek
  - u živočichů označována jako adaptivní hypotermie (v chladném prostředí kviescence – patří sem např. teplotní kviescence = hibernace, v období sucha v teplých oblastech – estivace)



# Orientace a navigace

- ▶ **Orientace** – schopnost určit správný směr na základě vnějších podnětů (např. taxe)
- ▶ **Navigace** – správné zaměření své pozice a proces nalezení cesty ke specifickému cíli
- ▶ Živočichové při těchto procesech využívají nejrůznější podněty
- ▶ 1) **vizuální** – a) selekční orientace – orientace dle polohy nebeských těles (migrující ptáci) či schopnost vnímat polarizované světlo pomáhá určovat polohu Slunce včelám
  - b) integrace dráhy – využívají hlodavci a mravenci
  - c) pilotáž (navigace podle známých krajinných prvků) – orientaci pomocí orientačních bodů v krajině používají ptáci i hmyz
- ▶ 2) **fyzikální** – schopnost vnímat magnetické pole Země a používat ho jako kompas při migracích mají ptáci, kytovci, lososi a želvy
- ▶ 3) **Chemické** - lososi a ptáci schopni vnímat chuťové a olfaktorické vjemy a využít je k nalezení cíle
- ▶ U zvířat většinou dochází ke kombinaci více metod
- ▶ Pravá navigace = schopnost zorientovat se v cizím prostředí a dosáhnout správného cíle (holubi) vs vektorová navigace = geneticky podmíněné programy pomáhají určit cíl cesty (mladí ptáci na své první migraci)





# Migrace

- ▶ **Migrace** – pravidelné pohyby mezi geografickými územími, nedochází k normálnímu využívání stanoviště (zpravidla ve specifickém ročním období a součástí reprodukčního cyklu)
- ▶ 1) migrace s více návraty – denní a přílivové pohyby, sezónní roční pohyby mezi stanovišti, migrace na velkou vzdálenost
- ▶ 2) migrace s jedním návratem – např. monarcha stěhovavý
- ▶ 3) jednocestné migrace – migrace bez návratu (např. saranče stěhovavá)
- ▶ Migrace u ryb: **anadromní** - z moře do sladké vody (lososi), **katadromní** – z řek do oceánu (úhoři), **oceanodromní** – migrace v oceánech (sledi, sardinky, tuňáci, makrely), **potamodromní** – migrace v řekách (např. severoameričtí okouni)
- ▶ Migrace obojživelníků a plazů: **filopatrie** = věrnost rodnému území (obojživelníci), u plazů migrace na velkou vzdálenost podnikají mořské želvy (karety, kožatky)
- ▶ Migrace ptáků: **tažní** (vlaštovka, špaček), **přelétaví** (sýkora), **stálí** (kos), nejdelší migrace má rybák dlouhoocasý
- ▶ Migrace savců: vzduchem (kaloni), vodou (kytovci), po souši (sob karibú, pakoně, zebry, sloni)

Review

# Beyond Migration: Causes and Consequences of Nomadic Animal Movements

Claire S. Teitelbaum <sup>1,\*</sup>@ and Thomas Mueller <sup>2</sup>@

Recent advances in animal tracking reveal that many species display irregular movements that do not fall into classical categories of movement patterns such as range residency or migration. Here, we develop a unifying framework that distinguishes these nomadic movements based on their patterns, drivers, and mechanisms. Though they occur in diverse taxa and geographic regions, nomadic movements are united by both their underlying environmental drivers, mainly environmental stochasticity, and the resulting irregular, far-ranging movement patterns. The framework further classifies types of nomadic movements, including full, seasonal, phase, irruptive, and partial nomadism. Nomadic movements can have unique effects on populations, communities, and ecosystems, most notably providing intermittent disturbances and novel introductions of propagules.

## Highlights

Many animals move long distances in an irregular manner, and thus do not fit into the conventional categories of either seasonal migration or range residency.

These nomadic movements can be distinguished from other forms of movement both qualitatively and quantitatively.

Nomadism usually occurs in highly variable, resource-limited environments. It can also provide escape from natural disasters, predators, and parasites.

# Kočovné pohyby: běžný, nepravidelný jev

- ▶ Pohyb je primární způsob, jakým zvířata reagují na proměnlivost prostředí
- ▶ Mezi dobře prozkoumané pohyby zvířat patří například sezónní migrace, rozptyl mladých jedinců po narození
- ▶ Kočovnictví se často objevuje v prostředí, které je vysoce variabilní v prostoru i v čase
- ▶ Kočovní zvířata (nomádi) se pohybují mezi odlišnými místy zdánlivě nepředvídatelným způsobem
- ▶ Nepravidelnost těchto pohybů může ovlivnit společenstva a ekosystémy způsobem odlišným oproti jiným typům pohybu zvířat
- ▶ Problém: kočovní zvířata se špatně vyhledávají kvůli jejich rozsáhlým oblastem a nepravidelným pohybům, navíc bývají ohroženi vlivem antropogenních změn v krajině



# Cíle

- ▶ 1) popsat vzory kočovných pohybů napříč taxony
- ▶ 2) klasifikovat typy kočovných pohybů
- ▶ 3) identifikovat hlavní hybatele kočovnictví a mechanismy chování, které spojují tyto hybatele s pohybovými vzory
- ▶ 4) popsat vlivy kočovných pohybů na populace, společenstva a ekosystémy, včetně jejich důsledků pro ochranu přírody

# Vzory pohybů kočovných zvířat

- ▶ Kočovnictví lze odlišit od ostatních typů pohybu, protože rozsahy areálů výskytu nomádů se rozšiřují po dlouhou dobu, zatímco celkový rozsah areálu výskytu u migrantů a stálých rezidentů je dosažen rychle
- ▶ Oproti stálým rezidentům nomádi často využívají větší areály výskytu (např. *Procapra gutturosa* 45000 km<sup>2</sup> vs *Rangifer tarundus* 382 km<sup>2</sup>)
- ▶ Oproti migrujícím zvířatům s podobně velkými areály, nomádi navštěvují nové a neznámé oblasti z krátkodobého i dlouhodobého časového měřítka
- ▶ Některá kočující zvířata nepravidelně navštěvují místa znovu, směr a načasování jejich pohybů jsou nepravidelné a tyto pohyby vykazují vysokou variabilitu rychlosti v čase
- ▶ Kočovné pohyby se liší od rozptylu po narození v tom, že rozptyl po narození slouží především k zakládání nového území či reprodukčního místa, zatímco nomádi překonávají velké vzdálenosti, aby se rozmnožili v blízkosti místa narození, nebo se přestěhují každý rok na nová místa

# Typy kočovních pohybů

- ▶ Kočovní pohyby nalezneme u různých taxonů – ptáků, spásajících savců, hmyzu, korýšů, mořských zvířat, také v různých ekosystémech (terestrických i marinních)
- ▶ Nejlépe jsou prozkoumáni ptáci a savci, u mořských živočichů stále není dostatek informací o jejich pohybech (potíže při jejich sledování)
- ▶ Kromě úplného kočovnictví rozlišujeme 4 další typy:
- ▶ **Fázové kočovnictví**
- ▶ Pohybové vzorce jedinců se liší podle jejich životní fáze/etapy
- ▶ Například langusty (*Panulirus argus*) kočují v dospělosti, zatímco jako juvenilové zůstávají věrní svému místu, u krokodýla *Crocodylus johnstoni* a krkavce *Corvus corax* je situace opačná
- ▶ Změny pohybového chování během životních fází mohou být řízeny kompromisy mezi získáváním zdrojů a riziky spojenými s pohybem, či s potřebou udržovat teritoria a rozmnožovací místa v dospělosti





# Typy kočovných pohybů



## ▶ Sezónní kočovnictví

- ▶ Jedinci mění pohybové chování během roku
- ▶ Zoborožec naříkavý (*Bycanistes bucinator*) si v době hnízdění udržuje malý domovský okrsek, ale mimo sezónu žije kočovným způsobem života
- ▶ Kaloň australský (*Pteropus poliocephalus*) může kočovat celoročně nebo sezónně, podle dostupnosti místních zdrojů

## ▶ Irupční kočovnictví

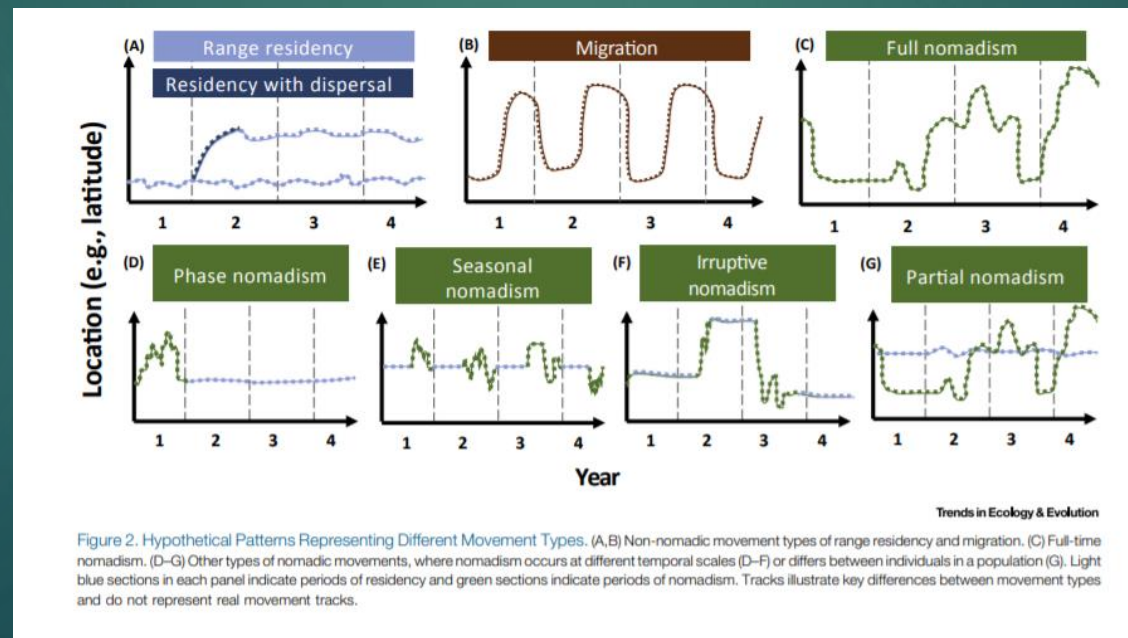
- ▶ Vzniká při náhlém přerušení období stálosti, kdy zvířata vykonávají nepředvídatelné pohyby na velké vzdálenosti, které však nesouvisí ani s určitou životní fází, ani sezónou
- ▶ Pisila australská (*Cladorhynchus leucocephalus*) a saranče pustinná (*Schistocerca gregaria*) patří k typickým příkladům



# Typy kočovných pohybů

## ▶ Částečné kočovnictví

- ▶ Kočovní je pouze část populace, variabilita v kočovnictví v populaci může vycházet z rozdílů v životní historii (např. teritorialita u samců)
- ▶ Pohyby losa (*Alces alces*) ve Skandinávii závisí na interakci mezi věkem, hloubkou sněhu a přítomností člověka



# Spouštěče kočovného chování

- ▶ **Nepředvídatelné, limitované zdroje**
- ▶ Kočovnictví bývá považováno za reakci zvířat na oblasti, které jsou nepředvídatelné (hypotéza nepředvídatelných zdrojů) a chudé na zdroje (hypotéza omezení zdrojů)
- ▶ Nepředvídatelná prostředí mohou řídit kočovné chování snížením benefitů spojených s omezením pohybů (např. domovské chování migrantů a rezidentů), protože věrnost oblasti je méně výhodná tam, kde se podmínky velmi liší v prostoru i čase
- ▶ Mnoho nomádů pochází z vyprahlých suchých oblastí, což podporuje hypotézu omezení zdrojů (např. *Oryx leucoryx*, *Saiga tatarica*)
- ▶ Nepředvídatelné zdroje pohánějí kočovné pohyby stejně jako sezónní zdroje podněcují migrace, dynamika zdrojů je zdůrazněna jako klíčová hnací síla různých forem pohybu zvířat

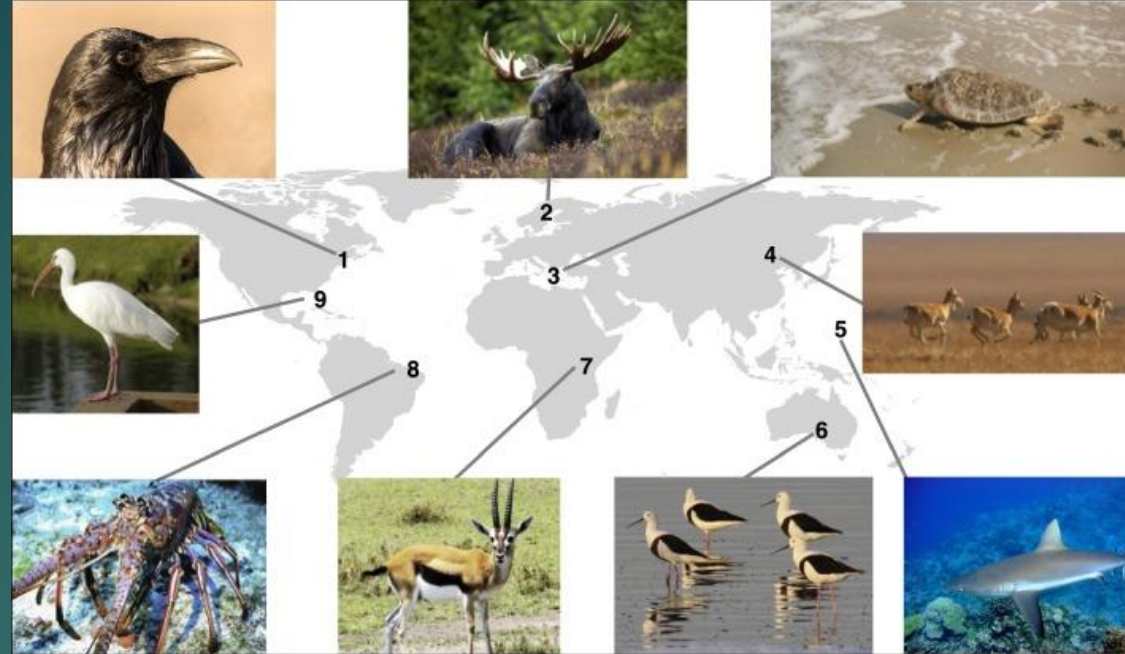


# Spouštěče kočovného chování

- ▶ **Únik před přírodními katastrofami**
- ▶ V tomto případě kočovnictví představuje únik z abnormálně chudých podmínek
- ▶ Skřivani *Calendulauda erythrochlamys* a divocí osli *Equus hemionus* se během extrémních podmínek stěhují na nová místa
- ▶ Sledování zdrojů vs únik při určování nomádských pohybů závisí na populaci a prostředí, flexibilita v kočovném chování zvyšuje šanci na přežití v oblastech s nepříznivým počasím
- ▶ **Únik před parazity a predátory**
- ▶ Kočovné chování může snížit riziko přenosu patogenů a parazitů (prokázáno u hospodářských zvířat), nicméně studie na to, jakým způsobem patogeny pohání nebo udržují kočovné pohyby v přírodě jsou vzácné
- ▶ Kočovnictví jako únik před predátory se vyplácí, pokud jsou predátoři méně mobilní než jejich kočovná kořist (např. budníček *Phylloscopus sibilatrix*)
- ▶ Pokud se predátoři nedokáží přizpůsobit nečekanému příchodu kočovné kořisti, pak může kočovnictví představovat efektivní formu úniku

# Behaviorální mechanismy kočovních pohybů

- ▶ Behaviorální mechanismy poskytují spojení mezi environmentálními hnacími silami a pohybem
- ▶ Sociální chování a podněty jsou běžně využívány mezi kočovnými populacemi, protože mohou pomoci nomádům identifikovat vhodné oblasti v proměnlivých prostředích (např. prostřednictvím konspecifické přitažlivosti)
- ▶ Kromě sociálních podnětů může více mechanismů zprostředkovat spojení mezi spouštěči kočovného chování a samotným pohybem (to platí i pro jiné typy pohybu – během migrace je důležité sledování gradientu i paměť)



	Species	Presumed driver of movement	Approximate movement distance or range area	Type of nomadism
1	<b>Common raven</b> ( <i>Corvus corax</i> ) [108]	Food availability and territoriality; movement between discrete carcasses defended by adults	Annual ranging of at least 1800 sq. km	Phase: only juveniles are nomadic
2	<b>Moose</b> ( <i>Alces alces</i> ) [12,19]	Food availability; snow cover; less harsh conditions than where migration occurs	Annual net displacement of ~10 km	Partial: 8-10% of individuals are nomadic
3	<b>Loggerhead turtle</b> ( <i>Caretta caretta</i> ) [109]	Habitat quality, measured as barometric pressure	10-100 km over a 15-day period	Partial: only females are nomadic
4	<b>Mongolian gazelle</b> ( <i>Procapra gutturosa</i> ) [26]	Food quality and availability	Gazelles ranged over an area of 45,000 sq. km in one year	Full-time
5	<b>Grey reef shark</b> ( <i>Carcharhinus amblyrhynchos</i> ) [45]	Behavioral and ecosystem effects of fishing pressure	Highly variable between individuals; up to 135 km in 48 hours	Partial: larger individuals are more likely to be nomadic
6	<b>Banded stilt</b> ( <i>Cladorhynchus leucocephalus</i> ) [58]	Habitat availability	Displacements of 680-2000 km in a 6-day period	Full-time or irruptive
7	<b>Thomson's gazelle</b> ( <i>Eudorcas thomsonii</i> ) [104]	High variability in food availability	Annual range of up to 25,000 sq. km	Full-time
8	<b>Spiny lobster</b> ( <i>Panulirus argus</i> ) [110]	Food availability; shelter availability	Up to hundreds of kilometers	Phase: juveniles are nomadic
9	<b>White ibis</b> ( <i>Eudocimus albus</i> ) [39]	Weather; breeding site quality	Annual movement distances of up to 1,300 km	Seasonal



# Vliv kočovných pohybů na ekologické procesy a ochranu přírody

## ▶ **Procesy na úrovni populace**

- ▶ Pohyby na dlouhé vzdálenosti zvyšují životaschopnost populace, protože snižují pravděpodobnost, že zvířata budou nadměrně využívat místní zdroje
- ▶ Kočování by mělo chránit populace před měnícími se podmínkami, protože stěhovavé druhy s vysokou sezónní věrností stanovišť mohou po jejich narušení zaznamenat rychlý pokles populace
- ▶ Kočovnictví může také ovlivnit genetickou strukturu populace, protože disperzní pohyby obecně zvyšují tok genů
- ▶ Úplní nebo částeční nomádi by měli mít vyšší tok genů oproti druhům, které kočují jen v období mimo rozmnožování

## ▶ **Procesy na úrovni společenstva a ekosystému**

- ▶ Kočovnictví může spojovat a měnit společenstva méně pohyblivých organismů, protože umožňuje šíření propagulí na nová místa

# Vliv kočovných pohybů na ekologické procesy a ochranu přírody

- ▶ Kočovní zvířata prostřednictvím trofických interakcí ovlivňují strukturu společenstva a ekosystému (kočovní predátoři mohou synchronizovat regionální dynamiku kořisti, kočovní herbivoři mohou měnit složení rostlinných společenstev jedením určitých druhů rostlin)
- ▶ **Problémy ochrany kočovných zvířat**
- ▶ Metody ochrany, jako jsou chráněná území, jsou často neúčinné pro vysoce mobilní druhy
- ▶ Ochranná opatření pro nomády by měla upřednostňovat oblasti, které jsou kritické pro přežití, což vyžaduje pochopení vodítek pro nomádský pohyb (vegetace, voda) a také toho, jak se zvířata mezi těmito oblastmi pohybují
- ▶ Zachování konektivity a prostupnosti krajiny či ochrana mnoha malých míst mohou zásadně pomoci při ochraně vysoce mobilních druhů
- ▶ Úspěch ochranných opatření závisí na monitorování stavu kočovných populací, ale velikost populace nomádů se nesebeurčuje kvůli jejich nepravidelným pohybům a velkým areálům
- ▶ Ale flexibilita v chování umožňuje zvířatům reagovat na měnící se podmínky prostředí (druhy s rozmanitějšími strategiemi pohybu jsou méně ohroženi než ti, kteří mají pouze jeden)

# Závěr

- ▶ Kočovnictví je poháněno omezenými a nepředvídatelnými zdroji
- ▶ Přesné podmínky, které spouštějí pohyb populace nebo jednotlivce, vyžadují více zkoumání
- ▶ Mechanické modely, simulační studie pohybových mechanismů a využití umělé inteligence mohou usnadnit pochopení behaviorálních mechanismů kočovných pohybů
- ▶ Budoucí studie by se měly zaměřit na rozvoj koncepcí ochrany kočovných druhů, zejména těch druhů, kteří nepředvídatelně osidlují stanoviště



Děkuji za pozornost!