

**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI**

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Disperze u ptáků a dalších terestrických obratlovců**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

**Adéla Kelnerová**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

Olomouc 2023

Vedoucí práce: doc. Mgr. Miloš Krist, Ph.D.



Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byla jsem seznámena s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Olomouci dne .....

.....

Adéla Kelnerová

## **Poděkování**

Ráda bych tímto poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce doc. Mgr. Miloši Kristovi, Ph. D. za nesmírnou vstřícnost a trpělivost při práci se mnou. Jsem velmi vděčná za poskytnuté rady a možnost seznámit se s prací v terénu pod jeho vedením. Také bych ráda poděkovala mé rodině a přátelům za podporu v průběhu mého studia.

# Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autorky: Adéla Kelnerová

Název práce: Disperze u ptáků a dalších terestrických obratlovců

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: doc. Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2023

Počet stran: 34

Počet příloh: 0

Jazyk: český

## Abstrakt

Disperze je životní znak zásadně ovlivňující fitness jedinců a metapopulační dynamiku. Toto téma jsem ve své práci zpracovala formou rešerše odborné literatury. Mým cílem bylo shrnout dosavadní poznatky týkající se disperze terestrických obratlovců s důrazem na ptáky a podat přehled různých faktorů, které tento znak ovlivňují. V této práci vysvětluji základní pojmy související s disperzí a její evoluční souvislosti. Dále se práce zabývá individuálními korelátory disperze, přičemž kladu důraz na srovnání savců a ptáků a možná vysvětlení rozdílné disperze u těchto dvou nejprobádanějších skupin obratlovců. Součástí této práce je také kapitola o vlivu vnějšího biotického a abiotického prostředí na disperzi obratlovců a kapitola věnující se obecným pravidlům pro délku disperze a kolonizaci nového prostředí. Poslední část práce je věnována spojitostem mezi disperzí a klimatickou změnou. Nebylo sice možné se v této práci věnovat tématu disperze v celé jeho šíři, může ale snad sloužit při orientaci v základních faktech týkajících se výzkumu disperze obratlovců.

Klíčová slova: disperze, filopatrie, pohyb, terestričtí obratlovci, populační dynamika

## **Bibliographical identification**

Author's name: Adéla Kelnerová  
Title: Dispersal in birds and other terrestrial vertebrates  
Type of thesis: Bachelor thesis  
Department: Department of Zoology  
Supervisor: doc. Mgr. Miloš Krist, Ph.D.  
Year of defense: 2023  
Number of pages: 34  
Number of appendices: 0  
Language: Czech

## **Abstract**

Dispersal is a life-history trait with a fundamental influence on individual fitness and metapopulation dynamic. This work is a review of scientific literature on this topic. My goal was to summarize the current findings regarding the dispersal of terrestrial vertebrates with an emphasis on birds and to provide an overview of all factors influencing this trait. In this thesis I present the basic terminology and briefly summarize the evolutionary context of dispersal. Furthermore, the thesis deals with individual correlates of dispersal with emphasizes on the comparison of the dispersal of mammals and birds and their possible explanations. This thesis also includes a chapter on the influence of biotic and abiotic environment on the dispersal of vertebrates and a chapter devoted to general rules for the length of dispersal and the colonization. The last part is devoted to the links between dispersal and climate change. It was not possible to deal with this topic in its entirety here, but this thesis can serve as a tool for orientation in the basic facts and research possibilities of vertebrate dispersal.

Key words: dispersal, philopatry, movement, terrestrial vertebrates, population dynamics

# Obsah

1	Úvod .....	1
2	Disperze v evolučním kontextu .....	2
2.1	Ultimátní příčiny disperze .....	2
2.2	Evoluční důsledky disperze .....	2
2.3	Náklady spojené s disperzí .....	3
3	Závislost disperze na vlastnostech jedince .....	5
3.1	Pohlaví .....	5
3.2	Věk a zkušenost jedince .....	7
3.3	Disperzní syndromy .....	8
3.4	Morfologie a kondice .....	8
3.5	Hormony .....	9
3.6	Osobnost .....	10
3.6.1	Agresivita .....	10
3.6.2	Socialita .....	11
3.6.3	Explorační chování .....	11
3.7	Genetika a dědivost disperze .....	12
3.7.1	Mateřský efekt .....	13
4	Závislost na podmínkách prostředí .....	14
4.1	Denzita .....	14
4.2	Příbuzenské vazby .....	15
4.3	Posouzení kvality prostředí .....	16
4.3.1	Predace, parazitismus a neúspěch .....	17
5	Specifika disperze .....	19
5.1	Délka disperze .....	19
5.1.1	Disperze na velké vzdálenosti .....	20
5.2	Měření a modelování disperze .....	20
5.3	Kolonizace .....	21
5.4	Krajina a její fragmentace .....	22
6	Změna klimatu .....	23
	Závěr .....	25
	Literatura .....	26

# 1 Úvod

Z demografického i evolučního hlediska je pro pochopení populační dynamiky druhu důležitá znalost chování jedinců v prostoru. Pro možnost kolonizace nových území, udržení prosperujících populací a přežití jedinců v různorodém prostředí je důležitá schopnost aktivního nebo pasivního pohybu mezi body v krajině. Poměrně dobře prostudovaná je například migrace, při které se živočichové v rámci jedné, či více generací periodicky přesouvají mezi dvěma a více lokalitami. Pohyb, jenž nemusí být periodický a zároveň má vliv na genový tok, je životní znak, který nazýváme rozptyl nebo také disperze (angl. dispersal, Ronce 2007). Pojem disperze může být také použit ve významu rozmístění jedinců či populací v prostoru (angl. dispersion, Tkadlec 2008), avšak disperzi v tomto slova smyslu jsem se v této práci nezabývala.

Disperzi u obratlovců rozlišujeme podle jejího charakteru na dvě následující kategorie. Natální disperze (angl. natal dispersal) je přesun z místa narození na místo prvního rozmnožování. Rozmnožovací disperze (angl. breeding dispersal) je pak přesun z místa předešlého rozmnožování na místo následujícího rozmnožování (Howard 1960, Greenwood 1980). Tyto dva typy disperze jsou na sobě částečně nezávislé a často bývají ovlivněny odlišnými faktory (Végvári *et al.* 2018). Je-li rozmnožování následující po disperzi úspěšné, disperzi označujeme jako efektivní, nebo také jako genetickou, protože v jejím důsledku dochází ke genovému toku. Hrubou neboli ekologickou disperzi pak rozumíme všechny přesuny na nové místo rozmnožování, bez ohledu na jeho úspěšnost (Greenwood 1980, Johnsson & Gaines 1990).

Většina obratlovců podstoupí natální disperzi nedlouho po dosažení samostatnosti, často ještě jako juvenilní jedinci (Howard 1960, Greenwood 1979, Dobson 1982). Výjimkou jsou druhy, u nichž se vyvinula kooperativní reprodukce, jako třeba sojka křovinná (*Aphelocoma coerulescens*). U tohoto druhu zůstávají někteří mladí jedinci s rodiči i několik let po dosažení samostatnosti (Suh *et al.* 2020). Podstoupí-li jedinec disperzi a vzdálenosti, jakou při ní urazí, rozhoduje mnoho faktorů. Obecně je můžeme rozdělit na individuální příčiny jako pohlaví, věk nebo osobnostní vlastnosti jedince (Greenwood 1980, Dingemanse *et al.* 2003, Trochet *et al.* 2016) a vlivy prostředí (Howard 1960, Santini *et al.* 2013). Až donedávna přitom existovalo přesvědčení, že sklony k disperzi nebo filopatrii se u jedinců projevují náhodně. Pozadí disperze, její evoluce a dopady na populace jsou ale komplikovanější, než se ještě před pár desítkami let mohlo zdát (Clobert *et al.* 2004).

Pro pochopení komplexních mechanismů a důsledků disperze je důležitým faktem, že lze tento proces rozdělit na několik specifických fází. Standardně jsou rozlišovány tři, a to emigrace, tranzice a imigrace. Každá z těchto fází je ovlivňována různými faktory v různé intenzitě. Podle Matthysena (2012) mají například interakce s příbuznými největší vliv na fázi emigrace. Struktura krajiny pak ze všech fází nejzásadněji ovlivňuje tranzici a na imigraci má často silný vliv denzita cílové populace. Specifika jednotlivých fází disperze a způsob, jakým různé faktory působí, se mohou zásadně lišit mezi jednotlivými taxony (Matthysen 2012). O to důležitější je mít na paměti, že výsledky výzkumů často nelze generalizovat na celý proces disperze.



## 2 Disperze v evolučním kontextu

### 2. 1 Ultimátní příčiny disperze

Disperze je velmi komplexní životní znak, který pravděpodobně vzniknul pod selekčním tlakem většího počtu ultimátních příčin. Působení různých ultimátních mechanismů se mezi druhy liší v závislosti na jejich dalších životních znacích (Bowler & Benton 2005). Mezi faktory, jež jsou spojené s evolucí různých strategií disperze, spadají ztráty zdatnosti (angl. fitness) způsobené inbreedingem (jinak také nazývané inbrední deprese) a outbreedingem, kompetice mezi příbuznými jedinci a environmentální stochasticita (Johnson & Gaines, 1990, Guillaume & Perrin 2006).

Při snaze o vysvětlení evoluce disperze vzniklo množství teoretických modelů. Ve své práci Johnsson & Gaines (1990) tyto modely rozdělili do dvou hlavních skupin. První z nich jsou modely založené na skupinové selekci. Disperze je v nich chápána jako příležitost pro slabší jedince, či projev altruismu v podobě přenechání zdrojů ostatním. Tyto modely vznikaly hlavně v 60. letech a na rozdíl od druhé skupiny mají malou podporu v empirických datech. Druhou skupinou jsou modely zkoumající selekci na individuální úrovni. Ty se zabývají vlivem příbuznosti, inbreedingem a outbreedingem a proměnlivostí prostředí (Johnsson & Gaines 1990). Do této skupiny řadíme většinu teoretických modelů disperze vznikajících i v dnešní době (např. Travis *et al.* 2012).

V některých případech je těžké rozlišovat mezi vlivy jednotlivých selekčních faktorů a určit tak hlavní sílu stojící za evolucí disperze a její podoby u daného druhu. Například projevy tendencí vyhýbat se inbreedingu a tendencí k úniku před kompeticí s příbuznými jedinci jsou si velmi podobné (Bowler & Benton 2005, Ronce 2007). Jejich podobnost spočívá především v tom, že oba tyto procesy mohou být příčinou vzniku rozdílů v disperzi mezi pohlavími. K úniku před inbreedingem totiž stačí, rozptýlí-li se pouze zástupci jednoho pohlaví a zástupci pohlaví druhého zůstanou filopatričtí. Při kompetici s příbuznými jedinci je situace podobná, zvláště jedná-li se o konkurenci v rozmnožování. V obou případech je pak podmínkou pro reálný vliv na evoluci disperze, aby k rozmnožování došlo až po emigraci z místa narození (Li & Kokko 2019).

### 2. 2 Evoluční důsledky disperze

Disperze je dnes vnímána jako klíčová součást metapopulační dynamiky (Abbott 2011). V čem tedy tkví její zásadní vliv na ekologii a evoluci druhů? Odpověď spočívá v genovém toku mezi dílčími populacemi a případné kolonizaci nových území. Závisí pak na vlastnostech jednotlivých populací a na intenzitě imigrace a emigrace, jakým způsobem disperze metapopulační dynamiku ovlivní (Clobert *et al.* 2004, Garant *et al.* 2007, Ronce & Clobert

2012). Disperze obratlovců je navíc v některých případech přispívá k rozšiřování semen rostlin (Almeida-Neto *et al.* 2008)

Jedním ze zásadních přínosů disperze pro jednotlivé populace je tzv. záchranný efekt (angl. rescue effect, Brown & Kodric-Brown 1977). Vede k přínosu nové genetické informace do populací, které se ocitly v evoluční pasti a omezená genetická variabilita je směřuje k extinkci (Brown & Kodric-Brown 1977, Clobert *et al.* 2009). Záchranný efekt je důležitý pro udržení malých populací na izolovaných místech, jako jsou ostrovy nebo vysokohorská údolí. S mírou izolovanosti populace však klesá pravděpodobnost imigrace a pravděpodobnost lokální extinkce narůstá (Brown & Kodric-Brown 1977).

Disperze mezi populacemi také do určité míry může bránit speciaci. Vlivem imigrace dochází k naředění genového fondu populace a udržování podobností s populací zdrojovou (Ronce & Clobert 2012). Záleží pak na intenzitě disperze a také dalších faktorech, jestli vlivem izolovanosti populace dojde ke vzniku nového druhu. K alopatrické speciaci vede vzájemná izolace populací nějakou geografickou bariérou. V takové situaci dochází k minimální nebo nulové disperzi jedinců z jedné populace do druhé. Příkladem může být bohatost komunit pěvců v Amazonii, jedné z druhově nejpestřejších oblastí světa. Na vznik takové druhové bohatosti ukazuje více faktorů, mezi které patří přítomnost fyzických překážek, jako jsou koryta veletoků, a nižší schopnost disperze živočichů přes takovéto překážky (Crouch *et al.* 2019). Naopak z historických záznamů vyplývá, že zvýšená míra disperze mohla v minulosti vést u některých dnes již vyhynulých karnivorních živočichů k větší diverzifikaci. Příčina je však nejasná (Faurby *et al.* 2019). Vysvětlení toho, že po sobě lépe dispergující skupiny zanechaly více vývojových linií, může být takové, že populace druhů s lepší schopností disperze dokázaly kolonizovat více rozličných území, čímž vzniklo množství různých požadavků na adaptace. Důvodem zdánlivě větší diverzifikace, ale může také být vyšší míra extinkce skupin s menší schopností disperze (Carrillo *et al.* 2020).

### 2.3 Náklady spojené s disperzí

Aby živočichové mohli disperzi podstoupit a využít tak její přínosy, je nutné podstoupit určitá rizika, která jsou s ní spojená. Potenciální nevýhody disperze můžeme shrnout do čtyř kategorií. I zde platí, že je důležité rozlišovat mezi jejími jednotlivými fázemi, jelikož se náklady v každé fázi mohou lišit. První z nevýhod disperze je zvýšené riziko úmrtí daného jedince. V tomto případě je nejkritičtější fáze přechodu, kde je kromě predace častou příčinou úmrtnosti i lidská činnost a jiné důsledky pobytu v neznámém prostředí (Clobert *et al.* 2004, Bonte *et al.* 2011). Další nevýhodou je ztráta známého prostředí a následné ztížené podmínky při kompetici s filopatrickými jedinci v nové lokalitě. Třetí kategorií jsou ztráty výhod plynoucích z kooperace mezi příbuznými jedinci a ztráta sociální úrovně. Poslední z nich je ztráta příležitostí a času, který mohl být vynaložen například na shánění potravy (Handley & Perrin 2007, Bonte *et al.* 2011). Disperze u samců migrujících druhů ptáků může, kvůli ztrátě známého prostředí, ztížit obstarávání potravy či získání partnerky. Imigrace do nové oblasti může také

vést k většímu počtu agresivních setkání (Morton *et al.* 1992). Nevýhody z disperze často plynou jen pro část jedinců. Například samci střízlíka venezuelského (*Campylorhynchus nuchalis*) vlivem disperze získali horší sociální postavení v nové skupině, zatímco samice si díky disperzi v sociálním postavení polepšily (Yáber & Rabenold 2002). Kvůli komplikacím s vyhodnocením fitness dispergujících jedinců (menší šance opětovného odchyty či pozorování) může být navíc negativní vliv disperze nadhodnocován (Doligez & Pärt 2008).

### 3 Závislost disperze na vlastnostech jedince

V rámci druhu se od sebe jedinci odlišují různými vlastnostmi a právě jejich individualita má často za následek variabilitu v chování při disperzi (Delgado *et al.* 2010). Kvůli proměnlivosti faktorů prostředí je navíc často výhodná fenotypová plasticita disperze (Murren *et al.* 2001, např. Jablonszky *et al.* 2020). Některé vlastnosti jedince jsou však neplastické a vytvářejí základ pro působení vlastností plastických, jako je chování. Mezi neplastické vlastnosti patří nejprobádanější individuální koreláty spojené s disperzí, kterými jsou pohlaví a stáří jedince (Clobert *et al.* 2009).

#### 3. 1 Pohlaví

Rozdíly v disperzi založené na pohlaví jsou u obratlovců velice časté. U množství druhů jedno z pohlaví disperguje častěji, případně na větší vzdálenosti. Tyto rozdíly jsou založené na odlišných ziscích (angl. benefits) a nákladech (angl. costs) na disperzi pro samce a samice. Na základě rozdílů ve výplatě (angl. trade-off) tak vznikly u obratlovců obecné vzorce závislosti disperze na pohlaví (Clobert *et al.* 2004). V případě ptáků je disperze výrazně častěji pozorována u samic (Greenwood 1980, Végvári *et al.* 2018). Například samice sýkory koňadry (*Parus major*) urazily při natální disperzi  $643 \pm 376$  m (průměr  $\pm$  SD) a samci  $498 \pm 310$  m (Dingemanse 2003). V případě lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) překonaly samice při rozmnožovací disperzi v průměru 290 m a samci 235 m (Král & Bičík 1990). Naopak u savců převažuje disperze samčí (Dobson 1982, Trochet *et al.* 2016), jako v případě medvěda hnědého. Zatímco pro ptáky byl tento rozdíl mezi pohlavími v drtivé většině nových studií potvrzen, u savců byla zjištěna větší variabilita (Handley & Perrin 2007). Příkladem savců, u nichž navzdory obecné tendenci častěji dispergují samice, jsou bělozubka tmavá (*Crocidura russula*, Favre *et al.* 1997), či pišťucha pika (*Ochotona princeps*, Smith 1974). Ptačím druhem, kde namísto samic podstoupí delší disperzi samci je například drop velký (*Otis tarda*, Alonso & Alonso 1992). Rozdíly v disperzi mezi pohlavími navíc u mnoha druhů téměř neexistují. Bylo tomu tak například u srnce obecného (*Capreolus capreolus*). V případě srnce při natální disperzi nehrálo roli pohlaví jedinců, ale spíše jejich kondice a vlastnosti prostředí (Debeffe *et al.* 2012). Také u nomádských druhů ptáků, kteří musí putovat za fluktuujícími zdroji, pohlaví jedinců sklony k disperzi pravděpodobně neovlivňuje (Greenwood & Harvey 1982).

Pro plazy existuje k této problematice relativně málo dat, ale jsou známy například případy převažující samčí disperze u hada *Stegonotus cucullatus* (Dubey *et al.* 2008) a u krokodýla *Crocodylus johnstoni* (Tucker *et al.* 1998). U obojživelníků byly pozorovány všechny typy závislosti disperze na pohlaví (Wang *et al.* 2012), samčí disperze u skokana hnědého (*Rana temporaria*, Palo *et al.* 2004), samičí disperze u žáby hvízdalky pěnodějně (*Physalaemus pustulosus*, Lambert *et al.* 2003) a individuální disperze bez ohledu na pohlaví u mločika popelavého (*Plethodon cinereus*, Cabe *et al.* 2007).

Jedním z vysvětlení vzniku rozdílů v disperzi mezi samci a samicemi je snaha vyhnout se inbreedingu, neboli příbuzenskému křížení. Nejúčinnější strategií, jak inbreedingu zabránit, je stoprocentní disperze jednoho a filopatrie druhého pohlaví (Perrin & Goudet 2001). Příkladem

obratlovce, u kterého byla pozorována stoprocentní natální disperze samic a stoprocentní filopatrie samců je tetřívka obecná (*Tetrao tetrix*, Warren & Baines 2002). Dalším živočichem, který částečně blíží této situaci je netopýr vakový (*Saccopteryx bilineata*). U tohoto druhu jsou samci filopatričtí, natální disperzi podstoupilo 55 % jedinců, zatímco v případě samic to bylo 96 %. Tím, že místo narození opustí samcům příbuzné samice a nahradí je samice, které nejsou blízce příbuzné, je v první řadě zabráněno páření otce s dcerami (Nagy *et al.* 2007). Tento mechanismus je účinný hlavně pro druhy, jejichž zástupci nedokáží rozeznat příbuzné a nepříbuzné jedince. V případě, že to dokáží, není zapotřebí sklon k častější či delší disperzi jednoho pohlaví. Pokud je pohlavně-specifická disperze u těchto druhů zjištěna, může být způsobena jinou příčinou než snahou minimalizovat inbreeding (Handley & Perrin 2007). Větší roli inbreedingu jako motoru pro vznik rozdílů v disperzi mezi pohlavími ale nepodpořil například model Guillauma a Perrina (2006).

Jedna z nejrozšířenějších hypotéz o rozdílné disperzi mezi pohlavími je založena na párovacích systémech (angl. mating systems) a způsobu, jakým si samci ptáků a savců zajišťují přístup k samicím. U ptáků je pro samce častější strategie obrany zdrojů a monogamie, zatímco u savců dominuje strategie obrany samic a polygynie. U monogamních zvířat je v porovnání s polygynií nižší kompetice o partnery a větší kompetice o zdroje. Proto, díky znalosti prostředí umožňující efektivnější využití zdrojů a lepší obranu teritoria, je pro ptačí samce výhodnější filopatrie a dispergují tedy samice (Greenwood 1980). Podobně je tomu u monogamních savců (Wolff 1993). Podle jedné z hypotéz nastal přesun z převážně samčí na převážně samičí disperzi právě kvůli vzniku monogamie (Trochet *et al.* 2016).

U polygynních savců je totiž situace odlišná. Vzhledem ke snaze samců získat přístup k více samicím je u nich sexuální kompetice silnější než u samic. Z toho může vyplývat větší tlak na disperzi kompetičně slabších samců. Pro samice je díky menší kompetici o partnera výhodnější filopatrie, která jim poskytuje lepší znalost zdrojů v oblasti (Greenwood 1980, Dobson 1982). V některých případech je pro savčí samce v rámci kompetice o samice výhodná kooperace s příbuznými samci, kteří pak zůstávají filopatričtí a dispergují samice. (Handley & Perrin 2007). Dalšími možnými faktory, které rozdílnou disperzi samců a samic u savců mohou zapříčinit, jsou typ rodičovské péče a sexuální dimorfismus (Trochet *et al.* 2016).

Dalším možným vysvětlením pro vznik závislosti disperze na pohlaví jsou rozdíly v péči o potomstvo. Pokud jedno z pohlaví vkládá do péče o potomstvo (např. sezení na vejcích, kojení mláďat) méně času a úsilí, může si dovolit tyto ušetřené zdroje investovat do rozmnožování s více partnery. Počet potenciálních partnerů je ale na daném území omezený. Proto musí po nějaké době hledat partnery ve vzdálenějších oblastech a podstoupit tak disperzi (Végvári *et al.* 2018).

Vliv na vznik pohlavně závislé disperze může mít i genetická architektura. K této možnosti, kterou Greenwood (1980) ve své práci zavrhnul jako nevyhovující, se vracejí Brom *et al.* (2018). Pro model, který navrhli, je rozhodujícím předpokladem dědivost (angl. heritability) disperze a umístění příslušných genů na pohlavních chromozomech. Pokud se totiž geny pro disperzi nacházejí na pohlavních chromozomech, bude disperze spojená s genetickým určením pohlaví. Heterogametickým pohlavím savců jsou samci s chromozomy XY, kdežto u ptáků, většiny plazů a obojživelníků jsou to samice s chromozomy ZW. Z těchto systémů vyplývá

specifický vzorec příbuznosti v rámci pohlavních chromozomů a jejich asymetrická distribuce v populaci. Sourozenci s Y (W) chromozomem budou mít více identických úseků DNA kvůli identitě podle původu (angl. identity by descent). To vede k předpokladu snahy úniku před kompeticí s příbuznými a větší disperze heterogametického pohlaví. Tento předpoklad je ale platný hlavně pro monogamní systémy, pro ostatní rozmnožovací systémy je to systém komplikovanější (Brom *et al.* 2018).

### 3. 2 Věk a zkušenost jedince

Věk jedince je ve vztahu k disperzi důležitý faktor. Častější je disperze mladších, většinou ještě juvenilních jedinců při natální disperze. Na rozdíl od natální disperze se rozmnožovací disperze vždy týká pohlavně dospělých jedinců, jak již vyplývá z její podstaty. Obecně platným jevem také je, že v rámci natální disperze mladí jedinci často urazí větší vzdálenosti než starší jedinci při rozmnožovací disperzi. (Dobson 1982, Paradis *et al.* 1998). Výrazné rozdíly v disperzi mezi věkovými kategoriemi jsou pak patrné především u druhů, jejichž zástupci obvykle v juvenilním věku podstupují natální disperzi a po usazení na nové lokalitě projevují silnou fidelitu (Greenwood & Harvey 1982). Takovým druhem je například čáp bílý (*Ciconia ciconia*), u něhož byla fidelita u dospělců zjištěna v 79,6 % případů. Tato poměrně vysoká věrnost hnízdišti navíc roste s věkem (Vergara *et al.* 2006).

Opožděná natální disperze, jinými slovy setrvání v místě narození po dosažení dospělosti, je výhodná například pro kooperativní druhy ptáků. U sojky křovištní (*Aphelocoma coerulescens*), pro kterou je typická pomoc starších potomků při hnízdění rodičů, roste u obou pohlaví pravděpodobnost disperze společně s jejich věkem. Při natální disperzi u tohoto druhu se jedinci mladší jednoho roku se v porovnání s jedinci staršími usazovali až o několik tisíců metrů dále od rodného teritoria. To mohlo odrážet jisté výhody spojené s opožděnou disperzí, jako je možnost usadit se ve známém prostředí nebo menší náklady na tranzici. Setrvání v rodném teritoriu bylo výhodnější pro samce, kteří jsou u tohoto druhu teritoriální. Setrváním v teritoriu vlastního otce mohou samci zvýšit svou šanci na zdědění tohoto teritoria po jeho smrti (Suh *et al.* 2020). Další výhodou opožděné disperze může být například lepší ochrana před predátory nebo snazší získávání potravy (Tkadlec 2008).

Stáří jedince odráží mimo jiné i množství času, jež měl na získání zkušeností s prostředím (Matthysen 2012). Při disperzi tak může mít stáří pozitivní vliv na přežívání. Například samecům lejska bělokrkého, kteří se vylíhli později v sezóně, se s rostoucí vzdáleností překonanou při disperzi snižovalo přežívání v následujícím roce. Naopak přežívání samců, kteří se vylíhli na začátku sezóny, délkou natální disperze ovlivněno nebylo. Tento rozdíl nebyl způsoben kondicí jedinců, ale pravděpodobně rozdílem mezi mladšími a staršími samci ve znalosti prostředí. Dříve vylíhnutí jedinci migrujících druhů mají totiž před odletem na zimoviště více času prozkoumat okolí (viz podkapitola 3.6.3 Explorační chování). Větší úmrtnost později vylíhnutých a tedy mladších samců, kteří se více vzdálili svému rodnému teritoriu, tak mohla být způsobena neznalostí prostředí (Pärt, 1990). Stáří a s ním spojené zkušenosti s prostředím také mohou ovlivnit, jestli se jedincům lejska bělokrkého vyplatí na daném místě zůstat nebo ho opustit. Přemísťovací experiment z lokality ve Švédsku ukázal, že fidelita se vyplatila především samcům i samicím starším dvou let, kteří již měli s hnízděním na dané lokalitě zkušenosti. Ptáci odchyceni v budkách v době před hnízděním byli přemístěni do jiné budky ve

vzdálenosti do šesti kilometrů. Ročních jedinců se do původní budky vrátilo o zhruba 30 % méně než jedinců starších (Pärt, 1995). Nabízí se vysvětlení, že mladým jedincům bez zkušeností se nevyplatilo investovat zdroje do návratu do jimi původně zvolené lokality, se kterou neměli dřívější zkušenosti a která pro ně z toho důvodu nebyla příliš hodnotná.

### 3. 3 Disperzní syndromy

V souvislosti s konkrétní podobou disperze je možné určit fenotypové vlastnosti, které s ní souvisí. K takovým vlastnostem patří například velikost křídel, agresivita, hladina hormonů nebo věk prvního rozmnožování. Jako disperzní syndrom (angl. dispersal syndrome) je označována takováto vlastnost, které souvisí s disperzí a v níž se dispergující jedinci liší od jedinců nedispergujících. Definovat disperzní syndromy, které by byly univerzální je v drtivé většině případů nemožné, a proto bývají definovány převážně na úrovni populací. O tom, jaký fenotyp budou mít jedinci, kteří podstoupí disperzi, rozhodují totiž kromě individuálních vlastností i faktory prostředí. Disperzní syndromy je proto možné stanovit jen do určité míry a za definovaných podmínek prostředí (Ronce & Clobert 2012). Příklad disperzního syndromu byl zjištěn třeba u srnce obecného (*Capreolus capreolus*), u něhož fenotypové vlastnosti kolouchů jako sklon k exploračnímu chování, tolerance stresu a vyšší mobilita souvisely se silnějším sklonem k natální disperzi (Debeffe *et al.* 2014).

### 3. 4 Morfologie a kondice

Lepší kondice nebo specifické tělesné proporce mohou pro jedince znamenat výhodu při kompetici na místě jeho dosavadního výskytu, mohou ale být výhodné i při disperzi. Z tohoto důvodu může být závislost disperze na těchto faktorech jak pozitivní, tak i negativní (Bowler & Benton 2005). Vztah mezi morfologickými vlastnostmi jedince a disperzí závisí mimo jiné na jeho pohlaví a na environmentálních a sociálních podmínkách prostředí (van Overveld *et al.* 2014, Camacho *et al.* 2019). Například u pěvců bylo zjištěno, že různé morfologické vlastnosti, jako velikost nebo váha jedince, měly vliv na disperzi především u samců (Pärt 1995, Nevoux *et al.* 2013, Camacho *et al.* 2019). Jedním z nich byl lejsk černohlavý (*Ficedula hypoleuca*), na jehož příkladě lze ilustrovat vztah mezi velikostí těla, podmínkami prostředí a disperzí. Velikost těla určená délkou tarzu měla vliv na disperzi pouze v případě samců lejska z nově kolonizované nesaturevané lokality. Samci, kteří z lokality v průběhu let emigrovali, byli v průměru větší než filopatričtí samci. To mohlo souviset s jejich lepší schopností konkurence o hnízdní příležitosti. S narůstající denzitou se ale rozdíl ve velikosti dispergujících a filopatričtých samců zmenšovaly. Na lokalitě, která byla v počátcích kolonizace zdrojovou a předpokládala se u ní denzita blízká saturaci, nebyl velikostní rozdíl mezi samci v souvislosti s disperzí znatelný (Camacho *et al.* 2019).

Pro ptáky je důležitý také tvar křídla, který souvisí se schopností letu. Druhy s větší relativní plochou křídla jsou efektivnější při překonávání větších vzdáleností a překážek v krajině (Sheard *et al.* 2020). Efektivita letu pak pozitivně koreluje s délkou natální disperze (Claramunt 2021). Dalším příkladem vztahu mezi disperzí a morfologií končetin je mločik nachový (*Gyrinophilus porphyriticus*). Byla u něj zjištěna pozitivní korelace mezi délkou disperze a délkou předních končetin, přičemž délka zadních končetin ani velikost těla na disperzi neměly vliv. Delší přední končetiny pravděpodobně usnadňují chůzi mloků na souši i pod vodou, ale

zhoršují schopnost plavání. Zdá se tedy, že mločící dispergují především chůzí, přičemž překonávají vzdálenosti v řádech jednotek až desítek metrů, ale v extrémních případech mohou překonat i více než 500 m (Lowe & McPeck 2012, Addis *et al.* 2019).

Jako častý ukazatel kondice volně žijících obratlovců je používána hmotnost jedince. Například u jednoletých samců lejska bělokrkého se po experimentálním přemístění vrátili do původního teritoria jedinci o relativně větší hmotnosti. U tohoto druhu je přitom preferovanou strategií filopatrie. Nabízí se proto vysvětlení, že možnost návratu do původního teritoria je spojena s náklady, které si samci s nižší hmotností nemohou dovolit vynaložit (Pärt 1995). Také studie Delgado *et al.* (2010) ukazuje vliv kondice jedince na jeho disperzi, a to na příkladu výra velkého (*Bubo bubo*). V tomto případě byla kondice určena pomocí kombinace hmotnosti, velikosti těla a dalších morfologických znaků spojených s lepší fitness. Jedinci výra velkého v horší tělesné kondici byli při hledání nového teritoria pomalejší, volili přímočařejší trajektorii, která je tak zavedla dále od rodného teritoria, přičemž maximální naměřená vzdálenost byla 36,3 km. Hledání teritoria přitom trvalo delší dobu v porovnání s jedinci, kteří byli v dobré kondici. Dobrá tělesná kondice byla tedy u tohoto druhu spojena s disperzí na kratší vzdálenosti (Delgado *et al.* 2010). Naopak u ještěrky živorodé (*Zootoca vivipara*) byla dobrá tělesná kondice, vyjádřená jako váha dělená délkou těla, předpokladem pro silnější sklony k disperzi (Meylan *et al.* 2002, Cote & Clobert 2007).

Příklady vlivu individuální kondice na disperzi lze nalézt také u savců. Aronsson a Persson (2018) zaznamenali rozmnožovací disperzi u několika samic rosomáka. Zajímavé je, že tento typ disperze je podle autorů u tohoto teritoriálního zvířete neobvyklý. Samice, které opustily své staré teritorium, byly ve většině případů úspěšné při odchování mláďat v roce předešlém i následujícím po disperzi, což podle autorů ukazuje na jejich dobrou kondici (Aronsson & Persson 2018). U dalšího výrazně filopatrického druhu, rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*), měla zvířata podstupující disperzi větší hmotnost a větší tukové zásoby (O'Riain & Braude 2001). Tělesná hmotnost souvisela se sklony k disperzi i u srnce obecného. Jedinci s větší hmotností měli větší pravděpodobnost, že dispergují a zároveň opouštěli rodné teritorium dříve než jedinci s nižší hmotností. V porovnání s jedincem vážícím 20 kg byl začátek disperze 18 kg jedince opožděn asi o týden (Debeffe *et al.* 2012).

### 3. 5 Hormony

Také fyziologické vlastnosti organismu mají značný vliv na disperzi obratlovců. Hodně pozornosti bylo věnováno především steroidním hormonům ze skupiny glukokortikoidů a androgenů (Dufty & Belthoff 2001). Glukokortikoidy se podílejí na řízení metabolismu, například na mobilizaci energetických rezerv, androgeny jsou pohlavní hormony ovlivňující například vývoj pohlavních znaků či teritoriální chování.

Belthoff a Dufty (1998) vytvořili model, který předpovídá pozitivní vliv kortikosteronu na aktivitu a načasování natální disperze dvou druhů výřečků (*Otus kennicottii* a *Otus asio*). Jedinci v lepší kondici s většími tukovými zásobami pod vlivem kortikosteronu dispergovali, zatímco jedinci s menší tukovou zásobou pod vlivem tohoto hormonu jen zvýšili svou aktivitu při hledání potravy. Disperzí jedinců v lepší kondici se navíc pro zůstavší snížila kompetice o zdroje a bylo pro ně snadnější získat potravu a zvětšit své tukové zásoby do míry, která jim



umožnila dispergovat. Autoři dodávají, že u těchto druhů nepředpokládají vliv pohlavních hormonů na natální disperzi, protože v době, kdy dispergují, jsou ještě jejich gonády, které tyto hormony produkují, málo vyvinuté (Belthoff & Dufty 1998).

U myši čtyřpruhé (*Rhabdomys pumilio*) byl, na rozdíl od zmíněných zástupců rodu *Otus*, vliv androgenních hormonů na natální disperzi zjištěn. Testosteron disperzi tohoto druhu ovlivnil nepřímo. Zvýšené množství testosteronu souviselo s nižší mírou projevů úzkosti a se zvýšenou aktivitou, potažmo větším riskováním. To jsou vlastnosti, které zřejmě u tohoto hlodavce souvisejí se sklony k disperzi (Raynaud & Schradin 2014). V případě sysla Beldingova (*Spermophilus beldingi*) nebyl prokázán aktivační vliv testosteronu v dospělosti, ale vystavení samic vlivu tohoto hormonu v perinatálním období vedlo k výrazné změně v jejich chování. Testosteronem ošetřené samice, které bývají jinak u tohoto druhu silně filopatrické, měly výrazně větší sklony k natální disperzi než samice kontrolní (Holekamp *et al.* 1984).

### 3. 6 Osobnost

V případě některých druhů se od sebe jedinci vzájemně odlišují i povahovými rysy, jako je agresivita, submisivita, socialita nebo smělost. Soubor těchto rysů je často označován jako personalita, neboli osobnost. Osobnost může být určena geneticky i vlivem prenatálního prostředí. Není však jisté, jestli je geneticky předurčen i sklon k disperzi, nebo tento sklon vzniká až jako reakce různých typů osobnosti na postnatální prostředí (Cote *et al.* 2010).

#### 3. 6. 1 Agresivita

Agresivita je součástí osobnosti, která může disperzi jak vyvolat, tak potlačit, a která působí na vnitrodruhové i na mezidruhové úrovni (Cote *et al.* 2010). Pozitivní vztah mezi agresivitou a sklonem k disperzi ukázala studie provedená na populaci salašníka západního (*Sialia mexicana*). Samci, kteří dispergovali byli agresivnější než filopatričtí samci. Navíc agresivnější samci měli výhodu při obsazování nových kolonií vůči méně agresivním příslušníkům vlastního i příbuzného, méně agresivního druhu, salašníka horského (*Sialia currucoides*), jehož příslušníky z nově kolonizované oblasti vytlačili (Duckworth & Badyaev 2007).

Také lejsek bělokrký byl při obsazování nových území agresivní, což se projevovalo častějším výhružným voláním. Tato vlastnost se ukázala jako plastická, protože se agresivita jedinců v následujícím roce hnízdění v kolonizovaném území snížila. Výhody agresivity při disperzi ve fázi imigrace však mohou záviset na podmínkách prostředí. Pro samce i samice lejška bělokrkého byla agresivita pro první hnízdění v oblasti výhodná v roce s menší dostupností potravy. Rodiče, kteří byli v letech s nedostatkem potravy agresivnější, totiž dokázali vyvést více živých mláďat. Agresivita rodičů se pravděpodobně vyplatila při zvýšené kompetici o hnízdní příležitosti a o potravu, avšak v roce s dostatkem zdrojů mohli být agresivní rodiče oproti neagresivním více zaměstnání demonstrováním své agresivity formou výhružných volání (Nicolaus *et al.* 2022).

### 3. 6. 2 Socialita

Méně sociální jedinci mají sklony se vyhýbat ostatním příslušníkům druhu, zatímco více sociální jedinci jsou ostatními přitahováni. Oba tyto typy osobnosti mohou vést k disperzi, například v závislosti na denzitě populace (Cote *et al.* 2010).

U druhů, jejichž příslušníci kooperují v rámci skupin, je socialita častá. V případě kooperativního střízlíka venezuelského je velikost skupiny pozitivně korelovaná s fitness jedinců. Samice střízlíka si pro imigraci vybíraly skupiny o průměrné velikosti, zatímco samci imigrovali do skupin menších. Samci mají totiž po disperzi menší šanci na dobrý společenský status a mohou si vybírat menší skupiny, protože je snazší se v nich prosadit (Yáber & Rabenold 2002). Kooperace také nezřídka vede k filopatii, ale výhody spojené s přítomností jiných jedinců vlastního druhu mohou vést i k tzv. paralelní disperzi, kdy disperzi podstupuje několik jedinců společně (Handley & Perrin 2007). Socialita také ovlivňuje způsob, jak se jedinci při disperzi pohybují krajinou a s kolika dalšími příslušníky druhu přijdou do kontaktu (Wey *et al.* 2015).

V některých případech můžou výhody sociality ovlivňující disperzi existovat pouze pro specifickou část jedinců v rámci populace. Leguánci pestří (*Uta stansburiana*) se vyskytují ve třech barevných morfách založených na šesti možných genotypech. Jeden z těchto genotypů se projevuje modrým zbarvením u samců. Modří samci, narozdíl od ostatních barevných morf, získávají své zbarvení ještě před dospělostí. Tím získají ještě jako juvenilové čas vyhledat a identifikovat na základě zbarvení geneticky blízké samce, usadit se s nimi ve vzájemné blízkosti a navázat kooperaci. Ta může spočívat například v odhánění ostatních samců s odlišným genotypem od samic. Prostřednictvím kooperace s geneticky bližšími jedinci také nepřímo napomáhají šíření vlastních alel do dalších generací. Modří samci, kteří se usadili v blízkosti jiných modrých samců, měli větší fitness v porovnání s modrými samci, kteří tak neučinili. Samci s oranžovým zbarvením byli na rozdíl od modrých samců velmi málo sociální a usazovali se častěji v blízkosti nepříbuzných jedinců. To mohlo souviset i s tím, že oranžové zbarvení určují genotypy tři, zatímco modré zbarvení jen jeden genotyp. Modří samci si proto mohou být jistější, tím jaké alely se v jedinci se stejným zbarvením nachází (Sinervo & Clobert 2003).

Rozdíly v reakci na sociální prostředí byly zaznamenány také u ještěrky živorodé. Pokusně bylo zjištěno, že juvenilní filopatričtí samci reagovali na pachové informace o interakci dospělých samců pozitivně, zatímco juvenilní emigranti na stejný podnět reagovali snahou o únik. Z toho vyplývá, že socialita může být u tohoto druhu spojena s filopatrií (Aragón *et al.* 2006). Také bylo zjištěno, že stejná úroveň sociality jedinců tohoto druhu přetrvávala i do dalšího roku jejich života (Cote & Clobert 2007).

### 3. 6. 3 Explorační chování

Aby se zvířata mohla rozhodnout, mají-li emigrovat a kde se poté usadit, musejí být schopna vyhodnotit stav prostředí. K tomu mimo jiné dochází prostřednictvím exploračního chování, kdy živočichové aktivně získávají informace o svém okolí. Míra exploračního chování může také odrážet, jak je jedinec aktivní, jeho smělost, či jeho odolnost vůči stresu. Častým způsobem

měření exploračního chování je tzv. novel environment test. Tento typ experimentu byl proveden například s lejskem bělokrkým. V rámci experimentu bylo zjištěno, že filopatričtí jedinci začali brzy po vpuštění do pokusné voliéry usedávat na větve. Imigranti zato začínali usedávat později. Jedním z možných vysvětlení je, že později hřadující jedinci byli aktivnější při exploraci voliéry. To by znamenalo, že disperze pozitivně souvisí explorací. Na druhou stranu může pozdější usedání na větve odrážet neschopnost se uklidnit po manipulaci výzkumníky. Z toho by vyplývalo, že dispergující jedinci byli méně tolerantní vůči stresu (Jablonszky *et al.* 2020). V podobně organizovaném experimentu s hrnčíríkem ostnoocasým (*Aphrastura spinicauda*) bylo explorační chování, reprezentované počtem pohybů za minutu, pozitivně korelováno se sklonem k rozmnožovací disperzi (Botero-Delgadillo *et al.* 2020). Také jedinci sýkory koňadry, kteří měli status imigranta, prokazovali více exploračního chování, především pak jedinci s nižší hmotností (Dingemanse *et al.* 2003, Quinn *et al.* 2011, van Overveld *et al.* 2014). Na rozdíl od disperze nezávisela míra exploračního chování sýkor na pohlaví ani na stáří jedinců (Drent *et al.* 2003) a v průběhu života zůstala konstantní (Quinn *et al.* 2011).

### 3. 7 Genetika a dědivost disperze

Bylo odhaleno množství fenotypových znaků, které s disperzí souvisí, ale jejichž vliv na ni se mezidruhově, vnitrodruhově i individuálně liší, často navíc v závislosti na kvalitě prostředí. Vystává tedy otázka, zda existuje něco jako dědičný sklon k disperzi a jejím charakteristikám. Studie této problematiky může být náročná, protože při určování dědivosti chování bývá těžké odlišit vliv genetiky a prostředí, kde jedinec vyrůstal (Harvey *et al.* 1979). Přesto existuje několik studií, které se tímto tématem zabývají. Některé z nich uvádějí, že sklony k disperzi alespoň částečně dědivé jsou (Krackow 2003, Pasinelli *et al.* 2004, Charmantier *et al.* 2011), jiné toto tvrzení nepodporují (Matthysen 2005, Doligez & Pärt 2008).

Kupříkladu Harvey, Greenwood & Perrins (1979) určili dědivost ( $h^2$ ) disperzní vzdálenosti v jedné populaci sýkory koňadry na 56-62 %. Další studie (Doligez *et al.* 2009) ukazuje na vysokou dědivost sklonu k disperzi u lejska bělokrkého. Zjištěna byla podobnost ve sklonu k disperzi jak mezi rodiči a potomky, tak mezi sourozenci. Větší pravděpodobnost disperze měli potomci, jejichž oba rodiče měli v roce jejich vylíhnutí status imigrantů do sledované oblasti. Méně výrazný, ale stále signifikantní byl tento vztah, když byl imigrant jen jeden z rodičů. Dědivost natální disperze lejska bělokrkého v této populaci byla stanovena na  $0,47 \pm 0,10$  ( $h^2 \pm SE$ , standard error, Doligez *et al.* 2009). V jiné studii byla zjištěna dědivost disperzní vzdálenosti strakapouda kokardového (*Picoides borealis*). Mezi otci a syny a mezi matkami a dcerami dispergujícími bez odkladu byla dědivost  $0,88 \pm 0,25$  a  $0,17 \pm 0,10$  (Pasinelli *et al.* 2004). Dále byla dědivost disperze zjištěna u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*,  $0,50 \pm 0,19$ , Hansson *et al.* 2003) a albatrose stěhovaného (*Diomedea exulans*,  $0,36 \pm 0,14$ , Charmantier *et al.* 2011). Dědivost byla zjišťována i v případě směru disperze. Podobnost ve směru, ale ne vzdálenosti disperze byla zjištěna u sýkory koňadry, vedle toho u sýkory modřinky (*Cyanistes cearuleus*) nebyla zjištěna dědivost ani jedné ze dvou charakteristik (Matthysen *et al.* 2005) Směr disperze ale může být spíše než dědičností ovlivněn rodiči, protože po vylétnutí mlád'at prozkoumává rodina okolí společně (Drent 1984).

Také se zdá, že genetická architektura spojená s disperzí může mít vliv na evoluci a ekologii populací. Jeden z navržených modelů ukazuje, že počet loci spojovaných s disperzí, množství a rozsah jejich mutací mohou ovlivnit odpověď populací na fragmentaci krajiny (Saastamoinen *et al.* 2018). Jsou známy dokonce i kandidátské geny, které by mohly nést informaci pro přesuny jako je migrace a disperze (Liedvogel *et al.* 2011). Jedním z nich je DRD4, který ovládá jeden z dopaminových receptorů obratlovců (Fidler *et al.* 2007). Polymorfie tohoto genu souvisela s exploračním chováním u sýkory koňadry, ale jen v některých populacích (Fidler *et al.* 2007, Korsten *et al.* 2010). Naopak u rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*) polymorfismus DRD4 s osobností nesouvisel (Edwards *et al.* 2015). Dalším kandidátským genem pro disperzi je CREB1. Například v ostrovních populacích kruhoočka austrálopacifického (*Zosterops lateralis*) se ukázalo, že v populacích s více dispergujícími jedinci se nacházely delší alely CREB1 na rozdíl od populací, které byly izolovanější a dispergovaly méně. Autoři uvádějí, že toto zjištění poskytuje možné vysvětlení paradoxu velkých speciátorů (angl. paradox of the great speciator). Tento paradox spočívá v tom, že jedinci druhů, které dobře dispergují, musejí po kolonizaci schopnost disperze na delší vzdálenosti ztratit, aby mohlo dojít k izolaci nových populací a následné speciaci (Estandía *et al.* 2023).

### 3. 7. 1 Mateřský efekt

Mateřský efekt je způsob, jak mohou samice ovlivnit budoucí fenotyp svých mláďat v prenatalní fázi. Společně s genotypem pak vytváří fenotyp, který je ovlivněn podmínkami prostředí ještě před narozením jedince. Vliv mateřského efektu na disperzi byl objeven například u leguánka pestrého. U tohoto druhu bylo zjištěno, že disperze souvisela s geneticky podmíněným zbarvením otců a mateřskými efekty v podobě velikosti vajec. Průměrná vzdálenost, kterou při natální disperzi leguánci překonali byla  $63.4 \pm 4.87$  m ( $\pm$  SE), nejkratší vzdálenost byla 1,7 m a nejdelší až 422 m. Mláďata otců s oranžovým zbarvením dispergovala na největší vzdálenosti a mláďata otců se žlutým zbarvením na nejkratší. Mateřský efekt v podobě gigantizace vajec, vedoucí k větším potomkům, ještě prohloubil efekt genotypu otce na disperzi mláďat. Na disperzi dcer, ale ne synů, mělo také vliv datum snesení vajec (Sinervo *et al.* 2006). Kromě velikosti vajec a data jejich snesení mohou samice měnit disperzní chování svých mláďat například i množstvím hormonů ve vejcích. Potomci sýkory koňadry, kteří pocházeli z vajec se zvýšenou koncentrací testosteronu, urazili při disperze v průměru  $1\ 070,5 \pm 132,4$  m, což byla o 44 % větší vzdálenost, než jakou urazili jedinci z vajec s normální koncentrací tohoto hormonu. Tento mateřský efekt byl pozorován i u mláďat z hnízd, která byla napadena parazity. Jedincům původem z napadených hnízd klesala fitness s disperzní vzdáleností, avšak u jedinců z hnízd neinfikovaných parazity fitness se vzdáleností rostla. Proto byla v případě jedinců z napadených hnízd považována za adaptivní strategii filopatrie (Tschirren *et al.* 2007).

## 4 Závislost disperze na podmínkách prostředí

Individuální vlastnosti živočichů získávají na významu až v interakci s okolím a rozhodují o tom, zda a jak bude každý jedinec v závislosti na svém fenotypu dispergovat (Ims & Hjermann 2001, Bowler & Benton 2005). Nutné je však podotknout, že toto rozhodnutí může být jak dobrovolné, tak vynucené. Příkladem nucené disperze může být agresivita dospělých samců lamy guanako (*Lama guanicoe*) vůči ročním juvenilům, která je pravděpodobně důsledkem kompetice o zdroje potravy (Sarno *et al.* 2003). Nedobrovolnou disperzi způsobují i abiotické podmínky prostředí jako bouře a hurikány a často také činnost člověka (Bond 1948, Horák 2000, Poiani 2006).

Spolupůsobení fenotypu a prostředí na disperzi ukázala například studie Tarwater *et al.* (2012) na papoušičcích vrabčích (*Forpus passerinus*). Podle této práce může být celková fitness jedince disperzí za určitých podmínek zvýšena a za jiných snížena. Disperze přitom závisí na stejných faktorech jako celková fitness. Důležitá byla v tomto případě například velikost snůšky, poměr pohlaví v populaci, datum vylíhnutí, míra kompetice nebo srážkový úhrn. V jedné z populací byl spojený vysoký úhrn srážek s filopatrií, zatímco nízký úhrn srážek s disperzí. Pro samice vylíhnuté brzo v sezóně zase souvisela vysoká kompetice o hnízdiště se sníženou disperzí, ale pro samice vylíhnuté pozdě souvisela vysoká kompetice se zvýšenou disperzí. Protože mladí jedinci přizpůsobovali svá rozhodnutí spojená s disperzí vlastnímu fenotypu a podmínkám prostředí, bylo jejich disperzní chování ve většině případů přínosné pro jejich fitness. Vzhledem k silné filopatrii těchto ptáků v dospělosti ovlivnilo rozhodnutí k natální disperzi celkovou fitness zásadním způsobem (Tarwater *et al.* 2012).

### 4. 1 Denzita

Denzita populace může vypovídat například o kvalitě prostředí nebo míře konkurence a má vliv na emigraci i imigraci (Clobert *et al.* 2004). Vztah mezi denzitou a disperzí může být jak pozitivní tak negativní. Jedna z hypotéz, která se pokouší tento vztah vysvětlit, je hypotéza vnitrodruhové kompetice. S rostoucí denzitou vzniká v populaci i větší konkurenční tlak, který u některých jedinců vede k emigraci. Další hypotéza se týká negativní závislosti disperze na denzitě, kdy jedinci zůstávají v oblasti s větší denzitou příslušníků stejného druhu, například kvůli ochraně před predací (Matthysen *et al.* 2005). Také hypotéza „sociálního plotu“ se věnuje negativní závislosti disperze na denzitě, ale z pohledu agresivity příslušníků druhu v okolí. Jsou-li jedinci druhu agresivní vůči ostatním při obraně svých teritorií, bude pro imigranty mnohem těžší se usadit v novém teritoriu. Čím je tedy nižší denzita v okolních populacích, tím vyšší může být disperze, protože imigrantům nestojí v cestě takové množství agresorů (Hestbeck 1982). Reakce na denzitu často souvisí i se socialitou jedince. U dříve zmíněné ještěrky živorodé platí, že samci původem z nižších denzit se spíše usadí ve vyšších denzitách, naopak nesociální jedinci z vysokých denzit se spíše usadí v nižších denzitách (Cote & Clobert 2007).

Jedna ze studií na toto téma ilustruje rozdílnost vztahů mezi disperzí a denzitou u ptáků. Pozitivní závislost disperze na denzitě byla zjištěna v sedmi případech, negativní v žádném a

ve čtrnácti případech nebyla nalezena žádná souvislost. Podobně tak u savců uvádí čtyři studie ukazující pozitivní závislost, dvě studie ukazující negativní závislost a dvě studie, kde závislost nebyla nalezena (Matthysen *et al.* 2005).

Na denzitu může záviset i vzdálenost uražená při disperzi. Samice sýkory koňadry urazily tím kratší vzdálenost, čím větší byla denzita v populaci v daném roce. Pro samce to bylo opačně, čím větší byla denzita, tím více teritorií se vzdálili od místa narození (Greenwood *et al.* 1979). Jedním z možných vysvětlení je teritorialita samců a hypotéza o rozmnožovacích systémech (Greenwood 1980), které jsem se věnovala v kapitole o pohlaví. S větší denzitou je pro samice snazší najít partnera, zatímco samci se kvůli hledání volných teritorií musejí více vzdálit. To podporuje i zjištění, že u sýkor vzdálenost nesouvisela s mírou úmrtnosti (Greenwood *et al.* 1979). K podobným výsledkům dospěli i ve studii zaměřené na lejska bělokrkého. Výsledky se lišily v tom, že negativní vztah mezi mírou disperze a denzitou byl kromě dospělých samic pozorován i u mladých samců, kteří bývají méně konkurenčně zdatní. Žádný vliv denzity populace nebyl zaznamenán v případě natální disperze samic (Doligez *et al.* 1999). Tomu odporovaly výsledky jiné studie, kde bylo zjištěno, že samice a nikoliv samci, při natální disperzi reagovaly disperzí na větší vzdálenosti při zvýšené konkurenci o hnízdní dutiny, která může být důsledkem zvýšené denzity populace (Nevoux *et al.* 2013).

Dalším druhem, kde jsou reakce na denzitu populací rozdílné mezi pohlavími, je vlaštovka stromová (*Tachycineta bicolor*). Při natální disperzi se v rámci jedné populace usazovali lokální samci, v porovnání s lokálními samicemi, na místech s větší denzitou ostatních příslušníků druhu. Zároveň se zvětšila vzdálenost překonaná při natální disperzi samců spolu s vyšší denzitou konkurenčního druhu vrabce domácího (*Passer domesticus*, Carle-Pruneau *et al.* 2022). Mezi savce, jejichž disperze je závislá na denzitě populace, můžeme řadit lišku polární (*Alopex lagopus*). Při nižších denzitách se v oblasti oproti filopatrickým jedincům usazovali častěji imigranti. Naopak při vyšších denzitách, kdy se kapacita oblasti blížila saturaci populace lišek, se v oblasti častěji usazovali filopatričtí jedinci. Samice, které do oblasti imigrovaly, za svůj život měly více vrhů než samice místní. Důvod rozdílné proporce usazujících se imigrantů a lokálních jedinců při odlišných denzitách v této studii nebyl zjištěn (Tannerfeldt & Angerbjörn 1996). Jednou z možností může být například interakce mezi místními jedinci a imigranty, nebo preference imigrujících jedinců, kteří si díky své lepší kondici mohou dovést pátrat po oblastech s menší kompeticí. Na denzitu reagovali i juvenilové pišťuchy piky (*Ochotona princeps*). Dokud byla denzita nízká, juvenilům se vyplatilo neriskovat disperzi, zůstat v prostředí, které znali a kde měli poměrně vysokou šanci zdědit teritorium. Tato šance se ale společně s rostoucí denzitou zmenšovala a zároveň rostla míra kompetice v populaci, na což juvenilní jedinci reagovali disperzí (Smith 1974).

## 4. 2 Příbuzenské vazby

Kromě obecné přítomnosti jedinců stejného druhu může mít na rozhodnutí k disperzi speciální vliv přítomnost a chování jedinců příbuzných. Důležitou roli přitom hrají rodiče. Ti mohou u některých svých potomků podpořit opoždění disperze tím, že poskytnou možnost zdědit teritorium (Yáber & Rabenold 2002, Aronsson & Persson 2018, Suh *et al.* 2020). Na druhou stranu mohou rodiče své potomky k disperzi donutit agresivním chováním (Lambin *et al.* 2001). Vyhnání potomka rodiči na něj mířenou agresí je však, alespoň u savců, neobvyklé. Wolff

(1993) zjistil, že u pouhých 4 studií z 49 bylo potvrzeno agresivní chování rodiče vůči potomkovi, které vedlo k disperzi. U ptáků vedla agrese příbuzných jedinců společně s dalšími faktory k delší disperzi u salašníka západního (Aguillon & Duckworth 2015) a rivalita mezi sourozenci sojky zlověstné (*Perisoreus infaustus*) vedla k disperzi sociálně podřízených jedinců a opožděné disperzi jedinců nadřazených (Ekman *et al.* 2002). Urychlit disperzi mohou i nepříbuzní jedinci v rámci sociálních skupin. Větší pravděpodobnost disperze ( $0.57 \pm 0.21$ ) samců sojky křovištní souvisela s přítomností adoptivního otce. Vliv jiných příbuzných ani adoptivní matky nebyl zaznamenán. U samic bylo dalším faktorem postavení ve skupině, přičemž níže postavené samice dispergovaly na větší vzdálenosti (Suh *et al.* 2020).

#### 4. 3 Posouzení kvality prostředí

Kvalitu prostředí může živočich hodnotit na základě vlastní zkušenosti, anebo na základě pozorování ostatních jedinců vlastního i jiného druhu. Tzv. veřejné informace (angl. public information) mohou mít různé podoby, může se jednat o samotnou přítomnost jedinců v dané lokalitě, jejich úspěšnost při rozmnožování nebo jejich kondice. Způsob vyhodnocení veřejných informací pak závisí na individuálních vlastnostech každého jedince (Clobert *et al.* 2009). Příkladem výběru na základě předešlých zkušeností je vlaštovka stromová, která si místo hnízdění vybírala na základě podobnosti s místem narození (Carle-Pruneau *et al.* 2022).

Chování, které slouží pro získávání informací o kvalitě prostředí, se nazývá pátrání nebo také prozkoumávání (angl. prospecting) a je možné jej vnímat jako součást každé aktivní disperze. Je také součástí tak zvané post-fledging disperze (v překladu disperze po vyvedení) juvenilních ptáků, kteří se po opuštění hnízda vzdalují rodnému teritoriu. V počátcích rodiče u některých druhů potomky vedou a s poznáváním okolí jim pomáhají, později se potomci osamostatní a prozkoumávají sami (Anders *et al.* 1998). Dostatek informací o prostředí může juvenilním jedincům usnadnit získání teritoria po návratu ze zimoviště i shánění potravy (Morton *et al.* 1992, Patchett *et al.* 2022). Například u bělořita kyperského (*Oenanthe cyprica*) samci obsazovali teritoria v blízkosti oblastí, které po vyvedení prozkoumávali, spíše než v blízkosti místa narození (Patchett *et al.* 2022).

Pro každého jedince ale může mít informace o prostředí jiný význam. V případě samic lejska bělokrkého vedla vysoká hnízdní úspěšnost lokality k nižšímu podílu emigrujících samic v následujícím roce. Naopak podíl emigrujících samců se vlivem vyšší hnízdní úspěšnosti lokality zvýšil (Doligez *et al.* 1999). Míra emigrace byla také negativně ovlivněna kondicí mlád'at. Dále bylo zjištěno, že mezi mírou imigrace lejsků a průměrným počtem úspěšně odchovaných mlád'at v lokalitě existoval pozitivní vztah (Doligez *et al.* 2002, Doligez *et al.* 2004). Z toho vyplývá, že imigranti na rozdíl od rezidentů nemají přístup k informacím o kondici vyvedených mlád'at v oblasti, nebo pro ně tato informace není podstatná při rozhodování o imigraci (Doligez *et al.* 2002).

Jako dobrý ukazatel kvality prostředí může lejskům bělokrkým sloužit také denzita populace. V jejich případě denzita pozitivně korelovala s počtem i kondicí vyvedených mlád'at. Z toho vyplývá, že denzita je jako ukazatel kvality prostředí užitečná. Počet i kondice mlád'at i denzita v předchozím roce pozitivně souvisela denzitou v následujícím roce. Rozhodnutí k disperzi se ale lišilo mezi věkovými skupinami. Mladí méně zkušené ptáci reagovali na vyšší denzity

emigrací, pravděpodobně ve snaze vyhnout se vysoké konkurenci, zatímco starší jedinci reagovali častěji filopatrií nebo imigrací (Doligez *et al.* 2004).

#### 4. 3. 1 Predace, parazitismus a neúspěch

Predace i parazitismus působí ve všech třech fázích disperze, tak, že snižují přežívání a reprodukční fitness jedinců. Jednou z důležitých součástí interakce predátor-kořist v kontextu disperze je snaha vyhnout se predaci mláďat, popřípadě vajec, která může vést k rozhodnutí emigrovat (Weisser, 2001). Kupříkladu v případě strnadce pustinného (*Ammodramus savannarum*) se zvětšila pravděpodobnost disperze z místa rozmnožování u jedinců, jejichž poslední snůška byla predována (Williams *et al.* 2019).

Ve fázi tranzice může predace společně s dostupností zdrojů rozhodovat o úspěšnosti disperze, protože způsobuje úmrtnost dispergujících jedinců. Bylo například zjištěno, že jeřábci kanadští (*Bonasa umbellus*) jsou při disperzi vystaveni většímu riziku predace, když se vyskytují v neznámém prostředí (Yoder *et al.* 2004). Naopak u tažného ptačího druhu, jespáka obecného baltského (*Calidris alpina schinzii*) se riziko úmrtí, potažmo predace, s natální disperzí u dospělých jedinců nezvýšilo (Pakanen *et al.* 2022).

Také při imigraci může být rozhodnutí k usazení na určitém místě rizikem predace silně ovlivněno. Díky sociálním informacím, jako přítomnost nebo úspěšnost příslušníků druhu, dokáží jedinci i přes nedostatek zkušeností stav prostředí vyhodnotit a riziko predace tak snížit. Toto tvrzení podporuje studie z roku 2003, která uvádí, že v populaci lejska černohlavého byla snižená imigrace do lokalit s vyšší predací hnízd. Informace o síle predace hnízd mohla imigrantům poskytnout velikost snůšek v dané lokalitě. Zmenšení snůšky je totiž jednou ze strategií lejsků, jak se vyrovnat se zvýšenou predací hnízd (Doligez & Clobert 2003). V dalším příkladě dokázaly roční samice z jiné populace lejska bělokrkého v 62 % případů rozpoznat budky se simulovanou predací hnízda, reprezentující vyšší riziko predace, a vybrat budku s nižším rizikem predace (Tolvanen *et al.* 2018). Ukázalo se také, že jednoletí samci lejska bělokrkého dispergovali na delší vzdálenost, když v hnízdě budce narazili na sýkoru koňadru (Pärt & Gustafsson 1989), která lejsky, především samce, v hnízdních budkách často zabíjí jako konkurenty o hnízdní příležitosti (Samplonius & Both 2019). Samice lejsků také reagovaly na vlastní neúspěch podobným způsobem. Samice, které ve své první hnízdní sezóně neodchovaly žádná mláďata, nebo jich odchovaly jen nízký počet, urazily v následující sezóně při disperzi větší vzdálenost, než samice úspěšné. Disperze na delší vzdálenost v případě neúspěšných samic korelovala s lepší fitness ve formě odchovaných mláďat v následujících sezónách. Naopak pro úspěšné samice, znamenala delší disperze horší fitness vlivem menšího přežívání. V případě samců pak bylo zjištěno, že jedinci, kteří v předešlé sezóně nedokázali získat partnerku, dispergovali na delší vzdálenosti než ti, kteří se spárovali se samicí (Pärt & Gustafsson, 1989). U stejného druhu bylo zjištěno, že jedinci, kteří v předešlé sezóně při rozmnožování neuspěli, měli silnější sklony k disperzi v sezóně následující (Doligez *et al.* 1999). Disperze se tedy ukázala jako výhodná strategie v případě, že se původní lokalita ukázala jako nevhodná pro daného jedince.

I u sýkor koňader byla zaznamenána rozmnožovací disperze po neúspěšném hnízdění. Samice v případě neúspěchu v následující sezóně dispergovaly na delší vzdálenosti v porovnání



s úspěšnými samicemi. To platilo i v případě, když neúspěšné samice zahrázily v sezóně podruhé a tentokrát úspěšně vyvedly mláďata. Došlo-li k druhému hnízdění v rámci jedné sezóny, samice změny místo hnízdění, ale pouze v rámci jednoho teritoria. Je možné, že samci sýkor koňader na neúspěch reagují podobně jako samice, v této studii však chyběla data, která by toto tvrzení spolehlivě podpořila (Harvey *et al.* 1979).

Parazité mohou disperzi svého hostitele ovlivnit přímo snížením jeho fitness, anebo sloužit při výběru místa usazení jako indikace méně kvalitního prostředí. Přítomnost parazitů totiž může znamenat, že vlivem horších podmínek prostředí neměli rezidenti dostatek zdrojů, které by mohli investovat do obrany proti nim. Parazit také nemusí viditelně zhoršit kondici hostitele, ale například skrz březí samici zhoršit kondici a přežívání jejích mláďat (Boulinier *et al.* 2001). Disperzi může ovlivnit také hnízdní parazitismus. Například samice rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) reagovaly na parazitaci hnízda kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*) emigrací z oblasti, podobně tomu bylo u samic, které při hnízdění neuspěly z jiného důvodu. Není tedy jasné, jestli samice takto reagovaly jen na neúspěšné hnízdění, nebo přímo na parazitismus jako takový (Koleček *et al.* 2015).

Jako reakci na napadení hnízda parazity mohou matky svá mláďata ovlivnit ještě před narozením prostřednictvím mateřských efektů. V případě sýkory koňadry mají vejce v napadených hnízdech větší obsah testosteronu. Mláďata z takovýchto vajec pak zůstávají více filopatrická. Věrnost místu narození je pro ně výhodnější, protože na rozdíl od mláďat z nenapadených hnízd pro ně znamenala větší vzdálenost uražená při disperzi horší fitness v podobě menší snůšky a menšího počtu vyvedených mláďat (Tschirren *et al.* 2007). Parazité také mohou svého hostitele využívat jako prostředek k disperzi sebe samých (Boulinier *et al.* 2001).

## 5 Specifika disperze

### 5. 1 Délka disperze

Vzdálenost, jakou při disperzi živočichů urazí, je nejčastěji určována na základě počtu překonaných teritorií nebo absolutní vzdálenosti (Harvey *et al.* 1979). Právě znalost velikosti teritorií u jednotlivých druhů při určování disperze je klíčová k pochopení rozdílů ve vzdálenostech, které se i u příbuzných druhů mohou zásadně lišit. Například ve studii Warren & Baines (2002) uvádějí, že pozorované samice tetřívka obecného urazily při disperzi až 19 km, zatímco samice bělokura skotského (*Lagopus lagopus scotica*) jen 3,8 km. Tento rozdíl vysvětluje právě tím, že teritoria tetřívky byla mnohem větší než ta od bělokura, tudíž i po disperzi na menší vzdálenosti tetřívci překonali srovnatelný počet teritorií. K podobným závěrům dospěly i dvě srovnávací práce věnující se savcům. Velikost teritoria měla na délku disperze větší vliv než tělesná hmotnost, přestože i tělesná hmotnost samotná vysvětlovala velkou část variability (Sutherland *et al.* 2000, Bowman *et al.* 2002).

Za účelem zobecnění pravidel pro délku disperze obratlovců bylo napsáno několik rešerší o ptačích a savčích druzích. Například bylo zjištěno, že migrující druhy ptáků jsou schopny disperze na větší vzdálenosti než druhy nemigrující, což vyplývá z lepší schopnosti letu (Marzluff *et al.* 2016, Sutherland *et al.* 2000, Claramunt 2021, Paradis *et al.* 1998, Sheard *et al.* 2020). U některých migrujících druhů může být ale disperze na delší vzdálenost důsledkem neschopnosti vrátit se zpět na původní plochu spíše než úmyslnou událostí. Bylo také zjištěno, že hojně druhy s obecně většími populacemi dispergují na menší vzdálenosti, a že druhy žijící na vlhkých stanovištích mají delší disperzi než druhy žijící v suchých habitatech. (Paradis *et al.* 1998). Vzdálenost uražená při disperzi může pozitivně souviset také s hmotností jedince (Sutherland *et al.* 2000, Whitmee & Orme 2013, ale opak tvrdí Paradis *et al.* 1998, Claramunt 2021), což bylo již dříve diskutováno v kapitole 3.4 Morfologie a kondice. Délka disperze také ukázala souvislost s typem potravy. Jak u ptáků, tak u savců se ukázalo, že karnivorní druhy vykazují disperzi na větší vzdálenosti, v porovnání s druhy s jiným typem diety (Paradis 1998, Sutherland *et al.* 2000). Důvodem kovariance mezi délkou disperze a karnivorií ale zjevně nemusí být samotný typ diety, ale závislost na fylogenetické příbuznosti druhů s podobnou dietou (Whitmee & Orme 2013). Z mnoha uvedených pravidel se vymykají skupiny Corvidae, jenž mají kratší disperzi než je u nich očekáváno a Laridae, jenž mají delší disperzi než je u nich očekáváno. U čeledi Corvidae to může být způsobeno sociálními vazbami, ačkoliv sociální struktury u ostatních čeledí ptáků obecně nemají na průměrnou vzdálenost vliv, nebo výjimečnými kognitivními schopnostmi této skupiny (Sutherland *et al.* 2000).

Na délce disperze také záleží, jaké budou zisky a náklady spojené s disperzí. Například pro samice poštolky skvrnitě (*Falco punctatus*) znamenala natální disperze na delší vzdálenosti snížení fitness v porovnání s natální disperzí na kratší vzdálenosti. Samice, které hnízdily ve větší vzdálenosti od místa narození, se párovaly s méně kvalitními samci a využívaly méně kvalitní hnízdiště (Nevoux *et al.* 2013). To může ukazovat například na menší kvalitu samic dispergujících na větší vzdálenosti, nebo na ztráty způsobené delší disperzí. Vliv vzdálenosti se navíc může lišit ve spojení s jinými faktory. Vzdálenost, jakou při natální disperzi urazily samice

lejska bělokrkého, měla negativní dopad na množství odchovaných mláďat v případě, že se samice narodily v pokročilejší fázi sezóny. Na disperzi samic narozených na konci sezóny měl navíc vliv počet mláďat v jejich rodném hnízdě. Čím více sourozenců samice měly, tím kratší disperzi podstoupily. Na samce měla delší disperze negativní vliv hlavně ve smyslu přežívání, především pak na ty narozené ke konci sezóny (Pärt 1990).

Extrémně krátké disperzní vzdálenosti v řádech jednotek metrů jsou typické pro koloniální druhy, jejichž jedinci většinou dispergují pouze v rámci rodné populace. Příkladem může být alkoun tlustozobý (*Uria lomvia*). Alkouni se při natální disperzi usadili v 90 % případů do vzdálenosti 16 metrů od rodného hnízda (Steiner & Gaston 2005). Přitom se úspěšnost hnízdění u tohoto druhu se vzdáleností od rodného hnízda zvýšila. Možným důvodem je to, že s větší vzdáleností od místa narození měli prvohnízdiči větší šanci zahrnout se zkušenějším partnerem. Disperze dále od místa narození tak může znamenat výhodu v podobě zkušenějšího partnera, jelikož starší a zkušenější mají u tohoto druhu větší úspěšnost odchovu mláďat (Hipfner & Gaston 2002). Přesto se až 60 % jedinců usadilo do vzdálenosti čtyř metrů od místa narození (Steiner & Gaston 2005). Je možné, že usazení se poblíž místa narození je jistější volba, než risk v podobě hledání hnízda vzdálenějšího, o které může být větší konkurence.

### 5. 1. 1 Disperze na velké vzdálenosti

Disperze na delší vzdálenosti se od disperze na kratší a střední vzdálenosti liší četností, ale možná i ultimátními příčinami vzniku. Obě formy mohou fungovat jako prostředky sloužící k úniku před příbuzenskou kompeticí či inbrední depresí. Delší disperze je ale obvykle nákladnější, což by mohlo ukazovat na to, že plní ještě jinou funkci, jako je například kolonizace nových území (Perrin & Goudet 2001). Pro demonstraci vyšších nákladů na delší disperzi může sloužit příklad rybáka dlouhoocasého (*Sterna paradiseae*), u kterého se s disperzní vzdáleností opožďoval začátek hnízdění, což mělo negativní dopad na fitness (Møller *et al.* 2006). Skvělou ukázkou disperze na velkou vzdálenost je samice lišky polární původem ze souostroví Špicberky, která urazila při disperzi 3506 km a přes Atlantský oceán se dostala až na sever Kanady. Je to nejdelší disperze, jaká byla u lišky polární dosud zaznamenána. Klíčový byl mořský led, který lišky používají jako platformu pro disperzi. Studie proto také ukazuje, jak může globální oteplování ovlivnit genový tok u tohoto druhu (Fuglei *et al.* 2019). Disperze na větší vzdálenosti je nákladná, a proto méně častá, což bylo zjištěno například u chřástalovitých (*Rallidae*). Může ale vést ke kolonizaci nových území a rozšiřování areálu. Na mezidruhové úrovni s disperzí na velké vzdálenosti souvisí například schopnost letu, kterou některé druhy chřástalů po kolonizaci nových území ztrácí (Garcia-R & Matzke 2021). Dalším praktickým důsledkem disperze na větší vzdálenosti je napomáhání a urychlení šíření invazních druhů, což může mít zásadní vliv na druhové složení společenstev (Trakhtenbrot *et al.* 2005).

### 5. 2 Měření a modelování disperze

V dnešní době již existuje mnoho způsobů jak změřit vzdálenost uraženou při disperzi. S měřením vzdálenosti překonané při disperzi je spojeno podcenění maximálních vzdáleností, které je živočich schopen při disperzi urazit. Často je totiž disperze měřena metodou opětovného odchytu a zvířata, která opustí území, na kterém k odchytu dochází nejsou brána

v úvahu. Důsledkem toho může dojít například k přecenění úmrtností při disperzi nebo vznik nepřesných modelů. Způsobem jak se tomuto problému vyhnout mohou být jak statistické, tak například telemetrické metody (Koenig *et al.* 1996). Pomocí telemetrie je pak možné sledovat disperzi na vzdálenosti v řádech tisíců kilometrů (Fuglei *et al.* 2019).

Pro modelování disperze a předpovědi metapopulační dynamiky je užitečný koncept tzv. disperzního kernelu. Jde o statistickou funkci hustoty pravděpodobnosti, která udává relativní pravděpodobnost, s jakou se náhodná hodnota bude rovna hodnotě z naměřeného vzorku. Vyjadřuje míru, jakou disperze z původního místa výskytu mění distribuci jedinců v populaci. Je možné rozlišovat dva typy kernelů, a to disperzní kernel vzdálenosti zabývající se distribucí překonaných vzdáleností a disperzní kernel lokace zabývající se distribucí lokací jako bodů, kde se jedinci po imigraci nacházejí vzhledem k místu, odkud jedinci dispergovali. Disperzní kernel je graficky vyjadřován křivkou, často s „levým tlustým ocasem“, který reprezentuje méně časté disperzní události na dlouhé vzdálenosti (Nathan *et al.* 2012). Obecně také platí, že maximální délka disperze koreluje s mediánem disperze druhu (Sutherland *et al.* 2000). Modelování kernelu je rozdílné pro pasivně a aktivně dispergující jedince. Aktivně dispergující jedinci mají trajektorii obohacenou o pohyby při hledání potravy nebo skrýše v průběhu disperze. Druh disperzního kernelu je možné nazývat podle funkce, která ho definuje, pro obratlovce je to například Gaussova nebo Weibullova distribuce (Nathan *et al.* 2012).

### 5. 3 Kolonizace

Kolonizace nového území je častý důsledek disperze na delší vzdálenosti. Dochází přitom k překonání překážky, která do té doby kolonizaci bránila. Kolonizace může ale probíhat i postupně difuzí populace do okolního prostředí prostřednictvím disperzí na krátké vzdálenosti.

U některých druhů je při kolonizaci klíčová agrese. Samci salašníka západního, kteří podstupují disperzi a kolonizují nová území, jsou výrazně agresivnější než jejich filopatričtí druhové. Agresivita samců potom v nově nastolených populacích prudce klesá v rámci několika málo generací, je totiž nevýhodná při péči o mláďata (Duckworth & Badyaev 2007). U tohoto druhu bylo také zjištěno, že agresivita je dědičná, pozitivně geneticky korelovaná s disperzí, a že partneři jsou schopni se přizpůsobit agresivitě druhého (Duckworth & Kruuk 2009).

K disperzi dostatečného počtu jedinců k založení nové populace mohou dopomoci i hurikány. (Bond 1948, Tuck 1968,). Pokud jsou pak podmínky přijatelné, mohou se zde usadit. Některá zvířata mohou kolonizovat nová území také prostřednictvím mořských proudů, jako v případě leguána *Iguana iguana* žijícího ve střední Americe (Censky *et al.* 1998). Dalším ukázkovým příkladem kolonizace pomocí vzdušných a mořských proudů je souostroví Galapágy. Jedná se o mladé souostroví sopečného původu, které nikdy nebylo spojeno s pevninou a kolonizace po souši proto nebyla možná. U leguána mořského *Amblyrhynchus cristatus* ukazují genetická data na kolonizaci souostroví z východu na západ právě prostřednictvím mořských proudů. Mořské proudy navíc i v současnosti umožňují disperzi mezi geneticky rozdílnými populacemi na jednotlivých ostrovech (Steinfartz *et al.* 2009). Ostrovy jsou často v rámci dynamiky zdroj-propadlo (angl. source-sink) považovány za propadla populace, které čerpají jedince ze zdroje, do kterého nepřispívají. To, ale nemusí být pravidlem. Pokud u ostrovních populací nedošlo ke

ztrátě schopnosti disperze na delší vzdálenosti, mohou se i tyto stát zdrojem pro reverzní kolonizaci pevniny z ostrovů (Bellemain & Ricklefs 2008).

#### 5. 4 Krajina a její fragmentace

Krajina je vlivem činnosti člověka neustále více rozdělována na fragmenty, které často nejsou vzájemně propojené. Fragmentovaná krajina však vzniká i přirozenými procesy, bez zásahu lidí, příkladem může být fragmentace ostrovů v řece vlivem proudící vody. Záleží například na velikosti živočicha a schopnosti jeho pohybu, jak bude na fragmentaci krajiny reagovat. Rozdílné reakce na změny v krajině mohou mít třeba ptáci na základě svých životních strategií. Citliví specialisti reagovali na změnu prostředí silněji a byli ochotnější k delší disperzi za cenu dosažení původnějšího prostředí, zatímco flexibilnější generalisti vyhledávali prostředí bližší tomu původnímu méně usilovně. Podobné procesy vedou ke změně komunita v prostředí měnícím se lidskou činností (Marzduff 2016).

Důležitá je pro disperzi izolovanost jednotlivých fragmentů. Například ve fragmentované krajině klesala pro samice skokana *Odorrana schmackeri* míra imigrace s větší izolovaností místa. Samice, které jsou větší než samci, měly menší míru imigrace na ostrovy vzdálenější od pevniny. Tekoucí voda v tomto případě působila jako bariéra jen částečně, jelikož skokani mohli plaváním přes řeku dispergovat, ale činilo jim to větší potíže než pohyb po souši (Wang *et al.* 2012). Fragmentace krajiny nemusí znamenat jen tvorbu překážek pro disperzi, ale třeba i nutnost urazit větší vzdálenosti při hledání nového teritoria. Pro jelena běloocasého je preferovaným typem stanoviště zapojený lesní porost. V důsledku fragmentace krajiny museli jedinci tohoto druhu při disperzi urazit větší vzdálenosti při hledání vhodného teritoria (Long *et al.* 2005). Podobně tomu bylo u srnce obecného, u něž měla společně s otevřeností krajiny pozitivní vztah s disperzní vzdáleností také kondice jedinců (Debeffe *et al.* 2012).

Některé změny v krajině provedené člověkem mohou dynamiku populací ovlivňovat pozitivně a alespoň částečně kompenzovat způsobené škody. Příkladem je populace endemického poddruhu slípky americké (*Gallinula galeata sandvicensis*) obývající havajský ostrov O'ahu. Díky uměle vytvořenému systému odvodňovacích kanálů a potoků je pro tento ohrožený druh možná disperze do populací v rámci ostrova, která by jinak byla kvůli úbytku divočiny velmi omezená (van Rees *et al.* 2018).

## 6 Globální změna klimatu

Jak jsem v předešlých kapitolách ukázala, disperze může být zásadně ovlivněna podmínkami prostředí, které se v čase mohou více či méně měnit. V globálním měřítku docházelo v posledním století ke znatelnému nárůstu teploty, frekvence vysokých teplotních extrémů, sucha, ale i návalových dešťů. Předpokládá se, že tento trend bude pokračovat i v blízké budoucnosti a bude mít dopad na všechny zemské ekosystémy. Vzhledem k možným změnám oceánského proudění, které je částečně zodpovědné za distribuci tepla po Zemi, může dojít k zásadním změnám průměrných teplot na mnoha lokalitách. Je proto možné, že trend oteplování v určitých částech světa se v budoucnu obrátí a dojde k opětovnému ochlazení (IPCC 2021). Z tohoto důvodu je nutné brát předpovědi změn areálů vlivem oteplování ve vzdálenější budoucnosti s jistou rezervou. Nicméně, obecně platným faktem je, že vlivem globálního oteplování dochází ke změně podmínek v oblastech, která doposud poskytovala pro živočichy vhodné habitaty.

Aby unikli extinkci vlivem změn klimatu, živočichové se musejí adaptovat na nové podmínky prostředí nebo kolonizovat nové oblasti, kde vlivem klimatických změn vhodné podmínky vznikly (Parmesan 2006, Bellard *et al.* 2012). Důsledkem toho pak jsou posuny areálů neboli změny rozšíření druhů, ke kterým dochází prostřednictvím disperze. Historické posuny areálů lze vyčíst z paleontologických záznamů, které naznačují jak posuny směrem k pólům, tak i jiné demografické reakce (Le Galliard *et al.* 2012). Toto zjištění odpovídá i pozorováním současných posunů areálů (Parmesan & Yohe 2003). Například u druhů ptáků hnízdicích v jižní části Velké Británie byl zjištěn průměrný posun hranice areálů severněji o 18,9 km za 20 let (Thomas & Lennon 1999). Předpokládaný posun areálů severněji vlivem změn klimatu je podpořen metapopulačním modelem i u populací dvou zástupců řádu Lagomorpha, zajíce běláka (*Lepus timidus*) a králíka lávového (*Romerolagus diazi*, Anderson *et al.* 2009). Posuny areálů mohou být také výjimečně důležité pro druhy plazů s geneticky určeným pohlavím. Změnou teplot může docházet k silnému jednostrannému vychýlení poměru mezi počtem samic a samců v populacích, které by mohly ohrozit možnost reprodukce (Boyle *et al.* 2016). Z těchto zjištění plyne, že druhy s dobrou schopností disperze mohou mít značnou výhodu při změnách podnebí (La Sorte & Jetz 2010).

Při modelování možných posunů areálů je také důležité brát v potaz biotické interakce. Trofická úroveň organismu může mít zásadní vliv na jeho schopnost kolonizace. Pokud například společně se specializovaným predátorem území nekolonizuje i jeho kořist, mohlo by to pro predátora znamenat, že jeho populace nedokáže dostatečně rychle reagovat na měnící se podmínky. To může v krajním případě vést i k extinkci druhu (Berg *et al.* 2010). Další možností je, že v případě nedostatku potravy způsobeným změnou klimatu, mohou živočichové přejít na jiný zdroj. Mezi změny, ke kterým vlivem toho může dojít, patří například adaptace střevní mikroflóry. Šest populací losa evropského (*Alces alces*) v západní Číně se mezi sebou lišilo mírou disperze. Populace, které měly míru disperze nízkou, se také odlišovaly od populací s vyšší mírou disperze skladbou střevní mikroflóry. Zároveň bylo zjištěno, že čím byl mezi populacemi silnější genový tok, tím podobnější byla skladba střevní mikroflóry. Disperze tedy

může napomáhat šíření střevních bakterií, které se stanou vlivem změny klimatu potřebnými pro zpracování nového zdroje potravy (Chen *et al.* 2022).

Míra disperze se s nárůstem průměrné teploty v průběhu 16 let změnila například u juvenilních jedinců ještěrky živorodé. Mezi vysokou teplotou v prenatalním období a disperzí byl zjištěn negativní vztah, zatímco mezi vysokou teplotou v postnatalním období a disperzí byl vztah pozitivní. Dalším faktorem, který byl v tomto případě brán v úvahu byla dostupnost potravy, což může také být důsledek změny klimatických podmínek. Dostupnost potravy ovlivnila disperzi juvenilních jedinců skrze mateřský efekt. Mláďata samic, které byly v experimentálních podmínkách krmeny jednou za dva týdny, neprojevily zvýšenou disperzní tendenci v srpnu na rozdíl od mláďat samic krmených častěji (Massot *et al.* 2008). Ve stejné populaci společně s nárůstem červenových teplot klesal počet dospělých imigrujících jedinců s lineární kresbou na zádech. Kresba na zádech byla částečně dána geneticky a jedinci měli kresbu buď lineární, nebo síťovanou. Vysvětlení rozdílu v disperzi mezi těmito dvěma morfami a poklesu počtu imigrantů s lineární kresbou však studie nenabízí (Lepetz *et al.* 2009).

Negativní vztah mezi disperzí a rostoucí teplotou byl zjištěn i u východofinské populace datlíka tříprstého (*Picoides tridactylus*), kde vyšší jarní teploty znamenaly sníženou natální disperzi. Možným vysvětlením je podle autorů dostupnost potravy v roce vylíhnutí, která závisí na jarních teplotách (Fayt 2006). Odlišná tendence byla zaznamenána u rybáka dlouhoocasého. V tomto případě byla délka disperze rybáků pozitivně korelována s rostoucí průměrnou roční teplotou. V průběhu 60 let byla průměrná vzdálenost překonaná při natální disperzi dokonce zdesetinásobena z původních 10 km na 100 km (Møller *et al.* 2006). Dopady extrémního počasí, které vlivem globálního oteplování hrozí častěji, byly zdokumentovány na populaci ibisů hnědých (*Plegadis falcinellus*) v národním parku Doñana ve Španělsku. V roce 2005, kdy bylo extrémní sucho, byla zvýšená emigrace z této kolonie (Santoro *et al.* 2013).

## Závěr

V této literární rešerši jsem se zabývala disperzí suchozemských obratlovců s důrazem na ptáky. Disperze je důležitou součástí metapopulační dynamiky, která zprostředkovává genový tok. Mezi možné ultimátní příčiny disperze patří inbrední deprese, kompetice mezi příbuznými jedinci a stochasticita prostředí. Rozdíly v trade-offs souvisejících s disperzí vedly mezi samci a samicemi ke vzniku rozdílů v překonané vzdálenosti a ve sklonu k disperzi, přičemž obecnou tendencí je spíše samčí disperze u savců a spíše samičí disperze u ptáků. Při studiu disperze je důležité rozlišovat mezi disperzí natální a rozmnožovací a také mezi jejími fázemi – emigrací, tranzicí a imigrací. S podobou disperze souvisejí individuální vlastnosti morfologické, fyziologické, genetické i behaviorální. Ty pak společně s prostředím utvářejí specifickou podobu disperze u každého jedince. Pro rozhodnutí k disperzi je důležité posoudit vlastnosti prostředí, k čemuž obratlovci používají vlastní zkušenost a také veřejné informace. Mezi vlastnosti prostředí, které ovlivňují disperzi, patří kvalita lokality, denzita populace, vazby s příbuznými jedinci a mezidruhové interakce.

Důležitou funkcí disperze je i kolonizace nových stanovišť, která bývá umožněna disperzí na větší vzdálenosti. Způsob pohybu jedinců v krajině a jejich schopnost obsadit nová území zásadně souvisí s překážkami a schopností disperze jedinců daného druhu. Vzhledem k současným a nadcházejícím klimatickým změnám je hlubší poznání disperze všech živých organismů zásadní pro naši schopnost předvídat změny areálů živočichů a adekvátně na ně reagovat například způsobem jejich ochrany.

Z mé práce je patrné, že toto téma je velice komplexní a existuje velké množství prací, které se jím zabývají. Přesto jsou vědomosti o disperzi obratlovců značně neúplné, někdy rozporuplné a často hlouběji prozkoumané pouze u několika málo druhů, jako je například lejssek bělokrký, sýkora koňadra nebo sojka křovinná. Množství publikací na toto téma se ale postupně navyšuje a díky moderním technologiím, jako je telemetrie či různé molekulární metody, je nyní snadnější zkoumat disperzi s větší přesností.



## Literatura

- Abbott, K. C. (2011). A dispersal-induced paradox: synchrony and stability in stochastic metapopulations. *Ecology Letters*, *14*(11), 1158–1169.
- Addis, B. R., Tobalske, B. W., Davenport, J. M., & Lowe, W. H. (2019). A distance–performance trade–off in the phenotypic basis of dispersal. *Ecology and Evolution*, *9*(18), 10644–10653.
- Aguillon, S. M., & Duckworth, R. A. (2015). Kin aggression and resource availability influence phenotype–dependent dispersal in a passerine bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(4), 625–633.
- Almeida-Neto, M., Campassi, F., Galetti, M., Jordano, P., & Oliveira-Filho, A. (2008). Vertebrate dispersal syndromes along the Atlantic forest: broad-scale patterns and macroecological correlates. *Global Ecology and Biogeography*, *17*(4), 503–513.
- Alonso, J. C., & Alonso, J. A. (1992). Male–biased dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Ornis Scandinavica*, 81–88.
- Anders, A. D., Faaborg, J., & Thompson, F. R. (1998). Postfledging dispersal, habitat use, and home–range size of juvenile Wood Thrushes. *Auk*, *115*(2), 349–358.
- Anderson, B. J., Akçakaya, H. R., Araújo, M. B., Fordham, D. A., Martinez–Meyer, E., Thuiller, W., & Brook, B. W. (2009). Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1661), 1415–1420.
- Aragón, P., Meylan, S., & Clobert, J. (2006). Dispersal status–dependent response to the social environment in the common lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*, *20*(5), 900–907.
- Aronsson, M., & Persson, J. (2018). Female breeding dispersal in wolverines, a solitary carnivore with high territorial fidelity. *European Journal of Wildlife Research*, *64*, 1–10.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, *15*(4), 365–377.
- Bellemain, E., & Ricklefs, R. E. (2008). Are islands the end of the colonization road? *Trends in Ecology & Evolution*, *23*(8), 461–468.
- Belthoff, J. R., & Dufty, A. M. (1998). Corticosterone, body condition and locomotor activity: a model for dispersal in screech–owls. *Animal Behaviour*, *55*, 405–415.
- Berg, M. P., Kiers, E. T., Driessen, G., Van Der Heijden, M., Kooi, B. W., Kuenen, F., ... & Ellers, J. (2010). Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*, *16*(2), 587–598.
- Bond, J. (1948). Origin of the bird fauna of the West Indies. *The Wilson Bulletin*, *60*(4), 207–229.
- Botero-Delgado, E., Quirici, V., Poblete, Y., Poulin, E., Kempenaers, B., & Vásquez, R. A. (2020). Exploratory behavior, but not aggressiveness, is correlated with breeding dispersal propensity in the highly philopatric thorn-tailed rayadito. *Journal of Avian Biology*, *51*(2), <https://doi.org/10.1111/jav.02262>.
- Boulinier, T., McCoy, K., & Sorci, G. (2001). Dispersal and parasitism. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 169–179. Oxford University Press.
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, *80*(2), 205–225.
- Boyle, M., Schwanz, L., Hone, J., & Georges, A. (2016). Dispersal and climate warming determine range shift in model reptile populations. *Ecological Modelling*, *328*, 34–43.

- Brom, T., Massot, M., & Laloi, D. (2018). The sex chromosome system can influence the evolution of sex-biased dispersal. *Journal of Evolutionary Biology*, *31*(9), 1377–1385.
- Brown, J. H., & Kodric–Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, *58*(2), 445–449.
- Cabe, P. R., Page, R. B., Hanlon, T. J., Aldrich, M. E., Connors, L., & Marsh, D. M. (2007). Fine-scale population differentiation and gene flow in a terrestrial salamander (*Plethodon cinereus*) living in continuous habitat. *Heredity*, *98*(1), 53–60.
- Camacho, C., Martínez–Padilla, J., Canal, D., & Potti, J. (2019). Long-term dynamics of phenotype-dependent dispersal within a wild bird population. *Behavioral Ecology*, *30*(2), 548–556.
- Carle–Pruneau, E., Belisle, M., Pelletier, F., & Garant, D. (2022). Determinants of nest box local recruitment and natal dispersal in a declining bird population. *Oikos*, *2022*(1), e08349
- Carrillo, J. D., Faurby, S., Silvestro, D., Zizka, A., Jaramillo, C., Bacon, C. D., & Antonelli, A. (2020). Disproportionate extinction of South American mammals drove the asymmetry of the Great American Biotic Interchange. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*(42), 26281–26287.
- Censky, E. J., Hodge, K., & Dudley, J. (1998). Over-water dispersal of lizards due to hurricanes. *Nature*, *395*(6702), 556–556.
- Claramunt, S. (2021). Flight efficiency explains differences in natal dispersal distances in birds. *Ecology*, *102*(9), e03442.
- Clobert, J., Ims, R. A., & Rousset, F. (2004). Causes, mechanisms and consequences of dispersal, 307–335. In I. Hanski, O. E. Gaggiotti (Eds.), *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Academic Press.
- Clobert, J., Le Galliard, J. F., Cote, J., Meylan, S., & Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, *12*(3), 197–209.
- Cote, J., & Clobert, J. (2007). Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences*, *274*(1608), 383–390.
- Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S., & Sih, A. (2010). Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B–Biological Sciences*, *365*(1560), 4065–4076.
- Crouch, N. M. A., Capurcho, J. M. G., Hackett, S. J., & Bates, J. M. (2019). Evaluating the contribution of dispersal to community structure in Neotropical passerine birds. *Ecography*, *42*(2), 390–399.
- Debeffe, L., Morellet, N., Bonnot, N., Gaillard, J.–M., Cargnelutti, B., Verheyden–Tixier, H., Vanpé, C., Coulon, A., Clobert, J., & Bon, R. (2014). The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences*, *281*(1790), 20140873.
- Debeffe, L., Morellet, N., Cargnelutti, B., Lourtet, B., Bon, R., Gaillard, J. M., & Hewison, A. J. M. (2012). Condition-dependent natal dispersal in a large herbivore: heavier animals show a greater propensity to disperse and travel further. *Journal of Animal Ecology*, *81*(6).
- Delgado, M. D., Penteriani, V., Revilla, E., & Nams, V. O. (2010). The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal of Animal Ecology*, *79*(3), 620–632.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., & Drent, P. J. (2003). Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B– Biological Sciences*, *270*(1516), 741–747.

- Dobson, F. S. (1982). Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour*, 30(4), 1183–1192.
- Doligez, B., & Clobert, J. (2003). Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology*, 84(10), 2582–2588.
- Doligez, B., & Pärt, T. (2008). Estimating fitness consequences of dispersal: a road to ‘know-where’? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers’ fitness. *Journal of Animal Ecology*, 77(6), 1199–1211.
- Doligez, B., Danchin, E., Clobert, J., & Gustafsson, L. (1999). The use of conspecific reproductive success for breeding habitat selection in a non-colonial, hole-nesting species, the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, 68(6), 1193–1206.
- Doligez, B., Danchin, E., & Clobert, J. (2002). Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, 297(5584), 1168–1170.
- Doligez, B., Part, T., Danchin, E., Clobert, J., & Gustafsson, L. (2004). Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, 73(1), 75–87.
- Doligez, B., Gustafsson, L., & Part, T. (2009). ‘Heritability’ of dispersal propensity in a patchy population. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences*, 276(1668), 2829–2836.
- Drent, P. J. (1984). Mortality and dispersal in summer and its consequences for the density of great tits *Parus major* at the onset of autumn. *Ardea*, 72(2), 127–162.
- Drent, P. J., Oers, K. V., & Noordwijk, A. J. V. (2003). Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B–Biological Sciences*, 270(1510), 45–51.
- Dubey, S., Brown, G. P., Madsen, T., & Shine, R. (2008). Male-biased dispersal in a tropical Australian snake (*Stegonotus cucullatus*, *Colubridae*). *Molecular Ecology*, 17(15), 3506–3514.
- Duckworth, R. A., & Badyaev, A. V. (2007). Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(38), 15017–15022.
- Duckworth, R. A., & Kruuk, L. E. B. (2009). Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird. *Evolution*, 63(4), 968–977.
- Dufty, A. M. Jr., & Belthoff, J. R. (2001). Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 217–229. Oxford University Press.
- Edwards, H. A., Hajduk, G. K., Durieux, G., Burke, T., & Dugdale, H. L. (2015). No association between personality and candidate gene polymorphisms in a wild bird population. *PLOS One*, 10(10), e0138439.
- Ekman, J., Eggers, S., & Griesser, M. (2002). Fighting to stay: the role of sibling rivalry for delayed dispersal. *Animal Behaviour*, 64(3), 453–459.
- Estandía, A., Sendell-Price, A. T., Oatley, G., Robertson, F., Potvin, D., Massaro, M., Robertson, B. C., & Clegg, S. M. (2023). Candidate gene length polymorphisms are linked to dispersive behaviour: searching for a mechanism behind the “paradox of the great speciators”. *BioRxiv*. 524190.
- Faurby, S., Werdelin, L., & Antonelli, A. (2019). Dispersal ability predicts evolutionary success among mammalian carnivores. *BioRxiv*, 755207.
- Favre, L., Balloux, F., Goudet, J., & Perrin, N. (1997). Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocidura russula*: evidence from field data and microsatellite patterns. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences*, 264(1378), 127–132.

- Fayt, P. (2006). Reproductive decisions of boreal three-toed woodpeckers (*Picoides tridactylus*) in a warming world: from local responses to global population dynamics. *Annales Zoologici Fennici*, 43(2), 118–130
- Fidler, A. E., van Oers, K., Drent, P. J., Kuhn, S., Mueller, J. C., & Kempenaers, B. (2007). *Drd4* gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences*, 274(1619), 1685–1691.
- Fuglei, E., & Tarroux, A. (2019). Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: one female's long run across sea ice. *Polar Research*, 38.
- Garant, D., Forde, S. E., & Hendry, A. P. (2007). The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation. *Functional Ecology*, 21(3), 434–443.
- García-R, J. C., & Matzke, N. J. (2021). Trait-dependent dispersal in rails (Aves: Rallidae): Historical biogeography of a cosmopolitan bird clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 159, 107106.
- Greenwood, P. J., Harvey, P. H., & Perrins, C. M. (1979). Role of dispersal in the great tit (*Parus major*) – causes, consequences and heritability of natal dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 48(1), 123–142.
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140–1162.
- Greenwood, P. J., & Harvey, P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 1–21.
- Guillaume, F., & Perrin, N. (2006). Joint evolution of dispersal and inbreeding load. *Genetics*, 173(1), 497–509.
- Handley, L. J. L., & Perrin, N. (2007). Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology*, 16(8), 1559–1578.
- Hansson, B., Bensch, S., & Hasselquist, D. (2003). Heritability of dispersal in the great reed warbler. *Ecology Letters*, 6(4), 290–294.
- Harvey, P. H., Greenwood, P. J., & Perrins, C. M. (1979). Breeding area fidelity of great tits (*Parus major*). *Journal of Animal Ecology*, 48(1), 305–313.
- Hestbeck, J. B. (1982). Population regulation of cyclic mammals: the social fence hypothesis. *Oikos*, 157–163.
- Hipfner, J. M., & Gaston, A. J. (2002). Growth of nestling thick-billed murres (*Uria lomvia*) in relation to parental experience and hatching date. *The Auk*, 119(3), 827–832.
- Holekamp, K. E., Smale, L., Simpson, H. B., & Holekamp, N. A. (1984). Hormonal influences on natal dispersal in free-living belding ground-squirrels (*Spermophilus beldingi*). *Hormones and Behavior*, 18(4), 465–483.
- Horák, P. (2000). Vývoj populace rorohy velkého (*Falco cherrug*) na Moravě v letech 1976–1998. *Buteo*, 11, 57–66.
- Howard, W. E. (1960). Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, 63, 152–161.
- Charmantier, A., Buoro, M., Gimenez, O., & Weimerskirch, H. (2011). Heritability of short-scale natal dispersal in a large-scale foraging bird, the wandering albatross. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(7), 1487–1496.
- Chen, S., Holyoak, M., Liu, H., Bao, H., Ma, Y., Dou, H., ... & Jiang, G. (2022). Global warming responses of gut microbiota in moose (*Alces alces*) populations with different dispersal patterns. *Journal of Zoology*, 318(1), 63–73.
- Ims, R. A., Hjernann, D. Ø. (2001). Condition-dependent dispersal. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 203–216. Oxford University Press.
- IPCC (Intergovernmental Panel Climate Change, 2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani,

- S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (Eds.). Cambridge University Press.
- Jablonszky, M., Krenhardt, K., Marko, G., Szasz, E., Hegyi, G., Herenyi, M., Kotel, D., Laczi, M., Nagy, G., Rosivall, B., Torok, J., & Garamszegi, L. Z. (2020). A behavioural trait displayed in an artificial novel environment correlates with dispersal in a wild bird. *Ethology*, *126*(5), 540–552.
- Johnson, M. L., & Gaines, M. S. (1990). Evolution of dispersal – theoretical–models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *21*, 449–480.
- Koenig, W. D., Van Vuren, D., & Hooge, P. N. (1996). Detectability, philopatry, and the distribution of dispersal distances in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*(12), 514–517.
- Koleček, J., Jelínek, V., Požgayová, M., Trnka, A., Baslerová, P., Honza, M., & Procházka, P. (2015). Breeding success and brood parasitism affect return rate and dispersal distances in the Great Reed Warbler. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*, 1845–1853.
- Korsten, P., Mueller, J. C., Hermannstadter, C., Bouwman, K. M., Dingemans, N. J., Drent, P. J., Liedvogel, M., Matthysen, E., van Oers, K., van Overveld, T., Patrick, S. C., Quinn, J. L., Sheldon, B. C., Tinbergen, J. M., & Kempenaers, B. (2010). Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in great tits: a test across four wild populations. *Molecular Ecology*, *19*(4), 832–843.
- Krackow, S. (2003). Motivational and heritable determinants of dispersal latency in wild male house mice (*Mus musculus musculus*). *Ethology*, *109*(8), 671–689.
- Král, V., Bičík, M. (1990). Struktura a disperze hnízdní populace lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis Temm.*) v Nížkém Jeseníku. *Acta UPO, Fac. Rer. Nat, Biologica XXX*, *99*, 161–173.
- La Sorte, F. A., & Jetz, W. (2010). Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences*, *277*(1699), 3401–3410.
- Lambin, X., Aars, J., Pieltney, B. (2001). Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 110–122. Oxford University Press.
- Le Galliard, J. F., Massot, M., Baron, J. P., & Clobert, J. (2012). Ecological effects of climate change on European reptiles. *Wildlife Conservation in a Changing Climate*, *179*, 203.
- Lepetz, V., Massot, M., Chaine, A. S., & Clobert, J. (2009). Climate warming and the evolution of morphotypes in a reptile. *Global Change Biology*, *15*(2), 454–466.
- Li, X. Y., & Kokko, H. (2019). Sex-biased dispersal: a review of the theory. *Biological Reviews*, *94*(2), 721–736.
- Liedvogel, M., Akesson, S., & Bensch, S. (2011). The genetics of migration on the move. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(11), 561–569.
- Lowe, W. H., & McPeck, M. A. (2012). Can natural selection maintain long-distance dispersal? Insight from a stream salamander system. *Evolutionary Ecology*, *26*(1), 11–24.
- Massot, M., Clobert, J., & Ferriere, R. (2008). Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*, *14*(3), 461–469.
- Matthysen, E. (2005). Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography*, *28*(3), 403–416.
- Matthysen, E., Van de Castele, T., & Adriaensen, F. (2005). Do sibling tits (*Parus major*, *P. caeruleus*) disperse over similar distances and in similar directions? *Oecologia*, *143*(2), 301–307.

- Matthysen, E. (2012). Multicausality of dispersal: a review. In Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G., Bullock, J. M. (Eds.), *Dispersal Ecology and Evolution*, 27, 3–18. Oxford University Press.
- Marzluff, J. M., DeLap, J. H., Oleyar, M. D., Whittaker, K. A., & Gardner, B. (2016). Breeding dispersal by birds in a dynamic urban ecosystem. *PLOS One*, 11(12), e0167829.
- Meylan, S., Belliure, J., Clobert, J., & de Fraipont, M. (2002). Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and Behavior*, 42(3), 319–326.
- 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. *Condor*, 94(1), 117–133.
- Møller, A. P., Flensted-Jensen, E., & Mardal, W. (2006). Dispersal and climate change: a case study of the arctic tern *Sterna paradisaea*. *Global Change Biology*, 12(10), 2005–2013.
- Murren, C. J., Julliard, R., Schlichting, C. D., & Clobert, J. (2001). Dispersal, individual phenotype, and phenotypic plasticity. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 261–272. Oxford University Press.
- Nagy, M., Heckel, G., Voigt, C. C., & Mayer, F. (2007). Female-biased dispersal and patrilocal kin groups in a mammal with resource-defence polygyny. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274(1628), 3019–3025.
- Nevoux, M., Arlt, D., Nicoll, M., Jones, C., & Norris, K. (2013). The short-and long-term fitness consequences of natal dispersal in a wild bird population. *Ecology Letters*, 16(4), 438–445.
- Nicolaus, M., Wang, X. L., Lamers, K. P., Ubels, R., & Both, C. (2022). Unravelling the causes and consequences of dispersal syndromes in a wild passerine. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 289(1974), 20220068.
- O'Riain, M. J., Braude, S. (2001). Inbreeding versus outbreeding in captive and wild populations of naked mole-rats. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 143–154. Oxford University Press.
- Pakanen, V. M., Koivula, K., Doligez, B., Flodin, L. Å., Pauliny, A., Rönkä, N., & Blomqvist, D. (2022). Natal dispersal does not entail survival costs but is linked to breeding dispersal in a migratory shorebird, the southern dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Oikos*, 2022(8), e08951.
- Palo, J. U., Lesbarreres, D., Schmeller, D. S., Primmer, C. R., & Merila, J. (2004). Microsatellite marker data suggest sex-biased dispersal in the common frog *Rana temporaria*. *Molecular Ecology*, 13(9), 2865–2869.
- Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J., & Gregory, R. D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology*, 67(4), 518–536.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37, 637–669.
- Pärt, T., & Gustafsson, L. (1989). Breeding dispersal in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) – possible causes and reproductive consequences. *Journal of Animal Ecology*, 58(1), 305–320.
- Pärt, T. (1990). Natal dispersal in the collared flycatcher – possible causes and reproductive consequences. *Ornis Scandinavica*, 21(2), 83–88.
- Pärt, T. (1995). The importance of local familiarity and search costs for age- and sex-biased philopatry in the collared flycatcher. *Animal Behaviour*, 49(4), 1029–1038.

- Pasinelli, G., Schiegg, K., & Walters, J. R. (2004). Genetic and environmental influences on natal dispersal distance in a resident bird species. *American Naturalist*, *164*(5), 660–669.
- Patchett, R., Styles, P., King, J. R., Kirschel, A. N. G., & Cresswell, W. (2022). The potential function of post-fledging dispersal behavior in first breeding territory selection for males of a migratory bird. *Current Zoology*, *68*(6), 708–715.
- Perrin, N., Goudet, J. (2001). Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 123–142. Oxford University Press.
- Poiani, A. (2006). Effects of floods on distribution and reproduction of aquatic birds. *Advances in Ecological Research*, *39*, 63–83.
- Quinn, J. L., Cole, E. F., Patrick, S. C., & Sheldon, B. C. (2011). Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *Journal of Animal Ecology*, *80*(5), 918–928.
- Raynaud, J., & Schradin, C. (2014). Experimental increase of testosterone increases boldness and decreases anxiety in male African striped mouse helpers. *Physiology & Behavior*, *129*, 57–63.
- Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, *38*, 231–253.
- Ronce, O., Clobert, J. (2012) Dispersal syndromes. In Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G., Bullock, J. M. (Eds.), *Dispersal Ecology and Evolution*, *155*, 119–138. Oxford University Press.
- Ronce, O., Donoghue, M. J., Levin, S. A., Mackay, T. F. C., Rieseberg, L., Travis, J., & Wray, G. A. (2014). Geographic Variation, Population Structure, and Migration. In J. B. Losos, D. A. Baum, D. J. Futuyma, H. E. Hoekstra, R. E. Lenski, A. J. Moore, C. L. Peichel, D. Schluter, & M. J. Whitlock (Eds.), *The Princeton Guide to Evolution*, 321–327.
- Saastamoinen, M., Bocedi, G., Cote, J., Legrand, D., Guillaume, F., Wheat, C. W., Fronhofer, E. A., Garcia, C., Henry, R., Husby, A., Baguette, M., Bonte, D., Coulon, A., Kokko, H., Matthysen, E., Niitepold, K., Nonaka, E., Stevens, V. M., Travis, J. M. J., Donohue, K., Bullock, J. M., & Delgado, M. D. (2018). Genetics of dispersal. *Biological Reviews*, *93*(1), 574–599.
- Samplonius, J. M., & Both, C. (2019). Climate change may affect fatal competition between two bird species. *Current Biology*, *29*(2), 327–331.
- Santini, L., Di Marco, M., Visconti, P., Baisero, D., Boitani, L., & Rondinini, C. (2013). Ecological correlates of dispersal distance in terrestrial mammals. *Hystrix*, *24*(2).
- Santoro, S., Green, A. J., & Figuerola, J. (2013). Environmental instability as a motor for dispersal: a case study from a growing population of glossy ibis. *PLOS One*, *8*(12), e82983.
- Sarno, R. J., Bank, M. S., Stern, H. S., & Franklin, W. L. (2003). Forced dispersal of juvenile guanacos (*Lama guanicoe*): causes, variation, and fates of individuals dispersing at different times. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *54*, 22–29.
- Sheard, C., Neate-Clegg, M. H. C., Alioravainen, N., Jones, S. E. I., Vincent, C., MacGregor, H. E. A., Bregman, T. P., Claramunt, S., & Tobias, J. A. (2020). Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. *Nature Communications*, *11*(1), 2463.
- Sinervo, B., & Clobert, J. (2003). Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science*, *300*(5627), 1949–1951.
- Sinervo, B., Calsbeek, R., Comendant, T., Both, C., Adamopoulou, C., & Clobert, J. (2006). Genetic and maternal determinants of effective dispersal: The effect of sire genotype and size at birth in side-blotched lizards. *American Naturalist*, *168*(1), 88–99.

- Smith, A. T. (1974). The distribution and dispersal of pikas: influences of behavior and climate. *Ecology*, 55(6), 1368–1376.
- Steiner, U. K., & Gaston, A. J. (2005). Reproductive consequences of natal dispersal in a highly philopatric seabird. *Behavioral Ecology*, 16(3), 634–639.
- Steinfartz, S., Glaberman, S., Lanterbecq, D., Russello, M. A., Rosa, S., Hanley, T. C., ... & Caccone, A. (2009). Progressive colonization and restricted gene flow shape island-dependent population structure in Galápagos marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 1–18.
- Suh, Y. H., Pesendorfer, M. B., Tringali, A., Bowman, R., & Fitzpatrick, J. W. (2020). Investigating social and environmental predictors of natal dispersal in a cooperative breeding bird. *Behavioral Ecology*, 31(3), 692–701.
- Sutherland, G. D., Harestad, A. S., Price, K., & Lertzman, K. P. (2000). Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology*, 4(1), 26271738.
- Tannerfeldt, M., & Angerbjörn, A. (1996). Life history strategies in a fluctuating environment: Establishment and reproductive success in the arctic fox. *Ecography*, 19(3), 209–220.
- Tarwater, C. E., & Beissinger, S. R. (2012). Dispersal polymorphisms from natal phenotype–environment interactions have carry-over effects on lifetime reproductive success of a tropical parrot. *Ecology Letters*, 15(11), 1218–1229.
- Tkadlec, E. (2008). *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Univerzita Palackého v Olomouci.
- Tolvanen, J., Seppanen, J. T., Monkkonen, M., Thomson, R. L., Ylonen, H., & Forsman, J. T. (2018). Interspecific information on predation risk affects nest site choice in a passerine bird. *Bmc Evolutionary Biology*, 18, 181.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173–181.
- Travis, J. M. J., Mustin, K., Barton, K. A., Benton, T. G., Clobert, J., Delgado, M. M., Dytham, C., Hovestadt, T., Palmer, S. C. F., Van Dyck, H., & Bonte, D. (2012). Modelling dispersal: an eco–evolutionary framework incorporating emigration, movement, settlement behaviour and the multiple costs involved. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 628–641.
- Trochet, A., Courtois, E. A., Stevens, V. M., Baguette, M., Chaine, A., Schmeller, D. S., Clobert, J., & Wiens, J. J. (2016). Evolution of sex-biased dispersal. *The Quarterly Review of Biology*, 91(3), 297–320.
- Tschirren, B., Fitze, P. S., & Richner, H. (2007). Maternal modulation of natal dispersal in a passerine bird: An adaptive strategy to cope with parasitism? *American Naturalist*, 169(1), 87–93.
- Tuck, L. M. (1968). Laughing gulls (*Larus atricilla*) and black skimmers (*Rynchops nigra*) brought to Newfoundland by hurricane. *Bird-Banding*, 39(3), 200–208.
- Tucker, A. D., McCallum, H. I., Limpus, C. J., & McDonald, K. R. (1998). Sex-biased dispersal in a long-lived polygynous reptile (*Crocodylus johnstoni*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44(2), 85–90.
- van Overveld, T., Careau, V., Adriaensen, F., & Matthysen, E. (2014). Seasonal–and sex-specific correlations between dispersal and exploratory behaviour in the great tit. *Oecologia*, 174(1), 109–120.
- van Rees, C. B., Reed, J. M., Wilson, R. E., Underwood, J. G., & Sonsthagen, S. A. (2018). Landscape genetics identifies streams and drainage infrastructure as dispersal corridors for an endangered wetland bird. *Ecology and Evolution*, 8(16), 8328–8343.



- Vergara, P., Aguirre, J. I., Fargallo, J. A., & Davila, J. A. (2006). Nest-site fidelity and breeding success in white stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*, *148*(4), 672–677
- Végvári, Z., Katona, G., Vági, B., Freckleton, R. P., Gaillard, J. M., Székely, T., & Liker, A. (2018). Sex-biased breeding dispersal is predicted by social environment in birds. *Ecology and Evolution*, *8*(13), 6483–6491.
- Wang, Y., Lane, A., & Ding, P. (2012). Sex-biased dispersal of a frog (*Odorrana schmackeri*) is affected by patch isolation and resource limitation in a fragmented landscape. *PLOS One*, *7*(10), e47683.
- Warren, P. K., & Baines, D. (2002). Dispersal, survival and causes of mortality in black grouse *Tetrao tetrix* in northern England. *Wildlife Biology*, *8*(2), 91–97.
- Weisser, W. W. (2001). The effects of predation on dispersal. In J. Clobert, E. Danchin, A. Dhondt & J. D. Nichols (Eds.), *Dispersal*, 180–190. Oxford University Press.
- Wey, T. W., Spiegel, O., Montiglio, P. O., & Mabry, K. E. (2015). Natal dispersal in a social landscape: Considering individual behavioral phenotypes and social environment in dispersal ecology. *Current Zoology*, *61*(3), 543–556.
- Whitmee, S., & Orme, C. D. L. (2013). Predicting dispersal distance in mammals: a trait-based approach. *Journal of Animal Ecology*, *82*(1), 211–221.
- Williams, E. J., & Boyle, W. A. (2019). Causes and consequences of avian within-season dispersal decisions in a dynamic grassland environment. *Animal Behaviour*, *155*, 77–87.
- Wolff, J. O. (1993). What is the role of adults in mammalian juvenile dispersal. *Oikos*, *68*(1), 173–176.
- Yáber, M. C., & Rabenold, K. N. (2002). Effects of sociality on short-distance, female-biased dispersal in tropical wrens. *Journal of Animal Ecology*, 1042–1055.
- Yoder, J. M., Marschall, E. A., & Swanson, D. A. (2004). The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behavioral Ecology*, *15*(3), 469–476.