

Univerzita Hradec Králové
Přírodovědecká fakulta

DIPLOMOVÁ PRÁCE

2018

Bc. Tomáš Illich

Univerzita v Hradci Králové
Přírodovědecká fakulta
Katedra biologie

Fidelita, filopatrie a hnízdní péče dudka chocholatého (*Upupa epops*)

Fidelity, philopatry and parental care in Eurasian Hoopoe (*Upupa epops*)

Diplomová práce

Autor:	Bc. Tomáš Illich
Studijní program:	N1501
Studijní obor:	Systematická biologie a ekologie
Vedoucí práce:	RNDr. Michal Andreas, Ph.D.
Hradec králové	2018

Univerzita Hradec Králové
Přírodovědecká fakulta

Zadání diplomové práce

Autor: Tomáš Illich
Studijní program: N1501 Biologie
Název závěrečné práce: Fidelita, filopatrie a hnízdní péče dudka chocholátého (*Upupa epops*)
Název závěrečné práce AJ: Fidelity, philopatry and parental care in Eurasian Hoopoe (*Upupa epops*)

Cíl, metody, literatura, předpoklady:

Cílem diplomové práce je kvantifikovat věrnost rodišti (filopatrie) a hnízdišti (fidelita) u dlouhodobě sledované populace dudka chocholátého (*Upupa epops*). Dále budou identifikovány faktory, jež mohou hnízdní fidelitu/filopatrii ovlivnit. Kromě porovnávání věrnosti lokality mezi samicemi a samci, mladými a adultními ptáky, se student zaměří na sledování hnízdní úspěšnosti. V neposlední řadě se diplomant bude zabývat rodičovskou péčí o mláďata. Těžiště práce bude spočívat v analýze dat nasbíraných v letech 2005-2018. Hlavní metodou je kroužkování a hodnocení zpětných odchytů, pozorování zvířat v loveckém okrsku a monitoring hnízdních dutin pomocí fotopastí.

Garantující pracoviště: Katedra biologie, Přírodovědecká fakulta
Vedoucí práce: RNDr. Michal Andreas, Ph.D.
Konzultant: Mgr. Jan Hušek, Ph.D.
Oponent: Mgr. Jaroslav Cepák, Ph. D.
Datum zadání závěrečné práce: 30. 11. 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval pod vedením RNDr. Michala Andrease, Ph.D. samostatně a uvedl jsem všechny použité prameny a literaturu.

V Hradci Králové dne:

Tomáš Illich

Poděkování

V první řadě bych chtěl poděkovat RNDr. Michalu Andreasovi, Ph.D. za vedení této práce, za cenné připomínky a rady při zpracování diplomové práce a za čas, který mi v průběhu studia věnoval. Velký dík patří RNDr. Janu Huškovi, Ph.D. za pomoc se zpracováním statistiky. Chtěl bych také poděkovat vedení CHKO Pálava a Lesům ČR za jejich přístup. Dále Ing. Jochovi za dovolení setrvávat v oborách a jeho vstřícnost. Díky patří i mým spolupracovníkům v terénu Mgr. Ondřeji Illichovi a Mgr. Lukáši Viktorovi.

Na závěr děkuji své rodině, přátelům a své snoubence za veškerou pomoc, podporu i trpělivost během vypracovávání mé diplomové práce.

Anotace

ILLICH, Tomáš. *Fidelita, filopatrie a hnízdní péče dudka chocholatého *Upupa epops**. Hradec Králové. 2018. Diplomová práce na Přírodovědecké fakultě Univerzity Hradec Králové. Vedoucí práce RNDr. Michal Andreas, Ph.D. 74 s.

Cílem diplomové práce je kvantifikovat věrnost rodišti (filopatrie) a hnízdišti (fidelita) u dlouhodobě sledované populace dudka chocholatého (*Upupa epops*). Dále budou identifikovány faktory, jež mohou hnízdní fidelitu/filopatrii ovlivnit. Kromě porovnávání věrnosti lokality mezi samicemi a samci, mladými a adultními ptáky se student zaměří na sledování hnízdní úspěšnosti. V neposlední řadě se diplomant bude zabývat rodičovskou péčí o mlád'ata. Těžiště práce bude spočívat v analýze dat nasbíraných v letech 2005-2018. Hlavní metodou je kroužkování a hodnocení zpětných odchyťů, pozorování zvířat v loveckém okrsku a monitoring hnízdních dutin pomocí fotopastí.

Klíčová slova: fidelita, filopatrie, reprodukční úspěch

Annotation:

ILLICH, Tomáš. *Fidelity, philopatry and parental care in Eurasian Hoopoe (Upupa epops)*. Hradec Králové. 2018. Diploma Thesis at Faculty of Science University of Hradec Králové. Thesis Supervisor RNDr. Michal Andreas, Ph.D. 74 p.

The aim of this diploma thesis is to quantify the fidelity of the birthplace (philopatry) and the nesting place (fidelity) in the long-term population of Hoopoe (*Upupa epops*). Further, factors that may affect nesting fidelity/philopatry will be identified. In addition to comparing site fidelity between females and males, young and adult birds, the thesis will focus on nesting success. Last but not least, the student will deal with the parental care of the young. The focus of the work will be on the analysis of the data obtained between years 2005 – 2018. The main method is ringing and evaluation of catches, observing animals in the hunting area and monitoring the nesting cavities using camera traps.

Key words: nesting fidelity, philopatry, reproductive success

Obsah

1 ÚVOD	10
2 HYPOTÉZY.....	11
2.1 <i>Míra hnízdní věrnosti u ptáků</i>	11
3 LITERÁRNÍ PŘEHLED/REŠERŠE	13
3.1 POPIS A ROZŠÍŘENÍ STUDOVANÉHO DRUHU.....	13
3.2 TAXONOMICKÉ ZAŘAZENÍ.....	14
3.3 FIDELITA A FILOPATRIE.....	14
3.3.1 <i>Vývoj věrnosti</i>	17
3.3.2 <i>Ekologické mechanismy</i>	18
3.3.3 <i>Genetické mechanismy</i>	18
4 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ FIDELITU.....	19
4.1 <i>Vliv předchozího hnízdění na fidelitu</i>	19
4.2 <i>Reprodukční úspěšnost a hnízdní fidelita</i>	20
4.3 <i>Prostředí, klima a fidelita</i>	20
4.4 <i>Denzita populace & fidelita</i>	21
4.5 <i>Vliv pohlaví a stáří na fidelitu</i>	22
4.6 <i>Věková odchylka ve fidelitě</i>	23
5 RODIČOVSKÁ PÉČE.....	23
6 MATERIÁL	26
7 METODIKA	26
7.1 STUDOVANÁ OBLAST.....	26
7.2 KLIMATICKÉ PODMÍNKY.....	27
7.3 ČASOVÝ HARMONOGRAM.....	27
7.4 IDENTIFIKACE HNÍZDNÍHO OKRSKU A HNÍZDNÍ DUTINY.....	28
7.4.1 <i>Postup při identifikaci hnízdního okrsku</i>	29
7.5 ODCHYT ADULTŮ.....	30
7.6 KROUŽKOVÁNÍ MLÁĐAT A VÁŽENÍ.....	31
7.7 KROUŽKOVÁNÍ ADULTŮ A VÁŽENÍ.....	32
7.8 FOTOPASTI.....	33
7.9 POROVNÁNÍ NĚKTERÝCH MEZIPOHLAVNÍCH ROZDÍLŮ V MORFOLOGII.....	34
8 STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT	34
8.1 FIDELITA.....	34
8.2 REPRODUKČNÍ ÚSPĚCH.....	34
8.3 HNÍZDNÍ ÚSPĚŠNOST A KONDICE.....	34
8.4 DENNÍ AKTIVITA.....	35
8.5 MORFOLOGIE SAMEC / SAMICE.....	35
9 VÝSLEDKY	36
9.1 HNÍZDNÍ DENZITA.....	36
9.2 FIDELITA/FILOPATRIE.....	37
9.3 REPRODUKČNÍ ÚSPĚŠNOST.....	39
9.4 VLIV TEPLoty NA PRODUKTIVITU.....	40
9.5 VELIKOST SNŮŠKY A KONDICE.....	41
9.6 DENNÍ AKTIVITA.....	43

9.7 POROVNÁNÍ NĚKTERÝCH MEZIPOHLAVNÍCH ROZDÍLŮ V MORFOLOGII	44
10 DISKUZE	45
10.1 POPULAČNÍ HUSTOTA.....	45
10.2 FIDELITA	46
10.3 REPRODUKČNÍ ÚSPĚŠNOST	47
10.4 VLIV TEPLoty NA PRODUKTIVITU	47
10.5 VELIKOST SNŮŠKY A KONDICE	48
10.6 DENNÍ AKTIVITA	49
10.7 POROVNÁNÍ NĚKTERÝCH MEZIPOHLAVNÍCH ROZDÍLŮ V MORFOLOGII	50
11 ZÁVĚR	51
12 LITERATURA	52
12.1 INTERNETOVÉ ZDROJE:	63
13 PŘÍLOHA.....	64

1 Úvod

Diplomová práce je zaměřena na aspekty z hnízdní biologie ptáků, kterými jsou hnízdní věrnost (fidelita, filopatrie) a hnízdní péče. Jedinec navracející se na hnízdní lokalitu předešlých let vykazuje fidelitu, kdežto individuum navracející se na místo narození vykazuje filopatrii (Greenwood 1980; Greenwood & Harvey 1982). Hnízdní fidelita a filopatrie je poměrně velmi dobře prostudovaný jev zejména u ptáků z řádu pěvců, vrubozobých, ale i dravců (Bédard & LaPointe 1984; Haas 1990; Hepp & Kennamer 1992; Blums et al. 2002).

Věrnost rodišti a místu vyvedení potomků je tak široce rozšířená mezi druhy, ať už mezi savci či ptáky, že musí mít zřejmý pozitivní dopad na reprodukční úspěšnost (Greenwood 1980; Haas 1998).

Jedinci, navracející se na totožné lokality určené k zahnízdění, by měli být zvýhodněni oproti jiným. Díky výhodám z toho vyplývajícím by měla být lepší hnízdní úspěšnost. Hnízdní věrnost je či může být ovlivněna některými faktory, z nichž nejvíce diskutovaným faktorem je předchozí reprodukční úspěch. U ptáků je poměrně obvyklá změna hnízdiště při předchozím reprodukčním neúspěchu. Faktorů majících vliv na hnízdní věrnost může být celá řada, např. kondice, klimatické podmínky v dané oblasti nebo věk jedince (Greenwood 1980; Schieck & Hannon 1989; Haas 1998).

Jedním z nejdůležitějších parametrů dynamiky populace ptáků je celkový úspěch hnízdění, který silně závisí na počtu úspěšných hnízdních pokusů a na počtu vyvedených mlád'at (Crick et al. 1993). Ruku v ruce jde s tímto tvrzením i hnízdní péče, jakou rodiče investovali do potomstva. Ta může výrazně kulminovat v závislosti na nedostatečnosti potravních zdrojů, omezeném přístupu k optimálním místům hnízdění, ztrátě snůšky vlivem predace, vnitrospecifických konfliktech nebo nepříznivých klimatických podmínkách během probíhajícího hnízdního období. Dostupnost potravy je dána především jejím množstvím. Pokud ustane přísun potravy pouze na dva či tři dny v rozhodujícím stádiu mlád'at, vývoj může mít silný vliv na hnízdní přežití, na reprodukční úspěch a nakonec i na velikost populace (Newton 1998).

Výzkum diplomové práce se bude zabývat dudkem chocholatým *Upupa epops* (Linnaeus 1758) a dále verifikovat či falzifikovat předem stanovené nulové hypotézy.

2 Hypotézy

V této práci budu zkoumat (1) jaká je míra hnízdní fidelity (věrnost hnízdišti) u sledovaného druhu, a její vliv na reprodukční úspěšnost. (2) Celkovou hnízdní péči v průběhu celého hnízdního období a faktory, které na ni mají vliv. Konkrétní nulové hypotézy jsou formulovány v následujícím textu.

2.1 Míra hnízdní věrnosti u ptáků

Obecně se vyšší míra fidelity u ptáků připisuje samčímu pohlaví až na nějaké výjimky, jako je u čeledi Anatidae, kdy vyšší míru fidelity projevují převážně samice (Gauthier 1990; Nichols 2002; Guillemain 2009). Předpokladem tedy je, že vyšší návratnost na hnízdiště se bude projevovat právě u samců než u samic. Dalším předpokladem je vliv fidelity na investici do reprodukce (počet mlád'at), kdy vyšší reprodukce by měla být u adultů, kteří již v oblasti dříve zahnízdili. Získají tak nespornou výhodu ve znalosti prostředí, potravních zdrojů a nabídky hnízdních dutin. Naproti tomu, právě vyšší předchozí investice do reprodukce může naopak snížit pravděpodobnost návratu v následujícím roce (Greenwood & Harvey 1982; Owen & Black 1990).

Pro zjištění míry věrnosti a hnízdní péče budou testovány tyto hypotézy:

Fidelita

H₀: obě pohlaví vykazují stejnou fidelitu

H₁: samci vykazují vyšší fidelitu než samice

Hnízdní úspěšnost a teplota

H₀: teplota nemá vliv na reprodukční úspěch

H₁: existuje pozitivní vliv teploty na reprodukční úspěch

Hnízdní úspěšnost a kondice

H₀: kondice samice nemá vliv na reprodukční úspěch

H₁: existuje pozitivní vliv kondice samice na reprodukční úspěch

Rodičovská péče

H₀: intenzita krmení mlád'at je stejná během celého dne

H₁: intenzita krmení mlád'at je nejvyšší v době nejvyšší intenzity hmyzu, tj. kolísá během dne

3 Literární přehled/rešerše

3.1 Popis a rozšíření studovaného druhu

Dudek chocholatý obývá polootevřené, suché a slunné oblasti jižní až střední Evropy, severozápadní Afriky a střední Asie (Glutz von Blotzheim & Bauer 1966; Cramp 1985; Fry et al. 1988; Křištofík et al. 2012). Ve střední Evropě se typické hnízdní prostředí dudka chocholatého často skládá z dosud tradičně obdělávaných ploch (Fournier & Arlettaz, 2001). Může ale i obývat zemědělské půdy nebo chovné obory, za předpokladu, že jsou k dispozici nezbytné zdroje, jako je dostatek vhodné potravy a hnízdních dutin (Hudec et al. 1983; Ioset 2007; Barbaro et al. 2008; Křištofík et al. 2012). Preferuje pastviny s nízkou vegetací, místy s holými ploškami, dále se vyskytuje v sadech i vinohradech (Schmid et al. 1998; Křištín 2001; Barbaro et al. 2008; Svensson et al. 2012). Hlavním potravou jsou velcí bezobratlí, především z řad koprofágního hmyzu, kteří jsou zachyceni v průběhu prozkoumávání půdy dlouhým zobákem (Hanzák et al. 1974; Fournier & Arlettaz 2001; Schaad 2002; Oehlschlaeger & Ryslavy 2002; Maumary 2007). Poměry jednotlivých složek potravy jsou velice variabilní a jsou ovlivněny podmínkami prostředí (Fournier & Arlettaz 2001; Arlettaz et al. 2010). Koprofágní hmyz se v ČR hojně vyskytuje v oborách se zvěří. Nejvyšší koncentraci dudků v ČR tedy nalezneme právě v těchto oblastech (Hanzák et al., 1974). Zástupci tohoto druhu nejčastěji preferují přirozené sekundární dutiny, ale vzácně hnízdí i pod kořeny stromů, polomů, ve hnízdních boxech a v hromadách kamenů (Arlettaz et al. 2000; Martín-Vivaldi et al. 2006; Arlettaz et al. 2010). Dudci často vyvádí 2 až 3 mladé ročně (Schaub 2009; Arlettaz et al. 2010). Při včasném zasednutí na první snůšku mohou zahnízdit i podruhé. Právě čas snesení první snůšky je rozhodující faktor určující možnost druhé snůšky (Geoffrey & DeSante 1990, Verboven et al. 2001, Brinkhof et al. 2002, Parejo & Danchin 2006, Husby et al. 2009).

Tito ptáci byli až do 50 let široce rozšířeni ve střední Evropě, včetně České republiky (Hudec et al. 1983; Fournier & Arlettaz 2001; Maumary 2007), ale od té doby má početnost většiny populací klesající trend (Bauer & Berthold, 1997). Proto je tento druh v České republice považován za ohrožený - EN (Hudec et al. 1983; Šťastný & Bejček 2003; Šťastný et al. 2006; viz. příloha obr. 1).

3.2 Taxonomické zařazení

Sledovaný druh je řazen do řádu Upupiformes, který obsahuje 3 čeledě Upupidae, Phoeniculidae a Rhinopomastidae (del Hoyo et al. 2014; Mistry 2015). Dudek chocholatý je řazen do samostatné čeledi Upupidae (viz. příloha obr. 2.) která obsahuje dalších 8 subspécií neboli poddruhů (Ericson 2008).

3.3 Fidelita a filopatrie

Silná věrnost hnízdišti byla zdokumentována u mnoha ptačích druhů (Greenwood 1980). V široké škále ptačích taxonů jsou pozorovány vyšší míry návratnosti nebo kratší rozptýlené vzdálenosti u jedinců, kteří se úspěšně vylíhli nebo vylétli (Delius 1965; Harvey et al. 1979; Newton & Marquiss 1982; Oring & Oring & Lank 1982; Dow & Fredga 1983; Grotto et al. 1985). Přestože ne všichni tento model potvrdili (Austin 1949; Bédard & LaPointe 1984). Pokud nejsou označení ptáci identifikováni na studijní ploše, nevíme, zda se rozptýlili nebo zemřeli. Někteří autoři přisuzovali nízkou míru návratnosti označených ptáků mortalitě (Askenmo 1979; Harvey et al. 1985, Johnson & Marzluff 1990), zatímco jiní ji přisuzovali rozptýlení (Hogstedt 1981).

Interspecifická a intraspecifická variace ve věrnosti hnízdišti a rodišti je vysoce různorodá u druhů a dokonce i u populací v komplexu druhu. Některé variace vycházejí z dostupnosti a kvality hnízdních lokalit z roku na rok, úspěšných pokusů o hnízdění v minulých letech (Harvey et al. 1979; Grotto et al. 1985; Drilling & Thompson 1988; Pärt & Gustafsson 1989; Zimmerman & Finck 1989; Haas 1990; Payne & Payne 1993; Murphy 1996; Bollinger & Gavin 1989) a možná také z umístění vhodných hnízdních lokalit (Baeyens 1981; Newton & Marquiss 1982; Martín-Vivaldi et al. 1999; Arlettaz et al. 2000; Fournier & Arlettaz 2001). Věrnost místu může být vhodná kvůli znalosti místních zdrojů a dravců (Greenwood, 1980; Pärt 1991), zatímco hledání nového místa může jedince stát více energie, a také může být zvýšené riziko predace (Yoder et al. 2004). U ptáků se věrnost nemusí vztahovat pouze na místa narození či hnízdění, ale může se vztahovat i na místa

zimování (wintering site fidelity) a zastávky při migraci (stopover site fidelity), (Vardanis et al. 2011; López-López et al. 2014b; Senner 2014). Migranti mohou také vykazovat konzistentní roční načasování, jako je například častá opakovatelnost času příletu v jarním období, zvláště pokud je věrnost místu vysoká (Vardanis et al. 2011; Conklin et al. 2013; Bauer et al. 2016).

Věrnost lokalitě či návrat na lokalitu se nazývá fidelita. Jestliže se adultní jedinci navracejí na lokalitu hnízdění z předchozích let, jedná se o hnízdní fidelitu (breeding/site fidelity); viz. příloha tab. 1. (Switzer 1992). Mladí jedinci, kteří se po úspěšném přezimování navracejí do svých rodných lokalit za účelem hnízdění, projevují tzv. filopatii (natal philopatry), (Berthold 2001; Newton & Brockie 2008). Ačkoli je velké množství druhů filopatrických, pouze určitá část jedinců je věrná jedné lokalitě. Většinou dochází k rozptylu zbytku populace. Rozptyl může být buď vynucený nebo dobrovolný, ekologicky určený nebo vrozený (Howard 1960; Greenwood, 1980). Protipólem fidelity je tedy tzv. disperze neboli rozptyl, který hraje jednu z hlavních rolí, jak při regulaci populace, tak i v prostorovém rozmístění (Lidicker 1975). Tyto aspekty mohou mít podstatný vliv na genetickou strukturu populace a jsou předpokladem pro tok genů v rámci druhu (Greenwood 1980).

Greenwood (1980) rozlišuje dva typy disperze:

Juvenilní rozptyl – „natal dispersal“ – individuální pohyb juvenila (mláďáte) z místa narození na lokalitu prvního zahnízdění

Hnízdní rozptyl - „breeding dispersal“ – individuální pohyb adulta (dospělce) mezi hnízdištěm v jedné sezoně a hnízdištěm v sezoně následující

Hnízdní a juvenilní rozptyl patří mezi důležité vlastnosti volně žijících populací. Často ovlivňuje dynamiku velikosti populace i její populační věkovou strukturu (Greenwood & Harvey 1982; Włodarczyk R. et al. 2013), stejně tak může usnadnit kolonizaci nových vhodných lokalit (Johnson & Gaines 1999). Disperzní chování u ptáků je typické velkou mezidruhovou a meziindividuální různorodostí. Dle Paradis et al. (1998) vykazují stěhovavé druhy ptáků vyšší míru rozptýlení než druhy rezidentní. Rozptyl jedinců pozitivně koreluje s rozsahem jejich území (Bowman 2003) a věkem, jelikož juvenilní ptáci mají tendenci se rozptýlit na delších vzdálenostech nežli adultní (Baker 1978; Clarke et al. 1997, Newton 2001; Newton 2008; Włodarczyk R. et al. 2013). Značné rozdíly v rozptylu jsou patrné i mezi pohlavími (Chernetsov et al. 2006, Clarke et al. 1997), kde je signifikantně vyšší míra rozptylu u samčího pohlaví (Greenwood et al. 1978; Baker 1978). Jak uvádí Newton (2003), fidelita a disperze nepůsobí pouze na úrovni jedince, ale i celé populace, jelikož oba termíny určitým způsobem ovlivňují genetický tok i genetickou strukturu populace a v neposlední řadě expanzi či kolonizační schopnosti daného druhu. Význam těchto pojmů lze však těžko specifikovat, jelikož žádné přesné rozdělení mezi těmito pojmy není, neboť vzdálenosti přesunů mezi lokalitami se liší kontinuálně (Forero et al. 1999; Newton & Brockie 2008).

Pro ptáky velmi často charakteristické fidelitní chování má své zřejmé výhody (Harvey et al. 1979; Greenwood 1980; Rowley 1983). Jednou z nejdiskutovanějších je znalost podmínek v daném prostředí a adaptace na něj (Greenwood, 1980; Pärt 1991). Takto znalí jedinci jsou zvýhodněni v kompetici o hnízdní lokality či potravní zdroje (Grotto et al. 1985; Drilling & Thompson 1988; Pärt & Gustafsson 1989; Zimmerman & Finck 1989; Payne & Payne 1993; Fournier & Arlettaz 2001) Velmi důležitým faktorem, který ovlivňuje přírodní výběr, je adaptace na lokalitu (Newton & Marquiss 1982; Pärt 1991). Ta se většinou projevuje při dlouhodobém setrvání na lokalitě v rámci mnoha generací. Jak uvádí Newton (2008), znalost lokality a adaptace na ní může být jednou z hlavních selekčních sil podmiňujících výskyt fidelity u ptáků. Fidelita též pomáhá udržovat sociální vazby s jedinci

totožného druhu. Například u mořských kachen, kdy se páry po naklazení snůšky rozdělí a k opětovnému setkání dojde až na zimovišti (Robertson & Cooke 1999).

U většiny druhů ptáků jsou to převážně samci, kteří vykazují silnou vazbu k lokalitě, kde obhajují teritorium a lákají samice (Lack 1968). Opačný případ najdeme ve studii Rohwer & Anderson (1988), kdy vyšší míru fidelity projevují samice vrubozobých.

Měření fidelity má význam pouze v kontextu s určitou oblastí, do které se jedinec vrací. Tato lokalita může být stanovena různě – jako konkrétní hnízdní dutina i jako regionální oblast. Je dáno, že čím větší je studovaná oblast, tím vyšší míru fidelity lze očekávat, což často činí obtíže při porovnávání jednotlivých studií. Ty se mnohdy velmi liší v měřítku, ve kterém byla fidelita klasifikována (oblasti menší než 1 km² až oblasti větší než 100 km²), (např.: Robertson & Cooke 1999).

Pro měření fidelity se používají tzv. „return rates“ (míry návratnosti). Jedná se o podíl počtu značených jedinců přítomných v oblasti jeden rok, kteří jsou na totožné lokalitě identifikováni i rok následující. „Return rate“ je ovšem složena z dílčích pravděpodobností, že jedinec:

(1) vrátí se do studované oblasti – „homing rate“

(2) přežije do následující sezóny – „survival rate“

(3) je chycen – „recapture rate“

(4) je spatřen - „resighting rate“ (White & Burnham 1999)

Autentickým ukazatelem míry fidelity je pak „homing rate“, jelikož jde o „return rate“ upravenou pro meziroční přežívání.

3.3.1 Vývoj věrnosti

Vývoj fidelity neboli fidelitního chování je jedním z široce rozšířených aspektů v biologii ptáků, jelikož stanovení věrnosti je poměrně oblíbené téma. Na toto téma bylo navrženo a diskutováno mnoho hypotéz a domněnek. Dle Weatherhead & Forbes (1994) je věrnost rozčleněna do dvou hlavních kategorií. První hypotéza předpokládá vliv ekologických mechanismů, druhá naopak vliv mechanismů genetických.

3.3.2 Ekologické mechanismy

Většina domněnek týkajících se hlavního vlivu ekologických faktorů na fidelitu se víceméně shoduje na totožném tvrzení, které uvádí Robertson & Cooke (1999). Tedy že jedinci, kteří projevují vyšší fidelitu, mají vyšší reprodukční úspěšnost než ti, u kterých převládá disperze. Mezi nejznámější a nejuznávanější hypotézu patří tzv. „local knowledge“ (Newton & Brockie 2008). Hypotéza vycházející ze znalosti prostředí neboli „local knowledge“ předpokládá, že jedinci navracející se do stejných lokalit pozitivně těží ze znalostí získaných předchozím pobytem (Greenwood 1980; Pärt 1991; Newton & Brockie 2008). Znalost prostředí má své zřejmé výhody. Jedinci jsou zvýhodněni v kompetici o potravní zdroje a jejich snadnější získávání. Dále jsou schopni efektivněji bránit teritorium proti konkurenčním samcům. Významným ekologickým mechanismem není pouze znalost hnízdního okrsku, ale u daleko migrujících ptáků i znalost migračních cest, stejně tak i nezbytných zastávek během migrace (stopover site fidelity), (Vardanis et al. 2011; López-López 2014b; Senner et al. 2014). Nezbytná je také znalost zimoviště. Jak uvádí Ankney & MacInnes (1978), potravní podmínky na zimovištích mohou ovlivnit reprodukční úspěšnost v probíhající hnízdní sezóně.

3.3.3 Genetické mechanismy

Genetické mechanismy umožňují mimo jiné spáření jedinců stejného druhu. Jak uvádí Greenwood et al. (1978), fidelita umožňuje jedincům spářit se s partnery stejného druhu, se kterými částečně sdílí jistou úroveň genetické příbuznosti. Tento způsob páření může mít však své nevýhody. Jedinci pářící se touto metodou mohou trpět tzv. inbrední depresí (inbreeding), jež má za následek pokles produkce a životaschopnosti následného potomstva. Avšak tímto mohou trpět také potomci, které zplodí geneticky velmi odlišní jedinci (outbreeding). Jak je zřejmé, teoreticky by měla optimální rovnováha mezi inbreedingem a outbreedingem poskytnout dostatečné promísení genů (Greenwood & Harvey 1976; Greenwood et al. 1978; Koenig & Pitelka 1979). Jak uvádí Newton & Brockie (2008), této rovnováhy bude dosaženo díky vlivu disperzní vzdálenosti. Newton & Brockie

(2008) se dále domnívají, že nelze s určitostí říci, že by genetické či ekologické mechanismy daly vzniknout fidelitě jako takové.

4 Faktory ovlivňující fidelitu

4.1 Vliv předchozího hnízdění na fidelitu

Jak uvádí Hepp & Kennamer (1992), hnízdní fidelita (návrat na hnízdíště) je velmi důležitým a široce rozšířeným aspektem mezi ptáky, z něhož plyne mnoho souvisejících výhod.

Jedná se nejpravděpodobněji o jeden z hlavních a nejvýznamnějších faktorů z celého spektra činitelů, které mohou věrnost, konkrétně fidelitu pozitivně či negativně ovlivnit (Hinde 1956; Haas 1998; Doligez et al. 1999; Travis & Dytham 1999; Pasinelli et al. 2007; Schaub & Hirschheydt 2009). Je známo, že jedinci, kteří úspěšně vyvedli svá mláďata v předchozích letech, mají vyšší míru návratnosti, nežli ti, u kterých bylo hnízdění neúspěšné. Hnízdní neúspěch byl zpravidla způsoben špatnými klimatickými podmínkami, zhoršenými potravními podmínkami, predací vajec či mláďat nebo opuštěním snůšky. Jak uvádí Greenwood & Harvey (1982), větší míru opuštění lokality po neúspěšném zahnízdění projevovali samice nežli samci, kteří i přes to projevovali větší věrnost předešlým lokalitám. S tímto tvrzením se ztotožňují i Dow & Fredga (1983), Harvey et al. (1979) a Arlettaz (2012).

Jako příklad můžeme uvést studii kachničky karolínské (*Aix sponsa*) na lokalitě Savannah River v Jižní Karolíně, kde 47,2 % samic, které zahnízdily úspěšně, se vrátilo v následující sezóně na stejné hnízdo, zatímco u neúspěšných samic se vrátilo na stejné místo pouze 10,8% (Hepp & Kennamer 1992).

4.2 Reprodukční úspěšnost a hnízdní fidelita

Obecným předpokladem je, že fidelita v jednom roce zvyšuje reprodukční úspěšnost v roce následujícím (Greenwood & Harvey, 1982). Bensch & Hasselquist (1991) se domnívají, že adaptivní význam věrnosti hnízdní lokalitě spočívá zejména v možnosti využití kvalitních teritorií známých ptákům z předchozích let. Ptáci, kteří v následujícím roce přiletí dříve, obsazují kvalitnější teritoria. Načasování přiletu a zahnízdění je tedy důležitý parametr, který ovlivňuje reprodukční úspěšnost. Jak uvádí Owen & Black (1990), samice, které zahnízdí dříve, mají větší snůšky s více mlád'aty nežli ty, které zahnízdí později. Dřívější přilet na lokalitu zvyšuje šanci na více snůšek za danou sezonu nebo možnost náhradní snůšky v případě neúspěchu té předchozí (Hepp & Kennamer 1987).

Reprodukční úspěšnost je vyjádřena pomocí jednotlivých reprodukčních parametrů, jako je datum snesení prvního vejce, počet vajec ve snůšce či počet vyvedených mlád'at (Kear 2005).

Jak uvádí Greenwood (1980) a Pärt (1991), hlavními důvody většího reprodukčního úspěchu u fidelitních jedinců jsou znalost lokality spojená s redukcí času při hledání místa k zahnízdění nebo lukrativnější využívání místních potravních zdrojů. Zatímco hledání nového místa je může stát více energie, navíc zde může být i zvýšené riziko predace (Yoder et al. 2004). S tímto výrokem korespondují i studie Greenwood & Harvey (1982).

Jak uvádí Sowl (1955), fidelita dutinově hnízdicích druhů je obdobná druhům hnízdicím v porostech či na zemi. Pro studie tohoto vztahu jsou proto výhodné zejména dutinově hnízdicí druhy, jako je právě dudek chocholatý.

4.3 Prostředí, klima a fidelita

Na rozhodnutí jedince vrátit se na stejnou lokalitu nebo hnízdo se podílí mnoho faktorů, nejvýznamnější z nich je pravděpodobně předchozí hnízdní úspěšnost. Mimo hnízdní úspěšnosti mají vliv na fidelitu také další významné faktory, jako je velikost populace, predace, klimatické podmínky, kvalita habitatu a činnost člověka. U většiny těchto faktorů nelze uvažovat pouze o působení jednoho z nich,

nýbrž je nutné brát v potaz všechny činitele, které mohou fidelitu ovlivnit (Hinde 1956).

Antropogenní působení v hnízdní lokalitě, jako jsou např. těžařské práce v době vegetačního klidu, zapříčiňuje větší pravděpodobnost, že se jedinci na danou lokalitu již víckrát nevrátí. Jelikož je dudek chocholatý velmi náchylný na rušení v období hnízdění, je též velká pravděpodobnost reprodukčního neúspěchu (Haas 1998)

Významným faktorem, který je v kontextu s reprodukční úspěšností, jsou klimatické podmínky, které do jisté míry mohou fidelitu též ovlivnit. Při dlouhotrvajícím nepříznivém klimatu během hnízdní sezony je neúspěch snůšky či hnízdění pravděpodobný, jedinec tak může v nadcházející hnízdní sezoně vyhledat místo jiné (Glutz von Blotzheim & Bauer 1980; Cramp 1985; Rehsteiner 1996).

Jak ve své studii uvádí Arlettaz et al., (2010), nepříznivé počasí, zejména v období líhnutí mláďat, ovlivnilo jejich mortalitu. Na druhou stranu teplé, slunečné a suché počasí před líhnutím a během poslední hnízdní fáze výrazně navýšilo pravděpodobnost dobré hnízdní úspěšnosti. Dále bylo prokázáno, že za dobrých klimatických podmínek se podíl rodiči přinášené kořisti (biomasy krtonožek) výrazně navýšil. Naopak při převládajícím deštivém počasí se množství ulovené kořisti výrazně snížilo. Můžeme se tedy domnívat, že lovecká strategie dudků spočívající výhradně ve sběru potravy na zemi je činí zranitelnějšími v obdobích velmi nepříznivého počasí, především pak v porovnání s nepozemním hmyzožravým ptactvem, které bylo předmětem většiny předchozích studií o vlivu počasí na reprodukci u hmyzožravých ptáků (Pellantova 1981; Veistola et al. 1997; Radford et al. 2001; Arlettaz et al. 2010).

4.4 Denzita populace & fidelita

Při zvýšení denzity druhu na lokalitě nad určitou míru pravděpodobně dojde ke kompetici o potravní zdroje i o partnery. U dutinově hnízdících druhů může vyšší hustota jedinců v oblasti znamenat i větší kompetici o hnízdní dutiny (Dow & Fredga 1983). Právě populační hustota má vliv jak na juvenilní, tak i na hnízdní rozptyl. Druhy, které mají větší a početnější populace, mají tento rozptyl znatelně menší (Paradis et al. 1998). Toto tvrzení bylo prokázáno u čápa bílého *Ciconia*

ciconia (Itonaga et al. 2011). Hlavním činitelem, který ovlivňuje rozptyl samců, je početnost samic na daném území. Úspěšné nalákání samice a spáření se s ní je pro samce prioritou číslo jedna. Za tímto účelem obhajuje co možná nejprestižnější teritoria, která navyšují šanci na úspěšné spáření. V případě nízké denzity samic v oblasti se navyšuje pravděpodobnost disperze samců do míst s vyšší mírou hustoty samic (Steifetten & Dale 2011).

Na rozdíl od předešlé populační hustoty má opačný efekt na rozhodnutí k rozptylu nebo věrnosti velikost populace. Velikost populace je množství jedinců na určité lokalitě, zatímco hustota populace je množství jedinců na lokalitě vztahované na jednotku plochy. U druhů, které mají menší juvenilní a hnízdní rozptyl, nemusí při vysoké abundanci populace docházet k narušení rovnováhy mezi počtem jedinců a jejich životními nároky (potrava, dostupnost hnízdišť, partner, atd.) tak, jak k tomu dochází při vysokých populačních hustotách. Tedy v případě velkého počtu jedinců v populaci, kteří mají přístup k dostupným zdrojům (hnízdiště, potravní zdroj, atd.), lze očekávat, že jedinci budou projevovat menší míru rozptylu po okolí, a naopak u nich bude převažovat snaha být těmito kvalitním lokalitám věrní (Paradis et al. 1998).

4.5 Vliv pohlaví a stáří na fidelitu

Nepřeborné množství studií dokazuje, že u ptáků projevují vyšší míru fidelity samci nežli samice, a to jak v případě hnízdní fidelity, tak i filopatrie. Z toho vyplývá, že fidelita a disperze je téměř vždy ovlivněna pohlavím daného jedince (Williams & Rodwell 1992). Jak uvádí Greenwood (1980), tento jev se vyskytuje u širokého spektra druhů.

S tímto výrokem se shodují i práce Harvey et al. (1984); Drilling & Thompson (1988) a Pärt & Gustafsson (1989). Samci mají vyšší věrnost hnízdišti, protože opuštěním dosavadního hnízdiště podstupují riziko, že nenajdou vhodné nové místo. Naproti tomu samice naleznou hnízdiště „vždy“, jelikož se mohou spářit s již spárovaným samcem. Tím se však samice vystavuje riziku nižší rodičovské péče ze strany samce (Greenwood 1980).

Pohlavně ovlivněná fidelita znamená, že jedno pohlaví má tendenci setrvat ve svém rodišti po delší dobu než to druhé pohlaví, či má tendenci se do dané lokality vracet s větší pravděpodobností. Jedinci, kteří projevují disperzi, mají tendenci dispergovat dále a s větší pravděpodobností než jedinci opačného pohlaví (Greenwood 1980).

Aspektem fidelity se zabývalo mnoho studií, jako např. Dobson (1982), jehož studie pojednává o vnitropohlavní kompetici mezi partnery. Dále je to konflikt mezi rodiči a potomky (Waser & Jones 1983), redukce inbreedingu (Bengtsson 1978). Avšak nejvíce interpretovanou hypotézou pojednávající o vztahu pohlaví k fidelitě je teorie Greenwooda (1980).

4.6 Věková odchylka ve fidelitě

Jak uvádí Newton (2003), jedinci urazí mnohonásobně větší vzdálenost mezi místem narození a místem prvního zahníždění než mezi hnízdními lokalitami v jednotlivých letech. Jak tedy vyplývá z tohoto tvrzení, starší jedinci mají větší vazbu na danou lokalitu. Důvodem, proč mladí jedinci vykazují nižší míru fidelity, může být skutečnost, že jsou v porovnání se staršími ptáky znevýhodněni, zejména co se týká znalostí o dané lokalitě a zkušeností s ní. Fidelita má tedy tendenci vzrůstat spolu s věkem jedince, jak uvádí například Newton & Marquiss (1982) při studii fidelity krahujce obecného (*Accipiter nisus*). Starší jedinci měli sklon více setrvávat v dané lokalitě než mladí ptáci.

5 Rodičovská péče

Reprodukční biologie ptáků je v několika ohledech jedinečná, včetně rodičovské péče. Péče obou rodičů je normou u ptáků; nalezneme ji u více než 90% živých druhů (Kendeigh 1952).

Způsoby rodičovské péče dudka chocholatého (*Upupa epops*) jsou víceméně shodné s ostatními druhy, které se nacházejí v řádu Coraciiformes. Vejce inkubuje pouze samice. Mláďata se líhnou asynchronně zhruba po 16 dnech inkubace

(Bussmann 1950; Cramp 1985; Gupta & Ahmad 1993; Baldi & Sorace 1996). Mlád'ata, která se narodila dříve než jejich sourozenci, mají vyšší postavení v hierarchii, která je nastavena velikostí. Často připravují mladší sourozence o potravu, a ti mohou v důsledku toho uhynout. Dalším faktorem, kterým mohou zapříčinit starší sourozenci smrt svých mladších sourozenců, je předčasné opuštění dutiny. Adultní ptáci pak mohou krmit pouze již vylétlá mlád'ata a nedorostlá jsou zavržena a uhynou (Bussmann 1950; Kubik 1960; Baldi & Sorace, 1996; Martín-Vivaldi et al., 1999c). Samice mohou opustit hnízdo, ještě než mlád'ata vyletí, a to za účelem druhé snůšky, kterou často mají s jiným partnerem. Druhá snůška je umístěna vždy v odlišné hnízdní dutině nežli ta předchozí (Botsch et al. 2012; Hoffmann 2015).

Rozmnožovací systém u dudků je, jako u většiny ptáků, monogamní (Cramp 1985). Jsou však známy případy, kdy se systém stal flexibilním. To potvrzuje Skead (1950), který zaznamenal, že dudci, spíše ve výjimečných případech, mohou utvářet tria. V těchto případech jsou složena z dvou samců a jedné samice. Grüll et al. (2007) v Rakousku identifikoval polygynii (mnohoženství) u jednoho samce a dvou samic. Ve Španělsku se objevil také případ polyandrie (mnohomužství) a polygynandrie (dva nebo více samců pářící se se dvěma či více samicemi), (Martín-Vivaldi et al. 2002).

Studie, které jsou založeny na objasňování genetického otcovství u dudků, prokázali existenci „extra-pair“ otcovství (mimopárové). Tyto studie byly prováděny a vyhodnoceny pomocí DNA testů. Příkladem je studie v Grenadě, kde byla zjištěna mimopárová paternita u 10 % analyzovaných mlád'at (Martín - Vivaldi et al. 2002). U populace ve Švýcarsku byla zjištěna mimopárová paternita u 4 % juv. z celkového počtu (Berthier et al. 2012). Další identická studie, jejímž cílem bylo odhalit mimopárové otcovství u dudků v Asii, ukázala extra-pair paternitu v 5 % případech (Gupta & Ahmad 1993).

Tělesná kondice může výrazně ovlivnit sociální postavení, teritoriální chování i reprodukční úspěšnost jedince (Wilson 1976, Ankney & MacInnes 1978). Kondiční studie byly vypracovány na široké škále ptačích druhů. Nejčastěji jsou ve studiích tohoto typu zastoupeny řády: hrabaví (Galliformes) a vrubozobí (Anseriformes), (Stejskalová 2001).

Tělesná hmotnost poskytuje snadno získatelnou hodnotu ke změření kondice. Hmotnost jedince však úzce souvisí s jeho velikostí, a ta může kondici zvířete zásadně ovlivnit. V ideálním případě mohou být jako kondiční indexy použity residuály z regrese hmotnosti a libovolného snadno měřitelného tělesného rozměru (Hochachka & Smith 1991, Cichon' 1997, Marilä & Svensson 1997). Vlivem kondice hnízdících ptáků na reprodukční úspěch se zabývali Boersma & Ryder (1983). Konkrétně na studii racka delawarského (*Larus delawarensis*). Autoři Bailey (1979), Winker (1995), Yong & Moore (1997), Swanson et al. (1999), Senar & Burton (1992) se shodli, že pro výpočet tělesné kondice nejlépe fungují residuály z regrese velikosti křídla a hmotnosti.

Inkubace je zásadní součástí rozmnožování a rodičovské péče u ptáků. Údržba teploty v úzkém rozsahu je nezbytná pro vývoj embrya a vylíhnutí mlád'at. Vystavení vysokým i nízkým teplotám může být pro embrya smrtící. Přestože je všeobecně známo, že teplota je důležitá pro úspěch při líhnutí, je málo známo, jak teplota ovlivňuje mlád'ata v dalším průběhu růstu (Goth 2007).

Donedávna byl výzkum u ptáků primárně omezen na populace vodních ptáků, konkrétně jaký má vliv teplota na reprodukční úspěch (Hepp & Kennamer 2006; Hepp et al. 2012). Taková pozorování naznačují, že inkubační teplota je důležitý faktor, který může představovat selektivní sílu, která je zásadní pro formování reprodukční ekologie ptáků (Hopkins et al. 2013). Jak uvádí Hanssen et al. (2005) a de Heij et al. (2006), prodloužená inkubační doba je spjata s přežíváním dospělých a budoucím reprodukčním úspěchem. Nicméně setrvání delší dobu na hnízdě zvyšuje šance na správný vývoj embrya a snižuje inkubační dobu, čímž snižuje i riziko hnízdní predace (Monaghan et al. 2002; Neuchterlein & Buitron 2002; Martin et al. 2007). Rodiče se převážně snaží nastolit optimální inkubační prostředí, ale různorodost vnitřních faktorů (např. kondice) a/nebo vnějších faktorů (např. predace, počasí), může omezit schopnost rodiče dosáhnout takového optima (Hopkins et al. 2013).

6 Materiál

Diplomová práce byla vypracována na základě materiálu získaného v České republice, konkrétně v Bulharské a Klentnické oboře. Hlavní metodou „capture-mark-recapture“ bylo chyceno a identifikováno 978 jedinců. Sběr dat probíhal mezi lety 2005 až 2018. (viz. příloha, Tab. 2).

7 Metodika

7.1 Studovaná oblast

Lokalita, ve které výzkum probíhá, se nachází v blízkosti Pavlovských vrchů v CHKO Pálava (48.8230625 N, 16.7061192 E; viz. příloha obr. 3.). Ze zoogeografického hlediska spadá daná oblast do provincie panonské, podprovincie severopanonské, regionu mikulovského (Culek 1996). Sběr dat probíhal v Milovickém lese, konkrétně v Klentnické (viz. příloha obr. 4.) a Bulharské oboře. (viz. příloha obr. 5.). Celá studovaná plocha činí rozlohou okolo 1700 ha. Jedná se o mírně zvlněný terén, který je tvořen zejména pastvinami a zalesněnými údolími. Území se nachází v nadmořské výšce 200 – 327 m. n. m..

Stromové porosty zaujímají přibližně 89 % celkové plochy, zbylých 11 % připadá na nezalesněnou plochu (Neuhäuslová et al. 1998). Lesní porosty jsou významně ovlivněny přítomností zvěře, která je v dané oblasti ve vyšší míře, jelikož jsou zde stále aktivní obory. Účelovým obhospodařováním vznikají specifické typy ploch, jako jsou trvalé okusové plochy a oborně-pastevní lesy s plodonosnými dřevinami (jírovec maďal, jabloň domácí). V celé chráněné krajinné oblasti nenalezneme porosty, které byly ponechány samovolnému vývoji (Mackovčín et al. 2007). Díky tomuto fenoménu se ve zdejší krajině vytvořil zcela jedinečný ekosystém, který velmi dobře koresponduje s potřebami dudka

chocholatého. Díky vhodnému managementu se ve zdejších lesích vytvořily ideální podmínky pro znovuoobruštění původní pařeziny, jež po určitém čase vytváří vhodné přízemní dutiny, které se každoročně vlivem růstu stromu mění. Uvnitř dutin dochází k tlení dřeva a díky tomu i k jejímu rozšiřování, které zejména dudci vyhledávají a dávají jim přednost před ostatními dutinami v okolí.

Panonské teplomilné doubravy na spraši mají největší a nejvýznamnější procento zastoupení v Milovickém lese (L6.2. dle Chytrý et al. 2001, 2010). Dále v oblasti nalezneme perialpidské bazifilní teplomilné doubravy (L6.1. dle Chytrý et al. 2010) a panonské dubohabřiny (L3.4. dle Chytrý et al. 2010).

Výše zmíněná fytoocenologická charakteristika biotopu je pro *Upupa epops* ideálním biotopem v ČR, jak nabídkou potravních zdrojů, tak i možnostmi k zahnízdění (viz. příloha obr. 6.).

7.2 Klimatické podmínky

Podle ročního úhrnu srážek patří oblast CHKO Pálava ke kontinentálnímu typu podnebí s maximem srážek v červenci a s minimem v lednu (Kadlíková 2005). Měsíční úhrny srážek jsou v této oblasti typické svou širokou variabilitou. Mohou zde nastat jak velmi suchá období, tak i poměrně značné úhrny srážek. Studovaná oblast leží také v tzv. srážkovém stínu, který je dán vlivem Pálavských vrchů.

Z meteorologické stanice Nemčičky (N 48°55'35.9", E 16°49'00.8") byly vypočítány průměrné denní teploty za období (duben a květen), v letech 2008 až 2018. Tyto měsíce byly zvoleny záměrně, jelikož nejvíce ovlivňují inkubaci vajec a vývoj mlád'at v hnízdní sezóně. Data byla dále zpracována v testu za účelem zjištění vlivu teploty na reprodukční úspěch.

7.3 Časový harmonogram

Terénní výzkum probíhal mezi lety 2005 až 2018, a to dvakrát do roka, v hnízdní sezóně (duben-srpen). Výzkum započal líhnutím mlád'at, které bylo sledováno za pomoci fotopastí (rok 2015), které byly umístěny před vletový otvor

ve vzdálenosti cca 1 m. Odchyt a kroužkování jedinců, jak adultů tak mlád'at, probíhalo v poslední dekádě hnízdního cyklu, tzn. od 25. května do 7. června. Ta se každým rokem v určitých parametrech může lišit (deštivé jaro, pozdní přilet, dlouhá zima, atd.), proto je důležité brát v potaz i tyto faktory, které mohou hnízdní sezónu urychlit, či naopak spozdit. Terénní práce začínají brzy z rána, obvykle od 5 hodiny ranní, kdy započne ptačí aktivita. V dopoledních hodinách je frekvence krmících ptáků nejvyšší, v poledních a odpoledních hodinách (11:00–17:00) následuje mírnější pokles. Ve večerních hodinách (17:00 – 21:00) je útlum ve frekvenci velmi značný na rozdíl od ranních hodin. Terénní činnost končí při západu slunce. Poté následuje odjezd z lokality, shrnutí a vyhodnocení získaných údajů.

7.4 Identifikace hnízdního okrsku a hnízdní dutiny

V prvním roce terénních prací (duben 2005) byli zjišťováni pouze volající jedinci, respektive i okrsky, které obhajovali. Identifikace probíhala v brzkých ranních hodinách, kdy samci nejvíce obhajují svá teritoria. Adultní ptáci byli chyceni za pomoci nárazových sítí s využitím nahrávky jako vábničky. Od roku 2006 (včetně) byla lokalita navštěvována už jen v hlavní hnízdní sezoně (květen–červenec).

Vizuální pozorování okolního terénu a především pohybu dudků po něm je první fází každoročního výzkumu. Za tímto účelem jsou používány maskovací obleky, které významně přispívají k nenápadnosti v terénu. V místech s pravděpodobným nebo již známým hnízdním okrskem probíhá sledování zrakem či s využitím binokulárního dalekohledu 10x42 HD značky Meopta, nejčastěji na strategických či dobře ukrytých vyvýšených místech. Pokud je v hnízdním okrsku již známa hnízdní dutina, pak vlastnímu pozorování pohybu ptáků předchází její zkontrolování, a to jak stavu dutiny, tak její možné obsazenosti.

V případě, že v dané lokalitě není doposud znám hnízdní okrsek nebo konkrétní dutina, je nutné podstoupit náhodné sledování případných přeletů dudků po okolí.

7.4.1 Postup při identifikaci hnízdního okrsku

V přehledném terénu probíhá monitoring ptáků nejčastěji z pozorovacích bodů, kdy je možné spatřit let jedince i na velké vzdálenosti. V nepřehledném terénu je naopak velmi často využívána transektová metoda, která spočívá v pomalém přesunu po lokalitě a pozorování případného přeletu. Tato metoda byla s přicházejícími zkušenostmi novelizována na obdobnou metodu, která spočívá ve velmi pomalém přesunu v krajině, kdy po cca 30 až 40 krocích následuje pozorovací pauza okolí v intervalu 4–12 minut (tento interval byl zvolen, jelikož frekvence krmení se do tohoto intervalu včlení 3x až 4x). Tím se značně zvyšuje procentuální úspěšnost k zahlédnutí dudka. Tento způsob sledování může přinést pouze dva výsledky, a to je možnost zpozorování dudka v lokalitě, nebo naopak neúspěch (žádný přelet či zahlédnutí dudka). Pokud vezmeme v potaz první možnost, tedy objevení ptáka, dochází k přezkoumání aktuálních podmínek: zda byl pták vyplašen, zda šlo o pouhý neusměrněný přelet nebo zda byla naopak dána relativně přesná trajektorie dráhy letu dudka, přelet s potravou v zobáku či nikoli, zda se jednalo o odlet ze země nebo jen o typický „houpavý“ let dudka. Každý z těchto jevů je dále následně podle situace řešen.

Vezmeme-li v potaz první případ, tedy pokud došlo ke zcela očividnému vyplašení ptáka, ať už na zemi nebo při letu, danou oblast opustíme a opětovné pozorování následuje minimálně po 30–40 min. od vyrušení ptáka. Jelikož se jedná o druh ptáka, který je znám svou obezřetností, nevyplácí se v okolí zbytečně dále setrvávat. Při kontaktu dudka s člověkem se většinou pták poplaší. Po této události je jedinec mnohem více obezřetný zvláště v okolí své hnízdní dutiny. Ve velmi častých případech pták zcela změní potravní stanoviště, a tím i předchozí trajektorii dráhy letu k hnízdu. V nejhorším případě pták přestane zcela krmit, díky čemuž se stává hnízdní dutina téměř nedohledatelnou.

V druhém případě, při zpozorování několikátého opakovaného přeletu několika směry místo opouštíme a hledáme lepší pozorovací stanoviště, popřípadě se vydáme jedním ze směrů letu. Převrat nastává v době, kdy jasně identifikujeme přelet s potravou v zobáku s víceméně jasnou trajektorií. A to mezi hnízdem a potravním stanovištěm. Při správném určení směru od potravního zdroje k hnízdu se postupuje podél dráhy letu. Nikoliv však v přesné dráze letu, ale spíše po jeho

stranách, kde je menší šance, že vás pták zpozoruje. V případě velmi nepřehledného terénu (přelet několika údolí, přelet nad korunami stromů, atd.) se velmi osvědčila metoda, kdy jeden pozorovatel zůstává ideálně na potravním stanovišti. Při přiletu na pozorovanou oblast dá dotyčný hlasové znamení, oznamující, že pták přilétl na potravní stanoviště. Tato informace je pro ostatní pozorovatele klíčová, protože vědí, že se mohou rychle (a tudíž hlučně) přesunout na další pozorovací stanoviště, které je blíže hnízdu, aniž by ptáka mohli poplašit. Při nalezení potravy a odletu jedince dává pozorovatel opět znamení (jiné než předchozí), že pták letí s potravou směrem k hnízdu. V tuto chvíli se další pozorovatelé musí zastavit, schovat a pozorovat očekávaný přelet dudka. Dále musí vyčkati, až pták opět nebude na potravním stanovišti, aby se mohli bez zpozorování přesunout dále. Takto se postupuje až do té doby, než je některý z dotyčných pozorovatelů odhalen nebo je objeveno hnízdo. Při odhalení nastává postup shodný, jako je v bodě jedna, tedy odchod z lokality. V případě, že pozorovatel uspěl a našel dotyčné hnízdo, dává opět hlasově (jinak nežli obě předchozí) vědět o nález hnízda.

7.5 Odchyt adultů

Po objevení dudkem osídlené dutiny se zhodnotí přibližná trajektorie letu k hnízdu. Před instalací nárazových sítí je nutné určit, z kterých směrů je nejpravděpodobnější přilet, a zde tyto sítě postavit. Abychom docílili co možná nejvyšší efektivity sítí, umístíme je nejlépe v trojúhelníkovém tvaru kolem hnízda. Tím se výrazně navýší úspěšnost odchycení adultních ptáků. Tato metoda odchytu je rychlá a účinná. Při správném postavení sítě a její vizuální kontrole je navíc pro chytané ptáky bezpečná, což potvrzuje Spotswood et al. (2012). Pro odchyt se jeví jako nejvýhodnější síť těchto parametrů: Délka: 18 (12) m, Výška: 3,5 m, Oka: 30 mm, Barva: černá. Někdy je možno použít několik sítí najednou, čímž se zvětší plocha a zvýší pravděpodobnost chycení. Tento typ sítí umožňuje bezpečné odchycení ptáka, špatná velikost ok má za následek nadměrné zamotání ptáka a tím jeho špatné vymotávání. V ojedinělých případech by mohla mít za následek i poranění jedince.

Konkrétní nainstalování sítě probíhá převážně v dopoledních hodinách, kdy ptáci jeví nejvyšší aktivitu. Po nainstalování sítě následuje odchod z blízkosti hnízdiště, přibližně na cca 30 - 40 min., kdy se oblast ponechá v klidu. Pokud to dovolují podmínky, je možné oblast opustit definitivně, tím se zabrání nechtěnému rušení ptáků. Tento způsob však s sebou nese i možná rizika (predace chyceného ptáka v síti, atd.). Z důvodu bezpečnosti proto síť pozorujeme z úkrytu ve větší vzdálenosti. K nastražené síti se vracíme po uplynutí časového intervalu (30-40 min.) nebo pokud máme vizuální kontakt na oba chycené ptáky. Další možností, jak nalákat ptáky do sítě, je nainstalování atrapy v blízkosti hnízda na otevřeném, dobře viditelném místě. V tomto případě nám poslouží k přilákání dudků atrapa sýčka obecného (*Athene noctua*). Ptáci se stávají agresivnějšími a snáze se chytí.

Jedince vyprostíme ze sítě a umístíme do předem určených plátěných pytlíků. V případě nechycení ptáků či jednoho jedince z páru opustíme po zhruba 45 min. lokalitu a snažíme se ji zanechat ve stavu, v jakém byla za naší nepřítomnosti.

7.6 Kroužkování mlád'at a vážení

Po úspěšném odchytu obou jedinců z páru zhodnotíme stav hnízdní dutiny, k vnitřnímu zhodnocení užíváme sofistikované přístroje (endoskop Laserline VideoFlex a kolonoskop Olympus CF-20HL). Tyto dva přístroje nám umožní získat lepší prostorovou orientaci v dutině, její skutečnou velikost, informace o počtu narozených, nevyhlých nebo uhynulých mlád'at (pulli). Tyto přístroje dle potřeby doplňujeme o další zdroje světla (kapesní svítilna Fenix E05 XP-E2 a Fenix E12). Získaná data zapisujeme do deníku. Číselná data všeho druhu jsou později přepsána a archivována v programu Microsoft Excel a dále zpracována v programu Statistica a programu R.

Pokud nalezneme nové, námi zatím neidentifikované hnízdo, pak, pokud je to možné, mlád'ata vyndáváme z dutiny pomocí speciální sítě a výše zmíněného endoskopu. Jelikož v oblasti působení máme po dohodě předem upraveno velké množství přirozených dutin (viz. příloha obr. 7.) a několik námi zhotovených budek (viz. příloha obr. 8), postačí odšroubovat pomocí aku-vrtačky hlavní víko

hnízda. Poté mladé ptáky vyjmeme, okroužkujeme, určíme přibližný věk mlád'at, zvážíme s přesností na 0,1 g pomocí digitální váhy MyWeigh Triton T3 (viz. příloha obr. 9.) za použití plastového nástavce do kterého mlád'ata hlavou dolů vsuneme nebo pouze posadíme. Výběr z těchto dvou metod záleží na věku mláděte. Data zapíšeme do kapesního deníku a umístíme je zpět do hnízdní dutiny. S posledním uloženým a okroužkovaným mládětem vrátíme okolí hnízda do původního stavu. Tento krok je velmi důležitý, protože jak je známo, známky přítomnosti člověka přitahují predátory. U dudka chocholatého je možnost predace tím větší, jelikož hnízdo bývá do necelého 1 metru nad zemí. Počáteční stav hraje také významnou roli v psychice ptáků. S adultními ptáky uschovanými v plátěných pytlících a s ostatním vybavením se vzdálíme na okraj teritoriálního okrsku.

7.7 Kroužkování adultů a vážení

Při chycení pouze jednoho adultního ptáka jej mimo blízkost hnízdiště okroužkujeme. V případě, že již dotyčný pták kroužek má, zapíšeme pouze identifikační číslo kroužku. Určíme, zdali se jedná o samčí či samičí pohlaví. Nejčastěji pomocí zbarvení a velikosti různých částí těla (délka zobáku, délka letky). Dále následuje zvážení hmotnosti za pomoci digitální váhy MyWeigh Triton T3 a zapsání výsledku. Tato metoda probíhá od roku 2015 až doposud. Od roku 2016 je chyceným adultním ptákům měřena velikost křídla, tyto údaje přiřadíme a zapíšeme následně k danému jedinci. Mezi lety 2010 - 2017 probíhalo focení černo-bílých skvrn u adultních jedinců, konkrétně jejich rozložení a struktura na rýdovacích perách (viz. příloha obr. 10.). Po těchto procedurách byli ptáci vypuštěni v blízkosti svého hnízdiště (cca 100 m od hnízda).

7.8 Fotopasti

Za pomoci 7 fotopasti (KeepGuard KG780NV, 2x KeepGuard KG-690NV, Scout Guard SG570 (viz. příloha obr. 11.), 3x ScoutGuard SG968D, byly v roce 2015 pořízeny fotozáznamy i videozáznamy zachycující pohyb dudků v okolí hnízda. Celkově zaznamenaly zhruba 140 000 snímků a videozáznamů. Fotopasti zaznamenávaly predace, chování jedinců u hnízda, ale především frekvenci krmení. Byly rozmístěny ve vzdálenosti cca 1 m od hnízda a namířeny na vletový otvor. Výzkum probíhal od 9. 5. 2015 do 5. 6. 2015. Upevnění fotopasti proběhlo o den dříve, než započal výzkum. Výsledky tak nejsou zakreslené případným vyrušením u hnízda a ptáci také měli potřebný čas si zvyknout na fotopast v blízkosti hnízda. Během tohoto cyklu probíhala pravidelná výměna baterií ve fotopastech a stažení záznamů uložených na 32G SD kartách, které byly vždy v době kontroly vyměněny za nové. Kontrola probíhala 6x za celé natáčecí období. Přístroje byly upevněny pomocí textilních pásek k pařezům, které byly předem instalovány do blízkosti hnízdní dutiny. Za účelem studie byla vybrána cíleně ta hnízda, která obsahovala stejný počet mlád'at ve stejném věku (± 1 den). Fotopasti ScoutGuard SG968D (3x) a KeepGuard KG-690NV (2x) byly nastaveny pouze na režim foto, kdy fotopast při pohybu před objektivem udělala 3 po sobě jdoucí fotky s odstupem 1 vteřiny. Zbylé fotopasti KeepGuard KG780NV, Scout Guard SG570 měli naprogramované 2 po sobě jdoucí fotky s odstupem 1 vteřiny a poté následoval 10 s videozáznam. Pohybový snímač všech fotopasti měl prodlevu 1 minutu, kdy po vyfocení příletu ptáka se čidlo na 1 minutu deaktivovalo. Po uplynutí jedné minuty se pohybové čidlo znovu aktivovalo. Toto opatření bylo učiněno jako opatření proti vyfocení stejného ptáka, který leze dovnitř a poté ven. Fotopasti byly aktivní 24 h, pro zachycení případné predace. Získaná data byla dále přepsána do deníku, který byl modifikován do programu Excel. Dále byly výsledky zpracovány v programu **Statistica** (verze 8.0) a programu **R** (2.12.0).

7.9 Porovnání některých mezipohlavních rozdílů v morfologii

Od roku 2015 byl každý adultní pták zvážen pomocí digitální váhy (MyWeigh Triton T3) a pomocí speciálního měřidla bylo změřeno křídlo od ohbí až po konec první letky. Získaná data byla zaznamenána do deníku a zařazena k příslušnému jedinci (viz. příloha tab. 3.).

8 Statistické zpracování dat

8.1 Fidelita

Hnízdní fidelita nebyla statisticky testována v programu Mark, ale byla analyzována pomocí programu Statistica (t test). Nejprve byla provedena analýza normálního rozdělení (Shapiro Wilkův test), poté následoval t test pro nezávislé vzorky. Byla testována hypotéza, zda samci vykazují vyšší míru fidelity nežli samice.

8.2 Reprodukční úspěch

Vliv teploty na reprodukční úspěch byl testován pomocí Durbin Watson testu. Dále následoval test vícenásobné lineární regrese na produktivitu a na vliv teploty za období 2008 až 2018. Bylo testováno, zda existuje pozitivní vliv teploty na reprodukční úspěch.

8.3 Hnízdní úspěšnost a kondice

Pomocí lineární regresní analýzy byla testována hypotéza, zda existuje pozitivní vliv kondice samice na reprodukční úspěch. Data byla vyhodnocena v programu

Statistica. Kondice a její vliv na hnízdní úspěšnost byla počítána pomocí lineární regresní analýzy. Residuály z regrese hmotnosti na velikosti křídla byly použity jako index kondice. Následovala lineární regrese na ověření vztahu mezi kondicí samice a velikostí snůšky.

8.4 Denní aktivita

Pomocí analýzy časových řad byla testována hypotéza, zda nejvyšší intenzita krmení je v době nejvyšší intenzity slunečního svitu. Dle této hypotézy by frekvence krmení měla dosahovat nejvyššího bodu v odpoledních hodinách. Tato hypotéza byla testována na 4 hnízdech za pomocí fotopastí. Data byla zpracována v programu R.

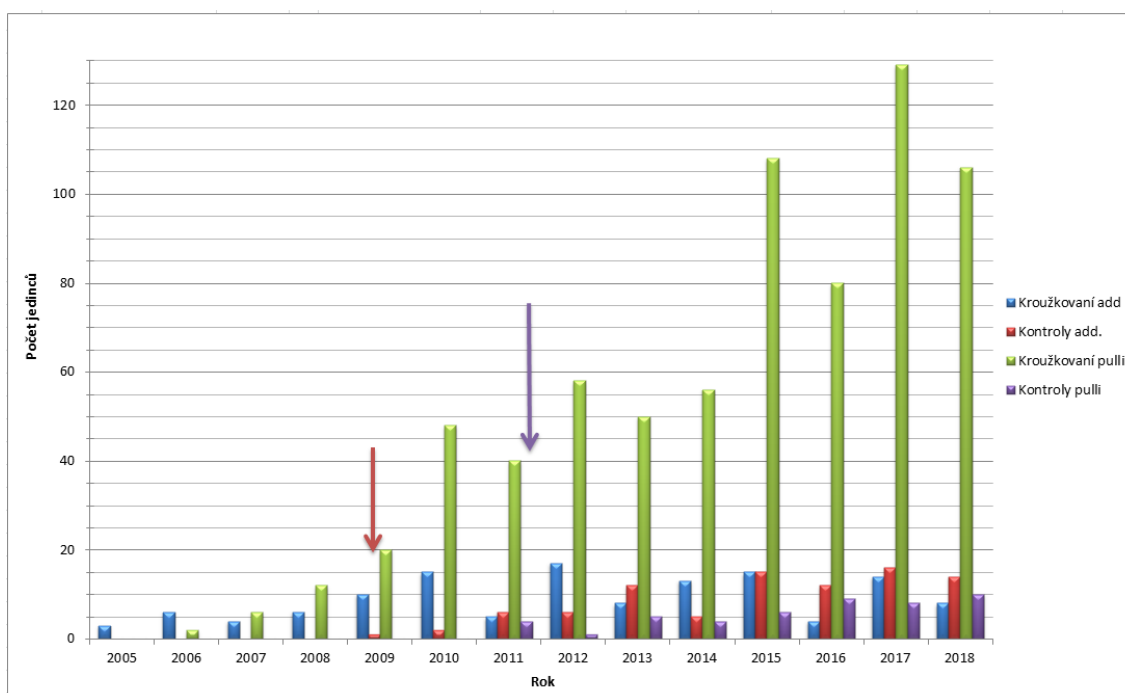
8.5 Morfologie samec / samice

Pro hmotnost a velikost křídla mezi samcem a samicí byl použit Shapiro Wilkův test pro zjištění normálního rozdělení. Porovnání velikosti křídla a váhy mezi samcem a samicí byla zpracována pomocí t-testu (nezávislé na proměných).

9 Výsledky

9.1 Hnízdní denzita

V letech 2005–2018 bylo ve studované oblasti identifikováno 18 až 27 hnízdních okrsků. Populační hustota na daném území dosahuje maxima 27 párů/1700 ha, což by odpovídalo průměrně 63 ha z celkové rozlohy na jeden hnízdící pár. Tyto hodnoty je nutno brát pouze jako ilustrační, jelikož ne všechny části obor jsou vhodné pro hnízdění dudka chocholátého. Celkem bylo za dobu terénního výzkumu na těchto lokalitách identifikováno a chyceno 978 jedinců, z toho 217 adultních a 762 juvenilních ptáků (viz. obr. 12; příloha tab. 2.). Do populační hustoty jsou zahrnuta i data získaná z druhého hnízdění (pozn. kromě roku 2018).



Obr. 12.: Počet chycených jedinců mezi lety 2005–2018; červená šipka - první chycený dospělý pták, fialová šipka - první zpětně chycené juv. retrapy. Pozn.: add - adultní pták, pulli - mládě.

Největší množství jedinců bylo chyceno v Bulharské oboře, ve které je také situováno 78 % (n = 21) hnízdních okrsků, zbývajících 22 % (n = 6) se nachází v Klentnické oboře. Toto rozčlenění je dáno tím, že Bulharská obora je o poznání větší než přiléhající Klentnická.

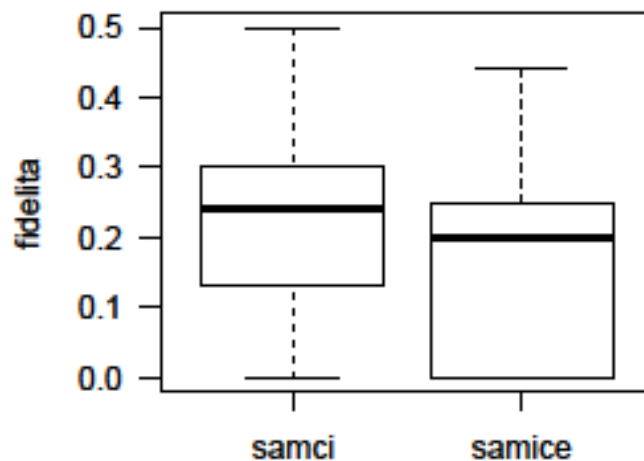
9.2 Fidelita/filopatrie

V prvním roce terénních prací byli za pomoci audionahrávky chyceni pouze 3 adultní ptáci. Za tento malý počet chycených ptáků může zcela očividně okolnost špatně zvolené doby, přesněji 5. 4. 2005, kdy obhajující samci neměli přesně vytyčena svá teritoria. Pro následující roky odchyty byl zvolen čas v hnízdním období, konkrétně ve $\frac{3}{4}$ hnízdní doby (tzn. cca od 25. května do 7. června). Za rok 2006 evidujeme první chycený hnízdní pár, s nímž je spjato první kroužkování mlád'at. Za roky 2007 a 2008 nedošlo k výraznému nárůstu chycených ptáků, průlomový byl až rok 2009, kdy byl poprvé odchycen retrap adultního samce kroužkovaného předešlý rok na témže místě (viz. červená šipka – obr. 12.).

Od roku 2009 došlo k dramatickému nárůstu počtu kroužkovaných mlád'at. V hnízdní sezóně 2010 se stav okroužkovaných mlád'at navýšil na více jak dvojnásobek oproti předešlému roku. Chyceni byli pouze 2 adultní ptáci kroužkovaní v předchozích letech. Za rok 2011 byli poprvé zpětně odchyceni 4 ptáci, kteří byli v předchozím roce kroužkováni jako mlád'ata v hnízdě spolu s dalšími 6 adultními ptáky, taktéž chycenými jako retrapy (viz. fialová šipka - obr. 12.). Díky možnosti kroužkování mlád'at v předešlých letech vzrostl stav za rok 2012 na 6 adultních a 1 juvenilních odchycených retrapů (obr. 12.). Za rok 2013 evidujeme retrapů – 12 adultních ptáků a 5 juvenilních. V roce 2014 došlo k mírnému poklesu v počtu zpětně odchycených ptáků a to pouze na hodnoty 5 adultních a 4 juvenilních ptáků. Od roku 2015 se stavy retrapů opět navýšily. Od tohoto roku byli chytáni více adultní zpětně odchycení ptáci na úkor zpětně chycených juvenilních ptáků. Nejstarší kontrolovaná samice F +6y (Pozn.: F – označení pohlaví, +6y – šesti či víceletá) byla chycena v roce 2010 jako adultní pták. Následně byla odchycena v letech 2011, 2012, 2013 a 2014. Nejstarší

kontrolovaný samec M +6y (Pozn.: M – označení pohlaví, +6y – šesti či víceletý) byl chycen v roce 2011 též jako adultní pták. Odchycen byl opětovně v letech 2012, 2013, 2014 a 2015.

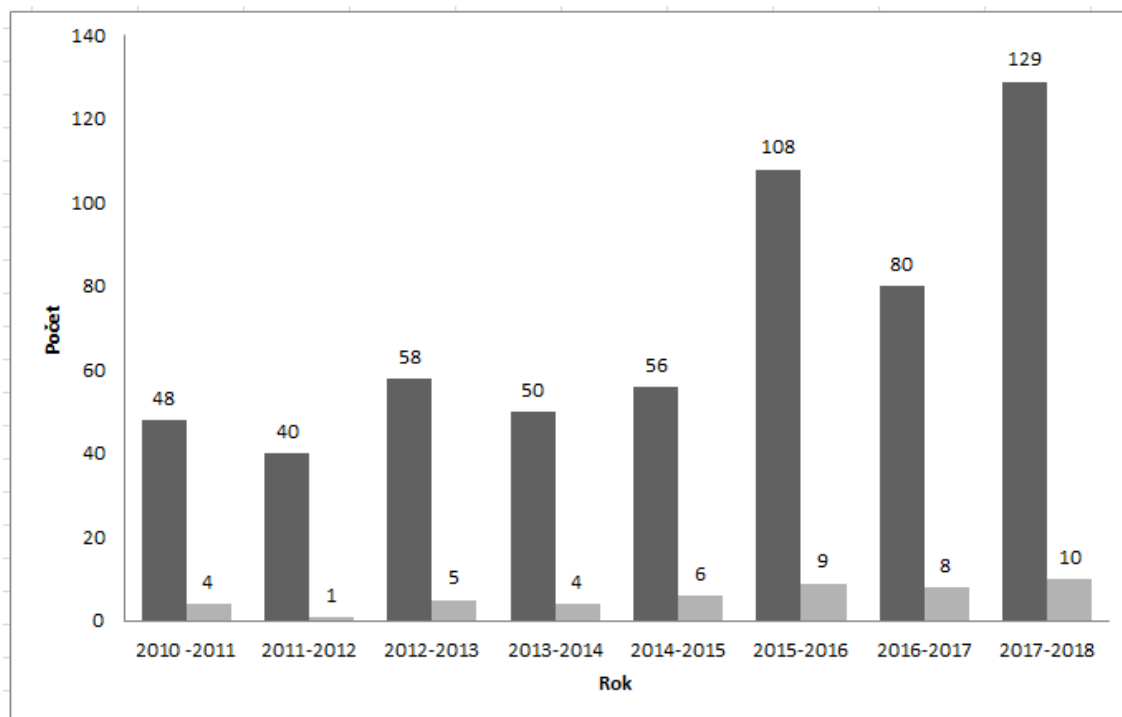
Celkem bylo odchyceno 217 dospělých, z toho 89 zpětně (viz. příloha tab. 2.). Fidelita samců i samic následovala normální rozdělení (Shapiro Wilkův test: $W_{\text{samci}} = 0.9$, $p = 0.4$, $W_{\text{samice}} = 0.9$, $p = 0.2$). Meziroční průměrná fidelita u samců a samic se statisticky neliší (**t test**: $t = 23.5$, $p = 0.35$; obr. 13). Nulovou hypotézu H_0 (obě pohlaví vykazují stejnou fidelitu) nelze zamítnout.



Obr. 13.: Meziroční návratnost (fidelita) adultních dudků chocholatých *Upupa epops* dle pohlaví. Analyzována data z období 2005 až 2018, $n = 32$ samců a 21 samic.

Filopatrie

Celkem bylo odchyceno 762 mlád'at, z toho 47 zpětně (viz. příloha tab. 2, obr. 14.). Filopatrie byla spočítána jednoduchým t testem pro jeden vzorek. (t- test: $t = 9,24$; d. f. = 7; $p < 0,001$). Průměrně projevovalo filopatrii 8,03 % ptáků, mezi obdobími 2005 až 2018. Uvedené výsledky jsou pouze informativního charakteru.



Obr. 14.: Grafické znázornění počtů kroužkovaných mlád'at za rok 2010 až 2017 (tmavé sloupce) a ptáků, kteří projevili filopatrii (šedé sloupce).

9.3 Reprodukční úspěšnost

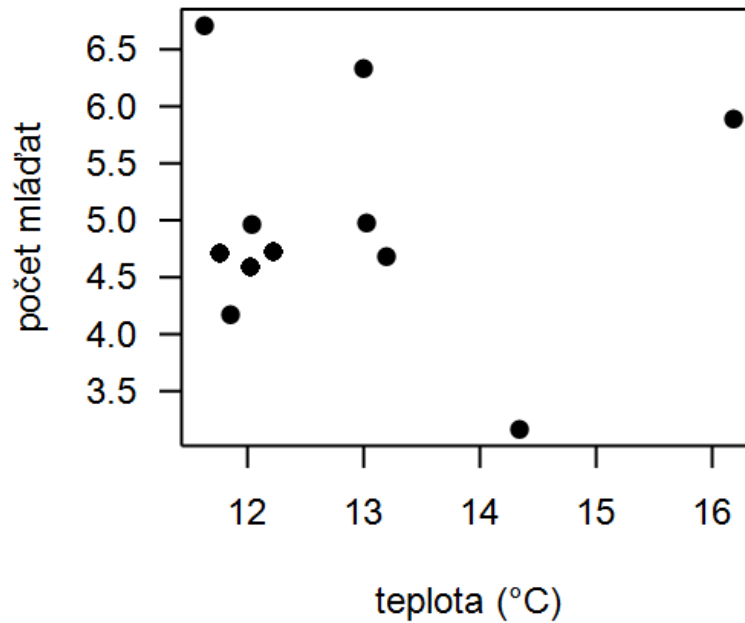
Sledováním počtu vajec a mlád'at na hnízdě jsem zjistil individuální reprodukční úspěšnost. Velikost snůšky byla sledována pouze v podobě nevylíhlých vajec již v přítomnosti mlád'at na hnízdě. Tento postup byl zvolen z důvodu velké náchylnosti k opuštění hnízda při vyrušování během inkubace vajec. Počet vajec lze víceméně stanovit podílem vylíhlých mlád'at a počtem nevylíhlých vajec v hnízdě. V úvahu musíme však brát částečnou predaci, či přehlédnutí vajec.

Při předpokladu, že následující rok nejsou nalezeny v hnízdech žádné kroužky, lze konstatovat, že počet vyvedených mlád'at bývá shodný. V úvahu musíme brát i pravděpodobnost přehlédnutí kroužku. Mezi lety 2005 až 2018 bylo nalezeno 6 kroužků po uhynulých mlád'atech, ve stoprocentní většině šlo o ptáky s výrazně nejmenší vahou mezi mlád'aty. V několika (7) případech byla reprodukční úspěšnost ovlivněna predací mlád'at či adultů. V roce 2015 se pomocí nahrávek z fotopastí podařilo zjistit 5 útoků z řad ptáků (káně lesní, jestřáb lesní, orel královský) i z řad savců (jezevec lesní, kuna lesní). V případě predace vajec či velmi malých mlád'at došlo k opětovnému zahnízdění páru v odlišné dutině. Při predaci odrostlých mlád'at pár již znovu nezahnízdil. Za předpokladu predace adultního ptáka druhý pokračuje v rodičovské péči.

Reprodukční úspěšnost se mezi roky měnila (viz. příloha, obr. 15). Celkem došlo k námi evidovaným 157 zahnízděním, sneseno bylo 782 vajec a z budek vylétlo 762 mlád'at dudka chocholatého (viz. příloha tab. 2.). Ze všech sledovaných párů jich 26 zahnízdilo podruhé (tento trend byl pozorován až od roku 2013, v předchozích letech byly hnízdiště navštěvovány pouze 1x do roka). Počet vyvedených mlád'at se mezi roky lišil. Nejvyšší reprodukční úspěšnost (podíl počtu vajec a vyvedených mlád'at) jsem zaznamenal v roce 2010, 2011 a 2018, v roce 2009 byla úspěšnost nejnižší (viz. příloha obr. 15.).

9.4 Vliv teploty na produktivitu

Průměrná roční produktivita nebyla autokorelována (Durbin Watsonova statistika: $DW = 1.9$, $p = 0.4$). Nebyl detekován žádný meziroční lineární trend v produktivitě (lineární regrese, $b_{rok} = 0.03 \pm 0.1$, $t = 0.3$, $p = 0.8$) ani v průměrné denní teplotě ($b_{rok} = 0.08 \pm 0.1$, $t = 0.6$, $p = 0.5$). Teplota neměla signifikantní vliv na produkci mlád'at ($b_{teplota} = -0.01 \pm 0.24$, $t = -0.3$, $p = 0.9$; obr. 16.). Hypotézu H_0 (teplota nemá vliv na reprodukční úspěch) nelze zamítnout.

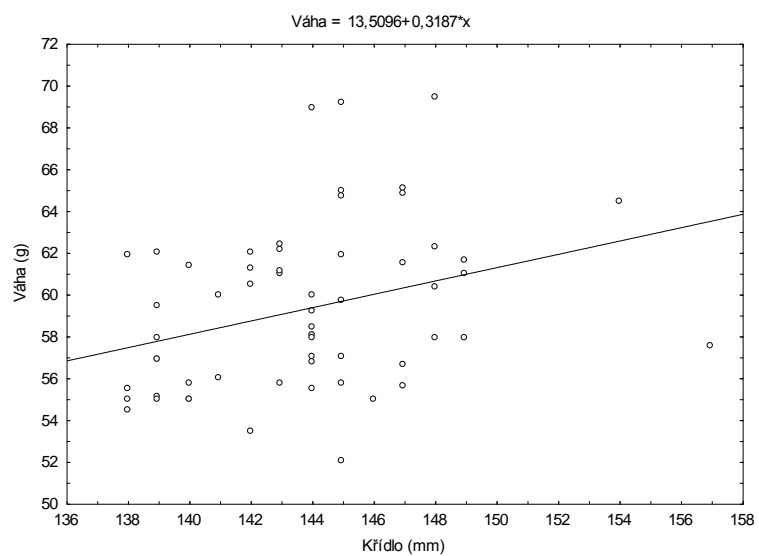


Obr. 16.: Vztah mezi teplotou a počtem mláďat u dudka chocholátého *Upupa epops* během let 2008-2018.

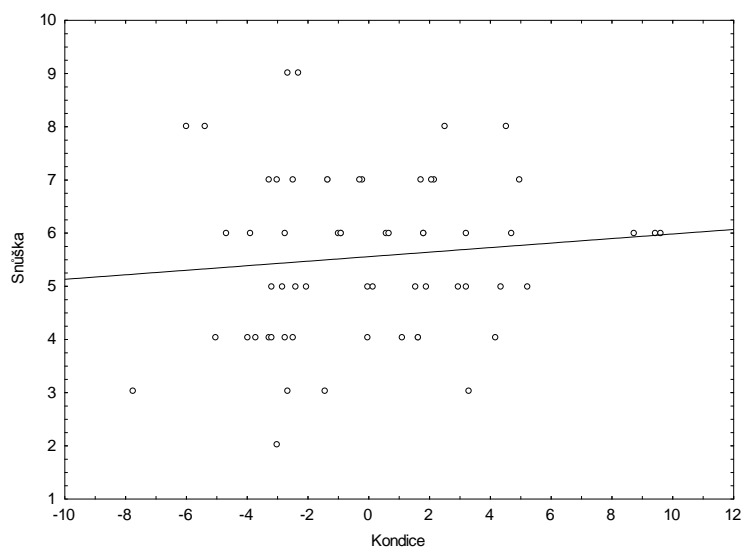
9.5 Velikost snůšky a kondice

U tohoto testu nelze vyloučit, že velikost snůšky následovala normální rozdělení (Shapiro Wilkův test). Kondice naopak nevykazovala normální rozdělení (Shapiro Wilkův test).

Celkem bylo zváženo a změřeno 62 adultních samic, mezi lety 2015 až 2018. Existuje pozitivní vztah mezi velikostí těla měřenou velikostí křídla a hmotností (lineární regrese, $b = 0.32 \pm SE$; $t = 0,72$; $R^2 = 0.1$; $p = 0.012$, d. f. = 1,59; obr. 17). Residuály z regrese hmotnosti na velikosti křídla byly použity jako index kondice. Vztah mezi kondicí samice a velikostí snůšky není statisticky signifikantní (lineární regrese, $b = 0,1 \pm SE$, $t = 27,8$, $R^2 = 0,01$; d. f. = 1,59; $p = 0,4$; obr. 18.). Hypotézu H_0 (kondice samice nemá vliv na reprodukční úspěch) nelze zamítnout.



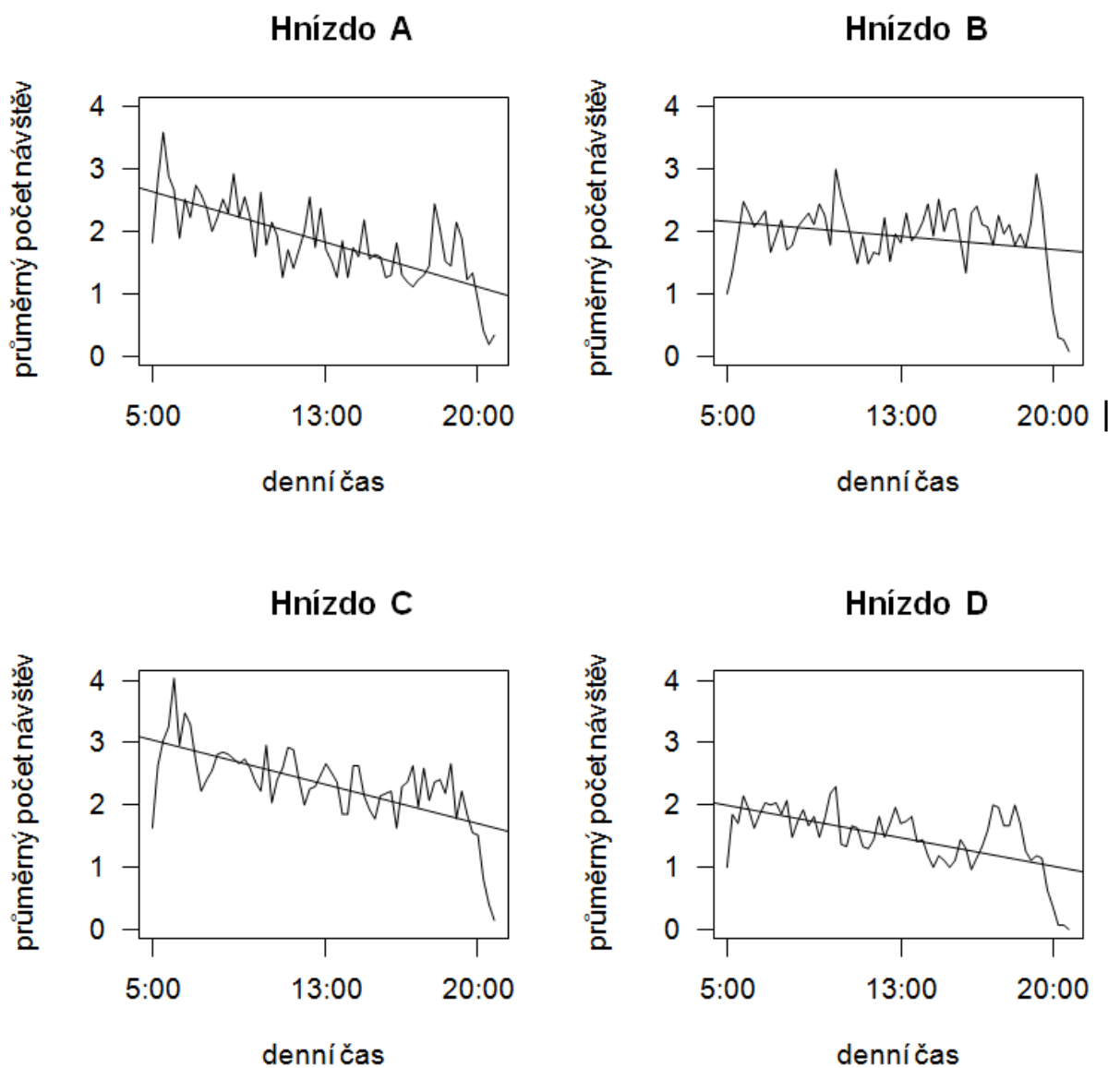
Obr. 17.: Vztah mezi velikostí křídla a váhou u samic.



Obr. 18.: Vztah mezi kondicí a velikostí snůšky. Kondice je vyjádřena jako residuály z regrese hmotnosti těla na velikosti křídla samic.

9.6 Denní aktivita

V období 10. května až 5. června 2015 klesal během dne průměrný počet návštěv hnízda (frekvence) u všech pozorovaných hnízd (**hníздо A**: $b = -0,02 \pm \text{SE } 0.003$, $t = -8.5$, $p < 0.001$; **hníздо B**: $b = -0,007 \pm \text{SE } 0.004$, $t = -2.1$, $p = 0.04$; **hníздо C**: $b = -0,02 \pm \text{SE } 0.003$, $t = -6.9$, $p < 0.001$; **hníздо D**: $b = -0,02 \pm \text{SE } 0.003$, $t = -6.0$, $p < 0.001$; obr. 19). Na hladině významnosti $p < 0,05$ zamítáme H_0 (intenzita krmení mláďat je stejná během celého dne).



Obr. 19.: Intenzita návštěvnosti hnízd rodiči dudka chocholátého *Upupa epops* v období krmení mláďat. Průměrný počet návštěv k danému času se vztahuje pro období 10. 5. 2015 – 5. 6.

2015. Počet mlád'at v hnízdech (**n**): **A** n=5; **B** n=5; **C** n=5; **D** n=5; Věk rodičů u jednotlivých hnízd: **A** - M 2y (samec krouž. v roce 2014, jako mládě); **B** – M +3y, F +5y (3 a více letý samec, 5 a více letá samice); **C** – M +3y, F +4y (3 a více letý samec, 4 a více letá samice); **D** – M 2y, F +2y (samec krouž. v roce 2014, jako mládě, 2 a více letá samice).

9.7 Porovnání některých mezipohlavních rozdílů v morfologii

Naměřené velikosti křídel samců ve studovaném vzorku vykazovaly normální rozdělení, kdežto u samic nikoli (Shapiro Wilkův test: $W_{\text{samci}} = 0,96$; $p = 0,2$; $W_{\text{samice}} = 0,9$; $p = 0,004$; **t-test**: $t = -11,14$; d. f. = 109; $p < 0,001$). Ze zjištěných dat signifikantně vyplývá, že samci mají větší křídlo nežli samice (viz. příloha obr. 20.). Váha samců prokazovala normální rozdělení, u samic nikoli (Shapiro Wilkův test: $W_{\text{samci}} = 0,96$; $p = 0,06$; $W_{\text{samice}} = 0,9$; $p = 0,01$). Dále byla spočítána závislost váhy mezi samcem a samicí (**t-test**: $t = 10,23$; d. f. = 109; $p < 0,001$). Z výsledků signifikantně vyplývá, že podobně jako je křídlo samic menší, je menší i váha (viz. příloha obr. 21.). Pouze v jednom případě došlo k výrazné odchylce, kdy křídlo samice činilo 157 mm. U samců byl zaznamenán jeden extrémní případ váhy, která byla nad 80 g.

10 Diskuze

10.1 Populační hustota

V posledním desetiletí se populační denzita dudka chocholatého mírně navyšuje, v některých oblastech roste exponenciálně díky uměle přidaným hnízdním budkám, např. v oblasti Wagram. V této oblasti se v posledních letech populace navýšila na 88 párů/2800 ha (Berthier et al. 2012; Nuhličková et al. 2016). Budky byly instalovány v oblasti, kde předtím nebyly vhodné přirozené dutiny k zahníždění, ačkoliv potravy bylo v oblasti vždy dostatek. S názorem, že populační denzita dudků vzrůstá díky přidaným hnízdním možnostem se můžeme pravděpodobně ztotožnit. Stavy dudka chocholatého se v oblasti našeho výskytu také navýšily z 20 párů/1700 ha na 27 párů/1700 ha. Je otázkou, zdali za to může fakt navýšení počtu vhodných dutin v oblasti (budky, upravené vhodné dutiny), což by odpovídalo poznatkům z oblasti Wagram, nebo během let výzkumu došlo díky propracovanějšímu systému hledání k navýšení počtu nalezených hnízd. Dále si je potřeba položit otázku, zdali nedošlo během let k navýšení potravní nabídky v oblasti. Velmi zajímavým pozorováním je fakt, že dudci neprojevují významnou disperzi do okolí. Ačkoli v sousedství kolem studované oblasti převažují vinice, do kterých byly v předchozích letech též umístěny hnízdní budky, nikdy se nepodařilo ptáky z obor přetáhnout do nezalesněných částí. Pravděpodobným vysvětlením je, že místní populace je zvyklá na „lesní“ způsob života a volné prostranství jí nevyhovuje. Jako další důvod musíme brát v potaz obhospodařování dané oblasti. Je možné, že vinaři používají jiné druhy postřiků proti plísním či škůdcům. To by mohlo mít za následek nedostatek potravy.

Oblasti se značným aridním charakterem nedosahují takové potravní nabídky, dudek tedy klade vyšší nároky na hnízdní okrsek, který se tím pádem musí zvětšit. Tento úkaz lze pozorovat na Slovensku, kdy denzita dosahuje maxima 10 párů/1200ha (Krištín 1993). V potaz musíme brát i lepší znalost migračních cest, které se během let mohou významně změnit a tím se podílet na vyšší míře přežití během migrace (Reichlin et al. 2009; Schaub et al. 2016).

10.2 Fidelita

Vyšší míru fidelity projevují v ptačí říši převážně samci. (Greenwood 1980; Harvey et al. 1984; Drilling & Thompson 1988; Pärt & Gustafsson 1989; Williams & Rodwell 1992). Toto tvrzení nekoreluje s našimi výsledky, meziroční fidelita samců a samic se neliší. Příčinou by mohl být nedostatek zpětných odchyť adultních ptáků. Ptáci mohou v oblasti setrvávat, ale je možné, že unikli pozornosti a odchytu nebo se do oblasti vůbec nevrátili. Dalším možným vysvětlením je, že ptáci projevili tzv. disperzi do okolí a tím by opět ovlivnili výsledek. Avšak nejpravděpodobnějším vysvětlením je, že k odchytu adultů z převážné většiny docházelo u jejich hnízdní dutiny, což mělo nepochybně za následek chycení 1 či 2 (výjimečně 3) adultních ptáků. V některých případech docházelo pouze k chycení jednoho jedince z páru, ať už to bylo způsobeno predací toho druhého či jeho opatrností. Tento rozdíl by mohl hrát velkou roli v následujících výsledcích. Jelikož samice jsou většinou ty, které mateřství věnují větší péči (zahřívání, obrana, brzký přilet po vyrušení) (Nakagawa 2007a), chytaly se více nežli ostražití samci.

Jedním z důvodů tohoto chování, kdy vyšší návratnost projevují samci, by mohlo být narození více samčích mláďat na úkor samičích. Pravděpodobnějším vysvětlením je však vyšší míra mezisezonního přežívání samců, kteří mají menší investice v hnízdním období (Westneat et al. 1990; Grønstøl 2003). U samic, které mají velký počet vajec, případně i podruhé zahnízdí v témže roce, se takto velká investice může stát fatální (Garnett 1992). Důležitým faktorem může být i to, že dudci migrují do poměrně vzdálených končin (Burkina faso) (Glutz von Blotzheim & Bauer 1966; Cramp 1985; Fry et al. 1988; Schaub et al. 2016).

Jednou z hlavních příčin, proč samčí pohlaví je více „upnuto“ na své předchozí hnízdiště, by mohl být fakt, že opuštěním známé lokality samci podstupují riziko, že nenajdou vhodné nové místo nebo budou muset podstoupit střet s jiným samcem v oblasti (Greenwood 1980). Naproti tomu samice naleznou hnízdiště „vždy“, jelikož se mohou spářit i s již spárovaným samcem (Greenwood 1980). Tím se však samice vystavuje riziku nižší rodičovské péče ze strany samce (Greenwood 1980).

Nelze opomenout i to, že jsou samice vystaveny hlavně v období hnízdní sezóny vyššímu predačnímu tlaku než samci. Vnitropohlavní kompetice mezi partnery,

konflikt mezi rodiči a potomky nebo redukce inbreedingu též patří mezi významné faktory, které mohou významně ovlivnit věrnost hnízdišti a rodišti (Bengtsson 1978; Dobson 1982; Waser & Jones 1983).

10.3 Reprodukční úspěšnost

Hnízdní úspěšnost může být vyjádřena úspěšností snůšky, tedy počtem vajec, či počtem vyvedených mlád'at. Studie, které zkoumaly reprodukční úspěšnost, často používaly pouze jeden z výše uvedených parametrů. Porovnáme-li průměrný počet vajec v úplných snůškách v Evropě (2,97 mlád'at/snůšku), (Martín-Vivaldi 1999) s výsledky prezentovanými v této práci (4,77 mlád'at/snůšku, viz. příloha obr. 12), zjišťujeme, že studované páry byly v tomto ohledu výjimečné. Ve srovnání s jinými studii je mnou zjištěná hodnota reprodukční úspěšnosti vyšší. Např. Botsch et al. (2012) zaznamenali průměrnou snůšku 3,4. Pokud bychom do výsledků započítávali reprodukční úspěch z druhého hnízdění, mohlo by to významně ovlivnit předešlé výsledky, jak uvádí autoři Lack 1947; Klomp 1970; Drent & Daan 1980; Martin 1987, druhá snůška bývá obvykle menší nežli ta předchozí. Navýšit reprodukční úspěšnost lze i jinými způsoby, příkladem by mohlo být dřívější zasednutí na snůšku. S tímto výrokem souhlasí i Owen & Black (1990). Samice, které zahnízdí dříve, mají větší snůšky s více mlád'aty nežli ty, které zahnízdí později. Dřívější přílet na lokalitu zvyšuje šanci na více snůšek za danou sezonu nebo možnost náhradní snůšky v případě neúspěchu té předchozí (Hepp & Kennamer 1987).

10.4 Vliv teploty na produktivitu

Jak uvádí Haftorn & Reinertsen (1985), teplota má výrazný vliv na reprodukční úspěch, a to zejména v době inkubace vajec a mlád'at mladších 10 dnů (Neuchterlein & Buitron 2002; Hanssen et al. 2005; Hepp & Kennamer 2006; Goth 2007; Hepp et al. 2012). Naše výsledky s tímto tvrzením nekorelují. Teplota

neměla žádný výrazně signifikantní vliv na produktivitu. S tím naopak nejde ruku v ruce tvrzení od Arlettaz et al. (2010), který uvádí, že teplota může výrazně ovlivnit reprodukční úspěch u dudka chocholatého. S tím by mohla souviset i dostupnost potravní nabídky, kdy v období příznivějších klimatických podmínek je potravy výrazně více. S tím se ztotožňují i autoři Martín-Vivaldi et al. (1999, 2006), Arlettaz et al. (2001) i Redpath (2006). Dalším možným vysvětlením, proč teplota může ovlivnit reprodukční úspěch je, že v období sezení samice na vejcích může samice v případě teplého dne déle setrávat mimo hnízdní dutinu. Tím se samice i samec udrží v lepší kondici, jenž využijí v následujících týdnech při péči o mlád'ata.

10.5 Velikost snůšky a kondice

Podle teorie životních strategií by optimální velikost snůšky u nidikolních (altriciálních) ptáků měla respektovat schopnost rodičů odchovávat mlád'ata (Godfray et al. 1991, Lapage et al. 1998). Jak uvádí Tinbergen & Both (1999), u krmivých ptáků představuje každé zvětšení snůšky vyšší nároky na rodiče. Mlád'ata z velkých snůšek dostávají průměrně méně potravy než mlád'ata ze snůšek malých a opouštějí hnízdo s menší tělesnou hmotností a tedy s menšími předpoklady na přežití (Tinbergen & Both 1990). Jak uvádí Figuerola & Green (2004), velikost vajec pozitivně koreluje s velikostí těla samice, velikost snůšky nikoli. K tomuto závěru se též přikláníme, jelikož nebyla nalezena žádná signifikantní vazba mezi velikostí snůšky a velikostí samice. Jiného názoru jsou Sedinger et al. (1995), Flint et al. (1996), Christians (2000), kteří tvrdí, že existuje závislost mezi velikostí snůšky a tělesnou kondicí samice. Velikost snůšky by mohla být ovlivněna počtem hnízdění v jednom roce. Je známo, že druhy žijící v nižších zeměpisných šířkách mívají o poznání menší snůšky nežli ty, které jsou v nadmořských výškách vyšších (Hendricks 1997). Tento jev vysvětluje Hussell (1985) i Ricklefs (1980), jako odpověď na prodlužující se délku dne a s tím související zvýšené množství potravních zdrojů. Je tedy možné, že dudci ve studované oblasti mají menší počet vajec ve snůšce, jelikož mohou i podruhé

zahnídit. Jak uvádí Martin et al. (2000), menší velikost snůšky může mít za následek zvýšené riziko predace v oblasti. S tímto tvrzením se opět neztotožňujeme, jelikož ptáci si vybírají převážně bezpečné dutiny, které jsou z převážné většiny chráněny před případnou predací (malý vletový otvor, velká hnízdni dutina).

10.6 Denní aktivita

Rodičovská aktivita na hnízdě je pro ptáky typická, a proto je v centru zájmu ornitologie (Gill 1990). Pro rodiče je nákladná, ale pro zdárný vývoj potomků nezbytná (Martin 1995). Aktivita ptáků (frekvence přiletů) na hnízdě koreluje nejen s rychlostí vývoje potomků, ale i s rizikem možné predace (Montgomerie & Weatherhead 1988). Záznamy frekvence krmení přispívají k prohloubení potravních strategií a pomáhají identifikovat faktory, které ptačí aktivitu ovlivňují (Freitag et al. 2001). Ze zpracovaných dat byly získány cenné informace o hnízdním chování dudka chocholatého. Studií na toto téma není mnoho, a proto jsou tyto údaje přínosem. Jak uvádí Hodum & Weathers (2003), frekvence přiletů vzrůstá v průběhu vývoje mlád'at, což je dáno zvyšujícími se energetickými nároky. Toto tvrzení neplatí právě u dudka chocholatého. Frekvence krmení vzrůstá v závislosti na vývoji mlád'at, avšak v posledním týdnu nastane výrazný pokles v aktivitě. Adultní ptáci tímto docílí toho, že mlád'ata téměř schopná letu začnou ztrácet vodu, tedy ubývat na hmotnosti. Tím se zmenší nepatrně jejich velikost, což je stěžejní pro vylétnutí z dutiny. Jak uvádí MacDonald et al. (2008), frekvence krmení nabývá od ranních hodin, následuje mírný útlum přes odpolední hodiny a dále se navyšuje navečer. Toto tvrzení nekoreluje s našimi výsledky, kdy frekvence krmení klesala během celého dne. Nejvyšší frekvence byla zaznamenána v brzkých ranních hodinách a následně pozvolna upadala. Musíme si ovšem uvědomit, že zvýšení frekvence krmení neznamena nutně navýšit dodávku potravy. Jak uvádí Tjenbergen (1981), rodiče mohou být schopni udržet či navýšit frekvenci dodávky potravy tím, že přecházejí na jiný typ kořisti, který lze rychleji shromáždit. S tím to výrokem se ztotožňují i Wright & Cuthill (1989).

Nesmíme opomenout i to, že aktivita rodičů může být závislá na počtu potomků v hnízdě. V tomto případě můžeme tento faktor vyloučit, jelikož ve všech hnízdech bylo stejné množství mlád'at ($n=5$). Výsledky by mohl zásadně ovlivnit i věk mlád'at, kdy starší mlád'ata by měla vyšší energetickou náročnost. Tento aspekt můžeme také vyloučit, jelikož ve všech hnízdech byla stejně stará mlád'ata (± 1 den). Poslední faktor, který by mohl mít na denní produktivitu vliv je věk rodičů. Ten je u jednotlivých hnízd velmi variabilní, ale jak se podle výsledků zdá, nemá též vliv na frekvenci krmení. S tím se ztotožňuje i Weimerskirch et al. (2000a), který na studii albatrosa stěhovavého (*Diomedea exulans*) signifikantně nepotvrdil, že věk rodičů hraje roli v produktivitě.

10.7 Porovnání některých mezipohlavních rozdílů v morfologii

Samci jsou větší než samice u většiny ptáků. Výjimkou mohou být zejména polygynní druhy ptáků (Ralls 1976). Další pozoruhodná výjimka z dimorfismu velikosti samců je u dravců a sov. Rozdílná velikost mezi pohlavími může omezit konkurenci mezi nimi (Székely et al. 2007). Tuto myšlenku lze aplikovat i konkrétně na dudka chocholátého. Samec disponuje větším zobákem, díky němuž se dostane hlouběji pro kořist. Z vyhodnocených dat zcela evidentně vyplývá, že samci mají v průměru větší křídlo i vyšší hmotnost nežli samice. S tímto tvrzením se neztotožňuje Hudec et al. (1983) ani Dunning (1993), kteří uvádí, že váha samice dudka chocholátého *Upupa epops* neklesá pod 56,6 g.

11 Závěr

Diplomová práce je věnována problematice hnízdní fidelity, konkrétně jaké pohlaví projevuje vyšší míru. Dále se zabývá problematikou reprodukční úspěšnosti a do jaké míry je ovlivňována teplotou. A v neposlední řadě i hnízdní péčí. V níže uvedených bodech je uvedeno shrnutí zjištěných poznatků.

- 1) Populační hustota v oblasti je 27 párů/1700ha.
- 2) Meziroční fidelitu projevují obě pohlaví stejnou měrou.
- 3) Relativní hnízdní úspěšnost dudků mezi lety 2005 – 2018 byla 4,77 vajec/hnízdo.
- 4) Signifikantní vliv teploty na produktivitu nebyl prokázán.
- 5) Signifikantní souvislost mezi velikostí snůšky a kondicí samice nebyla prokázána.
- 6) V období 10. května až 5. června 2015 klesal během dne průměrný počet návštěv (frekvence) hnízda u všech pozorovaných hnízd.
- 7) Soudržnost páru byla prokázána pouze ve 2 případech
- 8) Samec se váhou i velikostí křídla odlišuje od samice. Je větší a těžší.

Práce mimo jiné přinesla i praktické využití pro ochranu zdejší populace. V kooperaci s CHKO Pálava a Lesy ČR byly upraveny těžební plány tak, aby nedocházelo k ohrožení hnízdění těchto ptáků.

12 Literatura

- Ankney D. C. & C. D. MacInnes. 1978.** *Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese.* Auk 95: 459-471 ex Robertson & Cooke 1999.
- Arlettaz R., Fournier J., Zbinden N. 2000.** *Evolution démographique (1979–1998) d'une population témoin de Huppe fasciée *Upupa epops* en Valais et stratégie de conservation ciblée.* Nos Oiseaux 47:19–27
- Arlettaz R., Schaad M., Reichlin T. S., Schaub M. 2010.** *Impact of weather and climate variation on Hoopoe reproductive ecology and population growth.* Journal of Ornithology 151: 889-899.
- Askemno C. 1979.** *Reproductive effort and return rate of the male Pied Flycatcher.* American Naturalist 114:748-753.
- Austin O. L. 1949.** *Site tenacity, a behaviour trait of the Common Tern (*Sterna hirundo* Linn.).* BirdBanding 20: 1-39.
- Baker R. R. 1978.** *The Evolutionary Ecology of Animal Migration.* Hodder & Stoughton, London.
- Baeyens G. 1981.** *Functional aspects of serial monogamy: the magpie pair-bond in relation to its territorial system.* Ardea 69: 145-166.
- Bailey R. O. 1979.** *Methods of estimating total lipid content in the Redhead Duck (*Aythya americana*) and an evaluation of condition indices.* Canadian Journal of Zoology 57: 1830–1833.
- Baldi G. & A. Sorace. 1996.** *Reproductive parameters and nestling growth in hoopoe *Upupa epops* in an area of Central Italy.* Avocetta 20: 158-161.
- Barbaro L., Couzi L., Bretagnolle V., Nezan J., Vetillard F. 2008.** *Multi-scale habitat selection and foraging ecology of the eurasian hoopoe (*Upupa epops*) in pine plantations.* Biodiversity Conservation 17: 1073 – 1087.
- Baslerová P. 2012.** *Věrnost hnízdišti a rodišti u ptáků: bakalářská práce.* PřF MU Brno, 45 pp.
- Bauer H. G. & P. Berthold. 1997.** *Die Brutvögel Mitteleuropas, 2., durchgesehene Auflage edn.* AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Bédard J. & G. LaPointe. 1984.** *Banding returns, arrival times, and site fidelity in the Savannah Sparrow.* Wilson Bulletin 96: 196-205.
- Berthier K., Leippert F., Fumagalli L., Arlettaz R. 2012.** *Massive nest-box supplementation boosts fecundity, survival and even immigration without altering mating and reproductive behaviour in a rapidly recovered bird population.* Plos One, 7:e36028, 1-7.

- Berthold P. 2001.** *Bird Migration: A general Survey*, English edn. Oxford University Press, New York.
- Boersma D. & J. P. Ryder. 1983.** *Reproductive performance and body condition of earlier and later nesting Ring-billed Gulls.* *Journal of Field Ornithology* 54(4): 374–380.
- Birdlife International & Natureserve. 2012.** *Bird species distribution maps of the world.* BirdLife International, Cambridge, UK and NatureServe, Arlington, USA.
- Blums P., Nichols J. D., Hines J. E., Mednis A. 2002.** *Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of European ducks.* *Journal of Animal Ecology* 71: 438–450.
- Bollinger E. K. & T. A. Gavin. 1989.** *The effects of site quality on breeding-site fidelity in Bobolinks.* *Auk* 106: 584-594.
- Botsch Y., Arlettaz R., Schaub M. 2012.** *Breeding dispersal of Eurasian hoopoes within and between years in relation to reproductive success, sex and age.* *Auk* 129: 283–295.
- Bowman J. 2003.** *Is dispersal distance of birds proportional to territory size?* *Canadian Journal of Zoology* 81: 195–202.
- Brinkhof M. W. G., Cave A. J., Daan S., Perdeck A. C. 2002.** *Timing of current reproduction directly affects future reproductive output in European coots.* *Evolution* 56: 400–411.
- Bussmann J. 1950.** *Zur Brutbiologie des Wiedehopfes.* *Ornithologischer Beobachter* 47: 141-151.
- Cichon´ M. 1997.** *Egg weight variation in Collared Flycatchers *Ficedula albicollis*.* *Ornis Fennica* 74: 141–147.
- Clarke A. L., Saether B. E., Røskaft E. 1997.** *Sex biases in avian dispersal: a reappraisal.* *Oikos* 79: 429-438.
- Conklin J. R., Battley P. F., Potter M. A. 2013.** *Absolute Consistency: Individual versus Population Variation in Annual-Cycle Schedules of a Long-Distance Migrant Bird.* *PLoS ONE* 8(1): e54535.
- Cramp, S. 1985.** *Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the Western Palearctic, vol 4. Terns to Woodpeckers.* Oxford University Press, Oxford & New York.
- Cramp S. 1985.** *The Birds of the Western Palearctic. Vol. VI. —* Oxford University Press, Oxford & New York.
- Crick, H.Q.P., Gibbons, D.W., Magrath, RD. 1993.** *Seasonal changes in clutch size in British birds.* *Journal of Animal Ecology* 62: 263-273.

- Culek M., (ed.) 1996.** *Biogeografické členění České republiky*. Enigma, Praha. 244 s. ISBN 8085368803.
- Delius, J.D. 1965.** *A population study of Skylarks, Alauda arvensis*. Ibis 107: 446-492.
- De Heij, M. E., van den Hout P. J., Tinbergen J. M. 2006.** *Fitness cost of incubation in Great Tits (Parus major) is related to clutch size*. Proceedings of the Royal Society B 273: 2353–2361.
- del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D. A., de Juana E. 2014.** *Handbook of the birds of the world alive*. Lynx Edicions, Barcelona.
- 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: 1193–1206.
- Doherty PF, Nichols JD, Tautin J, Voelzer JF, Smith GW, Benning DS, Bentley VR, Bidwell JK, Bollinger KS, Brazda AR, Buelna EK, Goldsberry JR, King RJ, Roetker FH, Solberg JW, Thorpe PP, Wortham JS 2002.** *Sources of variation in breeding-ground fidelity of mallards (Anas platyrhynchos)*. Behavioral Ecology 13: 543–550.
- Dow, H. & S. Fredga 1983.** *Breeding and natal dispersal of the Goldeneye, Bucephala clangula*. Journal of Animal Ecology 52: 681-695.
- Drilling, N. E. & C. F. Thompson. 1988.** *Natal and breeding dispersal in House Wrens (Troglodytes aedon)*. Auk 105: 480-491.
- Dunning, J.B. Jr. 1993.** *CRC handbook of avian body masses*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- DuRant S. E., Hopkins W. A., Walters J. R., Hepp G. R. 2013.** *Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds*. Biological Reviews 88: 499–509.
- Ericson P. G. P. 2008.** *Current perspectives on the evolution of birds*. Contributions to Zoology 77: 109-116.
- Figuerola J. & A. J. Green. 2004.** *A comparative study of egg mass and clutch size in the Anseriformes*. Journal of Ornithology 147: 57-68.
- Flint P. L., Grand J. B., Sedinger J. S. 1996.** *Allocation of limited reserves to a clutch: a model explaining the Lack of a relationship between clutch size and egg size*. Auk 113: 939-942.
- Forero M. G., Donazar J. A., Blas J., Hiraldo F., 1999.** *Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the Black Kite*. Ecology 80: 1298–1310.

- Fournier J. & R. Arlettaz. 2001.** *Food provision to nestlings in the Hoopoe Upupa epops: implications for the conservation of a small endangered population in the Swiss Alps.* *Frontiers in Ecology and the Environment* 143: 2-10.
- Fry H., Keith S., Emil K., 1988.** *The Birds of Africa*, vol I à IV. Edition C. Urban, Academic Press.
- Gauthier G. 1990.** *Philopatry, nest-site fidelity, and reproductive performance in Buffleheads.* *Auk* 107(1): 126-132.
- Garnett S. T. 1992.** *An action plan for Australian birds.* Canberra: Australian Parks and Wildlife.
- Geoffrey R. G. & D. F. DeSante. 1990a.** *Incidence and determinants of double brooding in Wrentits.* *Condor* 92: 67-75.
- Glutz von Blotzheim U. N., Bauer K. M. 1966.** *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Vol 9. Akademischer Verlag, Wiesbaden, Frankfurt am Main
- Godfray H. C. J., Partridge L., Harvey P. H. 1991.** *Clutch size.* *Annual Review Ecology* 22: 409-429.
- Goth A. 2007.** *Incubation temperatures and sex ratios in Australian brush-turkey (Alectura lathami) mounds.* *Austral Ecology* 32: 378-385.
- Grotto C. L., Morrison R. I. G., Cooke F. 1985.** *Philopatry, site tenacity, and mate fidelity in the Semipalmated Sandpiper.* *Auk* 102: 16-24.
- Grønstøl G. B. 2003.** *Mate-sharing costs in polygynous northern lapwings Vanellus vanellus.* *Ibis* 145: 203-211.
- Greenwood P. J. & P. H. Harvey. 1976.** *The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (Turdus merula L.).* *Journal of Animal Ecology* 45: 887-898.
- Greenwood P. J., Harvey P. H., Perrins C. M. 1978.** *Inbreeding and dispersal in the Great Tit.* *Nature* 271: 52-54 ex Robertson & Cooke 1999.
- Greenwood P. J. 1980.** *Mating systems, philopatry and dispersa in birds and mammals.* *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- Greenwood P. J. & P. H. Harvey. 1982.** *The natal and breeding dispersal of birds.* *Annual review of Ecology and Systematics* 13: 1-21.
- Grüll A., Grob J., Steiner S. 2007.** *Rufaktivität, Revierverhalten und Polygynie beim Wiedehopf Upupa epops im Neusiedler See-Gebiet.* *Vogelwelt* 128: 67-78.
- Gupta R. C. & I. Ahmad. 1993.** *On the clutch size, egg laying schedule, hatching patterns and stay of nestlings of indian hoopoe.* *Geobios* 20: 148-150.

- Guillemain M., Fuster J., Lepley M., Mouronval J., Massez G. 2009.** *Winter site fidelity is higher than expected for Eurasian Teal *Anas crecca* in the Camargue.* *Bird Study* 56: 2, 272-275.
- Haas C. A. 1990.** *Breeding ecology and site fidelity of American Robins, Brown Thrashers, and Loggerhead Shrikes in shelterbelts in North Dakota.* Ph.D. dissertation, Cornell University, Ithaca, New York.
- Haas C. A. 1998.** *Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach.* *Auk* 115: 929-936.
- Hanssen S. A., Hasselquist D., Folstad I., Erikstad K. E. 2005.** *Cost of reproduction in long-lived birds: incubation effort reduces immune function and future reproduction.* *Proceedings of the Royal Society B* 272: 1039–1046.
- Harvey P. H., Greenwood P. J., Perrins C. M. 1979.** *Breeding area fidelity of Great Tits (*Parus major*).* *Journal of Animal Ecology* 48: 305-313.
- Harvey P. H., Greenwood P. J., Campbell B., Stenning M. J. 1984:** *Breeding dispersal of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*).* *Journal of Animal Ecology* 53: 727-736.
- Harvey P. H., Stenning J. M., Campbell B. 1985.** *Individual variation in seasonal breeding success of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*).* *Journal of Animal Ecology* 54: 391-398.
- Haftorn S. & E. R. Reinertsen. 1985.** *The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*).* *Auk* 102: 470–478.
- Hepp G. R. & R. A. Kennamer. 1992.** *Characteristics and consequences of nest-site fidelity in wood ducks.* *Auk* 109: 812-818.
- Hepp G. R., Kennamer R. A., Johnson M. H. 2006.** *Maternal effects in Wood Ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype.* *Functional Ecology* 20: 307–314.
- Hepp G. R. & R. A. Kennamer. 2012.** *Warm is better: incubation temperature influences apparent survival and recruitment of wood ducks (*Aix sponsa*).* *PLoS One* 7(10), e47777.
- Hendricks P. 1997.** *Geographical trends in clutch size: A range-wide relationship with laying date in American Pipits.* *Auk* 114: 773-778.
- Hinde R. A. 1956.** *The biological significance of the territories of birds.* *Ibis* 98: 340-369.
- Hochachka W. & J. N. M. Smith. 1991.** *Determinants and consequences of nestling condition in Song Sparrows).* *Journal of Animal Ecology* 60: 995–1008.

- Hoffmann J., Postma E., Schaub M. 2015.** *Factors influencing double brooding in Eurasian hoopoes *Upupa epops**. *Ibis* 157: 17–30.
- Howard W. E. 1960.** *Innate and environmental dispersal of individual vertebrates*. *American Midland Naturalist* 63: 152- 161.
- Hogstedt G. 1981.** *Should there be a positive or a negative correlation between survival of adults in a bird population and their clutch size?* *American Midland Naturalist* 118: 568-571.
- Hudec K. et al., 1983.** *Fauna ČSSR, Ptáci III(I)*, Academia, Praha.
- Husby A., Kruuk L. E. B., Visser M. E. 2009.** *Decline in the frequency and benefits of multiple brooding in great tits as a consequence of a changing environment*. *Proceedings of the Royal Society B* 276: 1845–1854.
- Hustings F. 1997.** *Upupa epops, Hoopoe*. In: Hagemeyer WJM, Blair MJ (eds) *The EBCC Atlas of European breeding birds: their distribution and abundance*. Poyser, London, pp 438–439.
- Hussell D. J. T. 1985.** *Clutch size, daylength, and seasonality of resources: comments on Ashmole's hypothesis*. *Auk* 102: 632-634.
- Chernetsov N., Chromik W., Dolata P. T., Profus P., Tryjanowski P. 2006.** *Sex-related natal dispersal of white storks (*Ciconia ciconia*) in Poland: how far and where to?* *Auk* 123: 1103–1109.
- Christians J. K. 2000.** *Trade-offs between egg size and number in waterfowl: an interspecific test of the van Noordwijk and de Jong model*. *Functional Ecology* 14: 497-501.
- Chytrý M., Kučera T., Kočí M. 2001.** *Katalog biotopů České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR Praha, 304 p.
- Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V., Lustyk P. 2010.** *Katalog biotopů České republiky*. 2. vydání. 448 str. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Ioset A. 2007.** *The importance of bare ground for terrestrially foraging insectivorous farmland birds: a case study of the endangered Hoopoes (*Upupa Epops*)*. Diploma Thesis, University of Berne.
- Johnson M. L. & M. S. Gaines. 1990.** *Evolution of dispersal: Theoretical models and empirical tests using birds and mammals*. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 449–480.
- Johnson K. & J. M. Marzluff. 1990.** *Some problems and approaches in avian mate choice*. *Auk* 107: 296-304.
- Kennamer R. A. & G. R. Hepp. 1987.** *Frequency and timing of second broods in Wood Ducks*. *Wilson Bulletin* 99: 655–662.

- Kendeigh S. C., 1952.** *Parental care and its evolution in birds.* Illinois Biological Monographs 22: 1-358.
- Křištofík J., Mašán P., Šustek Z., Nuhličková S. 2012.** *Arthropods (Acarina, Coleoptera, Siphonaptera) in nests of hoopoe (Upupa epops) in Central Europe.* Biologia 68: 155-161.
- Koenig W. D. & F. A. Pitelka. 1979.** *Relatedness and inbreeding avoidance in the communally nesting Acorn Woodpecker.* Science 206: 1103- 1105.
- Lack D. 1968.** *Ecological Adaptations for Breeding in Birds.* Methuen, London, XII + 409 pp.
- Lack D. 1947.** *The significance of clutch size.* Ibis 89: 302-52.
- Lepage D., Gauthier G., Desrochers A. 1998.** *Larger clutch size increases fledging success and offspring quality in a precocial species.* Journal of Animal Ecology 67: 210-216.
- Lidicker W. Z., Jr. 1975.** *The role of dispersal in the demography of small mammals.* Pages 103-128 in F. B. Golley, K. Petruszewicz, and L. Ryszkowski, eds. *Small mammals: their productivity and population dynamics.* Cambridge University Press, New York.
- López-López P., García-Ripollés C., Urios V. 2014b.** *Individual repeatability in timing and spatial flexibility of migration routes of trans-Saharan migratory raptors.* Current Zoology 60: 642-652.
- Mackovčín P., Jatiová M., Demek J., Slavík P. 2007.** *Brněnsko. Chráněná území ČR, svazek IX.* AOPK ČR, Ekocentrum Brno a VÚKOZ, Praha, 930 s.
- Marilä J. & E. Svensson. 1997.** *Are fat reserves in migratory birds affected by condition in early life?* Journal of Avian Biology 28: 279–286.
- Martín-Vivaldi M., Palomino J.J., Soler M., Soler J.J. 1999.** *Determinants of reproductive success in the Hoopoe (Upupa epops), a hole-nesting non-passerine bird with asynchronous hatching.* Bird Study 46:205–216.
- Martín-Vivaldi M., Martínez J. G., Palomino J. J., Soler M. 2002.** *Extrapair paternity in the hoopoe (Upupa epops): an exploration of the influence of interactions between breeding pairs, non-pair males and strophe length.* Ibis 144: 236-247.
- Martín-Vivaldi M., Ruiz-Rodríguez M., Méndez, M., Soler J. J. 2006.** *Relative importance of factors affecting nestling immune response differs between junior and senior nestlings within broods of hoopoes Upupa epops.* Journal of Avian Biology 37: 467-476.
- Martin T. E., Martin P. R., Olson C. R., Heidinger B. J., Fontaine J. J. 2000.** *Parental care and clutch size in North and South American birds.* Science 287: 1482-1485.

- Martin T. E., Auer S. K., Bassar R. D., Niklison A. M., Lloyd P. 2007.** *Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature.* *Evolution* 61: 2558–2569.
- Maumary L., Vallotton L., Knaus P. 2007.** *Die Vögel der Schweiz.* Schweizerische Vogelwarte, Sempach, und Nos Oiseaux, Montmollin.
- Mistry J. 2015.** *Avifaunal diversity in and around Berhampore, Murshidabad district, West Bengal, India.* *International Journal of Fauna and Biological Studies* 2(4): 6-10.
- Murphy M. T. 1996.** *Survivorship, breeding dispersal and mate fidelity in Eastern Kingbirds.* *Condor* 98: 82-92.
- Nakagawa S., Gillespie D. O. S., Hatchwell B. J., Burke T. 2007a.** *Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population.* *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1674-1681.
- Neuhäuslová Z. et al., 1998.** *Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky – Map of potential Natural Vegetation of the Czech Republic,* Academia, Praha, 341 p.
- Neuchterlein G. L. & D. Buitron. 2002.** *Nocturnal egg neglect and prolonged incubation in the red-necked grebe.* *Waterbirds* 25: 485–491.
- Newton I. & M. Marquiss. 1982.** *Fidelity to breeding area and mate in sparrowhawks *Accipiter nisus*.* *Journal of Animal Ecology* 51: 327-341 ex Greenwood 1982.
- Newton I. 1998.** *Population Limitation in Birds.* Academic Press, San Diego.
- Newton I. 2001b.** *Causes and consequences of breeding dispersal in the Sparrowhawk *Accipiter nisus*.* *Ardea* 89: 143–154.
- Newton I. 2003.** *Speciation and biogeography of birds.* Academic Press, London.
- Newton I. & K. Brockie. 2008.** *The migration ecology of birds.* Academic Press, London.
- Nuhlíčková S., Krištín A., Degma P., Hoi H. 2016.** *Variability in nesting diet of European Hoopoes: annual and sampling effect.* *Folia Zoologica* 65: 189-199.
- Oehlschlaeger S. & T. Ryslavy. 2002.** *Brutbiologie des Wiedehopfes *Upupa epops* auf den ehemaligen Truppenübungsplätzen bei Jüterbog.* *Vogelwelt* 123: 171–188.
- Oring L. W. & D. B. Lank. 1982.** *Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous Spotted Sandpiper.* *Behavioral Ecology Sociobiology* 10: 185-191.

- Owen M. & J. M. Black. 1990.** *Waterfowl Ecology*. Blackie & Sons, London.
- Payne R. B. & L. L. Payne. 1993.** *Breeding dispersal in Indigo Buntings: Circumstances and consequences for breeding success and population structure*. *Condor* 95: 1-24.
- 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: 518-536.
- Parejo D. & E. Danchin. 2006.** *Brood size manipulation affects frequency of second clutches in the blue tit*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 184-94.
- Pasinelli G., Müller M., Schaub M., Jenni L. 2007.** *Possible causes and consequences of philopatry and breeding dispersal in red-backed shrikes *Lanius collurio**. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1061-1074.
- Pärt T. & L. Gustafsson 1989.** *Breeding dispersal in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*): Possible causes and reproductive consequences*. *Journal of Animal Ecology* 58: 305-320.
- Pärt T. 1991.** *Philopatry pays: a comparison between collared flycatcher sisters*. *American Naturalist*, 138: 790-796.
- Ralls K. 1976.** *Mammals in which females are larger than males*. *Quarterly Review of Biology* 51: 245-276.
- Reid J. M., Monaghan P., Nager R. G. 2002.** *Incubation and the costs of reproduction*. In *Avian Incubation: Behavior, Environment, and Evolution* (ed. D. C. Deeming), pp. 314-325. Oxford University Press, New York.
- Reichlin T. S., Schaub M., Menz M. H., Mermod M., Portner P., Arlettaz R., Jenni L. 2009.** *Migration patterns of Hoopoe *Upupa epops* and Wryneck *Jynx torquilla*: an analysis of European ring recoveries*. *Journal of Ornithology* 150(2): 393-400.
- Ricklefs R. E. 1980.** *Geographical variation in clutch size among Passerine birds – Ashmole's hypothesis*. *Auk* 97: 38-49.
- Robertson G. J. & F. Cooke. 1999.** *Winter philopatry in migratory waterfowl*. *Auk* 116: 20-34.
- Rohwer F. C. & M. G. Anderson. 1988.** *Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in waterfowl*. Pp. 187-221 in R. E. Johnson, ed. *Current Ornithology*. Vol. 5. Plenum Press, Lawrence, KS.
- Rowley I. 1983.** *Re-mating in birds*. Pp. 331-360 in *Mate choice* (P. Bateson, Ed.), Cambridge University Press, England.

- Senar J. C., Burton P. J. K., Metcalfe N. B. 1992.** *Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relationship with body condition.* *Ornis Scandinavica* 23(1): 63–72.
- Senner N. R., Hochachka W. M., Fox J. W., Afanasyev V. 2014.** *An Exception to the Rule: Carry-Over Effects Do Not Accumulate in a Long-Distance Migratory Bird.* *PLoS ONE* 9(2): e86588.
- Sedinger J. S., Flint P. L., Lindberg M. S. 1995.** *Environmental influence on life – history traits: growth, survival, and fecundity in Black Brant (*Branta bernicla*).* *Ecology* 76: 2404 – 2414.
- Schieck J. O. & S. J. Hannon 1989.** *Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory.* *Oecologia* 81: 465-472.
- Schaad M. 2002.** *Influence of weather conditions on chick provisioning activity in the Hoopoe (*Upupa e. epops*).* Diplomarbeit, Universität Bern.
- Schaub M. & J. Von Hirschheydt. 2009.** *Effect of current reproduction on apparent survival, breeding dispersal, and future reproduction in barn swallows assessed by multistate capture-recapture models.* *Journal of Animal Ecology* 78: 625–635.
- Schmid H., Luder R., Naef-Daenzer B., Graf R., Zbinden N. 1998.** *Atlas des oiseaux nicheurs de Suisse. Distribution des oiseaux nicheurs en Suisse et au Lichtenstein en 1993–1996.* Station ornithologique suisse, Sempach.
- Skead C. J. 1950.** *A study of the African hoopoe.* *Ibis* 92: 434-463.
- Stejskalová L. 2001.** *Odhad tělesné kondice u ptáků – literární review.* *Sylvia* 37: 3–16.
- Svensson L. et al. 2012.** *Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu.* 2. vyd. Ševčík, Praha.
- Swanson D. L., Liknes E. T., Dean K. L. 1999.** *Differences in migratory timing and energetic condition among sex/age classes in migrant Ruby-crowned Kinglets.* *Wilson Bulletin* 111(1): 61–69.
- Switzer P. V. 1993.** *Site fidelity in predictable and unpredictable habitats.* *Evolutionary Ecology* 7: 533–555.
- Šťastný K. & V. Bejček. 2003.** *Červený seznam ptáků v České republice.* In: Plesník J., Hanzal J. & Brejšková L. (eds): *Červený seznam obratlovců České republiky.* *Příroda* 22: 95–110.
- Šťastný K., Bejček V., Hudec K. 2006.** *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2001–2003.* Aventinum, Praha. 464 s.

- Tinbergen J. M. & Ch. Both. 1999.** *Is clutch size individually optimized?* Behavioral Ecology 10: 504-509.
- Travis J. M. J. & C. Dytham. 1999.** *Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal.* Proceedings of the Royal Society of London series B 266: 723-728.
- Van Wijk R. E., Bauer S., Schaub M. 2016.** *Repeatability of individual migration routes, wintering sites, and timing in a long-distance migrant bird.* Ecology and evolution 6: 8679-8685.
- Vardanis Y., Klaassen R. H. G., Strandberg R., Alerstam T. 2011.** *Individuality in bird migration: routes and timing.* Biology Letters 7: 502-505.
- Verboven N., Tinbergen J. M., Verhulst S. 2001.** *Food, reproductive success and multiple breeding in the great tit Parus major.* Ardea 89: 387-406
- Westneat D. F., Sherman P. W., Morton M. L. 1990.** *The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds.* Current ornithology, Vol. 7. Plenum Press, New York.
- Weimerskirch H., Barbraud C., Lys P. 2000a.** *Sex differences in parental investment and chick growth in Wandering Albatross: fitness consequences.* Ecology 81: 309- 318.
- White G. C. & K. P. Burnham. 1999.** *Program MARK: survival estimation from populations of marked animals.* Bird study 46: 120-139.
- Wilson E. O. 1976:** *Sociobiology.* Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Winker K. 1995.** *Autumn stopover on the isthmus of Tehuantepec by woodland Nearctic-Neotropical Migrants.* Auk 112(3): 690-700.
- Włodarczyk R., Wieloch M., Czyż S., Dolata P. T., Minias P. 2013.** *Natal and breeding dispersal in Mute Swans Cygnus olor: influence of sex, mate switching and reproductive success.* Acta Ornithologica 48: 237-244.
- Yoder J. M., Marschall A. E., Swanson A. D. 2004.** *The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse.* Behav. Ecol. 15:469-476.
- Yong W. & F. R. Moore. 1997.** *Spring stopover of intercontinental migratory trushes along the northern coast of the Gulf of Mexico.* Auk 114(2): 263-278.
- Zimmerman J. L. & E. J. Finck. 1989.** *Philopatry and correlates of territorial fidelity in male Dickcissels.* North American Bird Bander 14: 83-85.

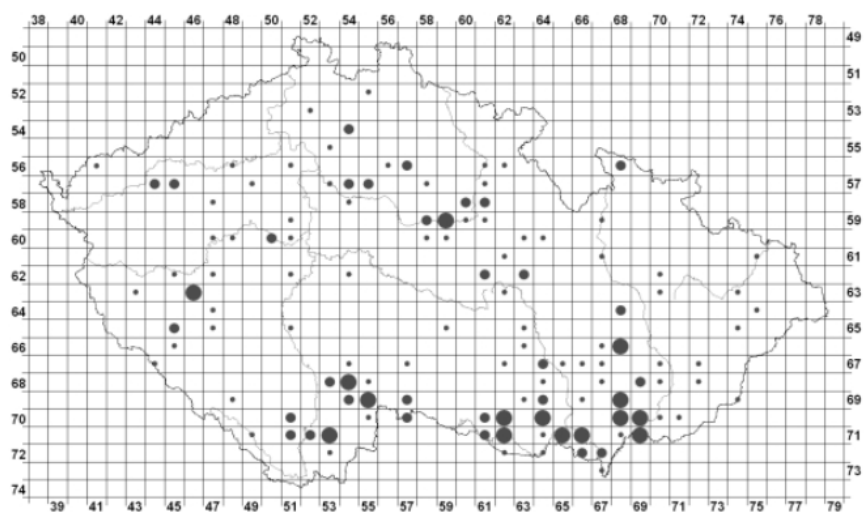
12.1 Internetové zdroje:

Maps.cz. [online]. [cit. 2013-06-16]. Dostupné z: <http://mapy.cz/>

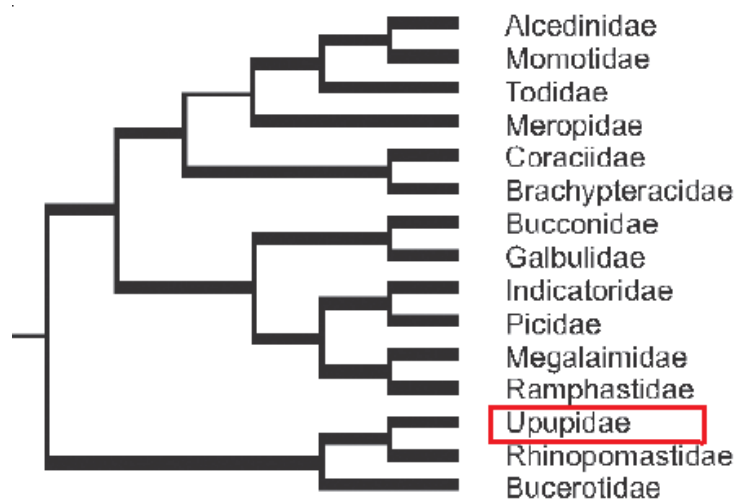
Maps.Google. [online]. [cit. 2013-06-16]. Dostupné z: <https://maps.google.com/>

Kadlíková L., 2005. *CHKO Pálava* [online]. [cit. 2014-01-2]. Dostupné z: <http://www.priroda.cz/clanky.php?detail=363>

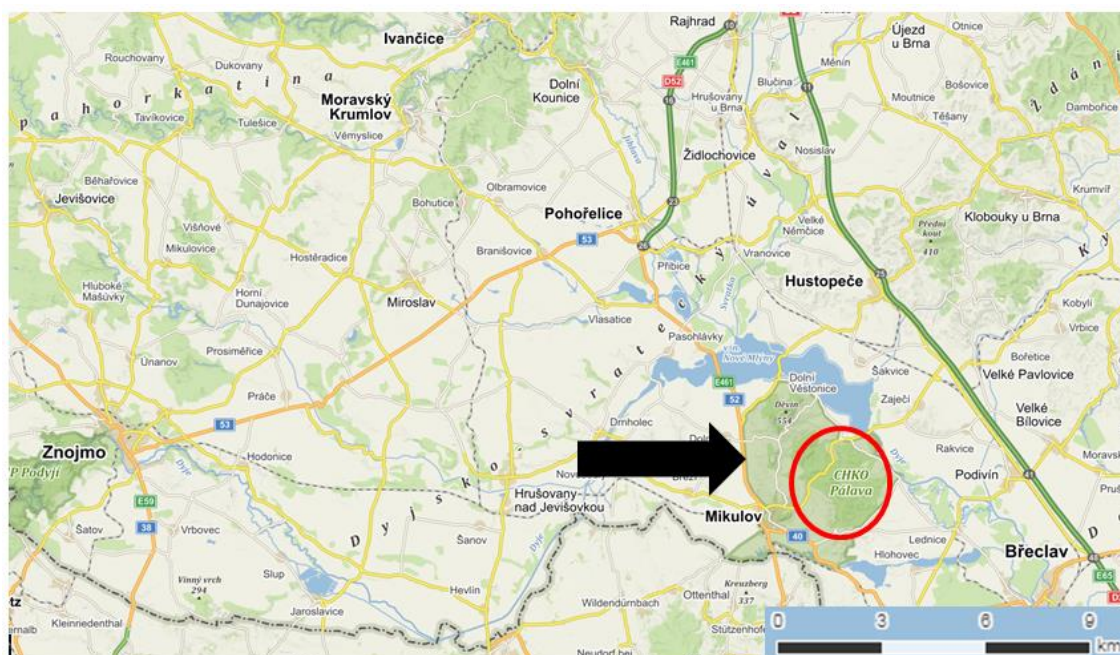
13 Příloha



Obr. 1.: Mapa zobrazuje místa přirozeného výskytu dudka chocholatého *Upupa epops* v ČR Pozn.: ● možné hnízdění ● pravděpodobné hnízdění ● prokázané hnízdění (Šťastný et al. 2006).



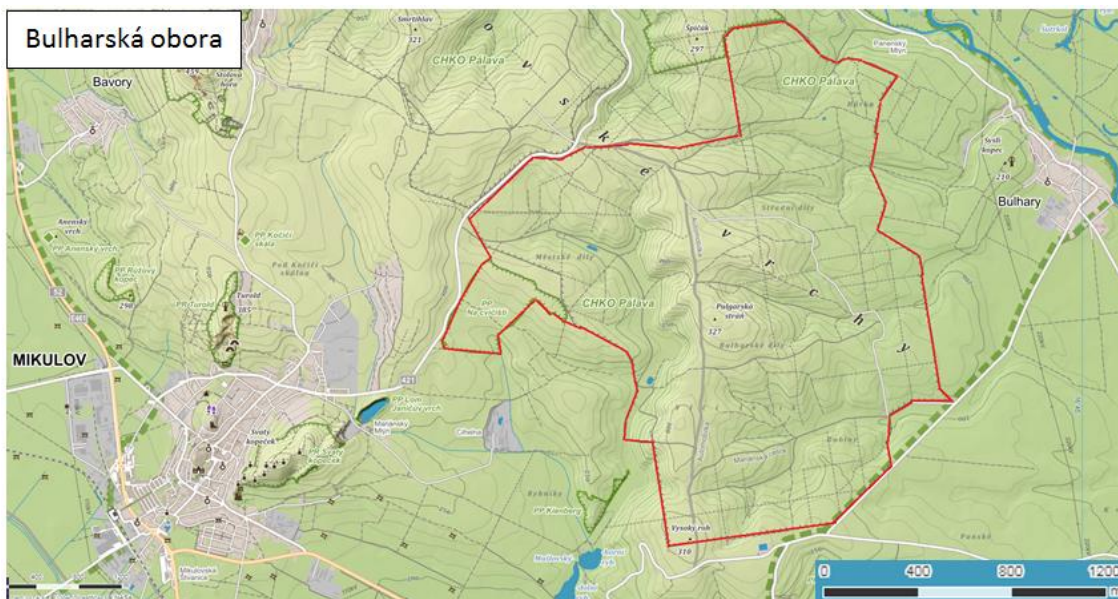
Obr. 2.: Fylogenetický strom ukazující úroveň příbuznosti čeledi *Upupidae* s dalšími skupinami (dle Ericson 2008).



Obr. 3.: Černá šipka ukazuje přibližnou oblast výskytu studované oblasti na jižní Moravě. (zdroj: www.maps.google.com).



Obr. 4.: Červenou barvou ohraničená plocha znázorňuje oblast terénního výzkumu, Klentnická obora.



Obr. 5.: Červenou barvou ohraničená plocha znázorňuje oblast terénního výzkumu, Bulharská obora



Obr. 6.: Obrázek charakterizuje nízkou strukturu bylinného patra typickou pro otevřené prostranství uvnitř obory; Illich T., 2011.



Obr. 7.: Ukázka uměle vytvořené dutiny. Foceno Nikon D3300, Illich T., 2018.



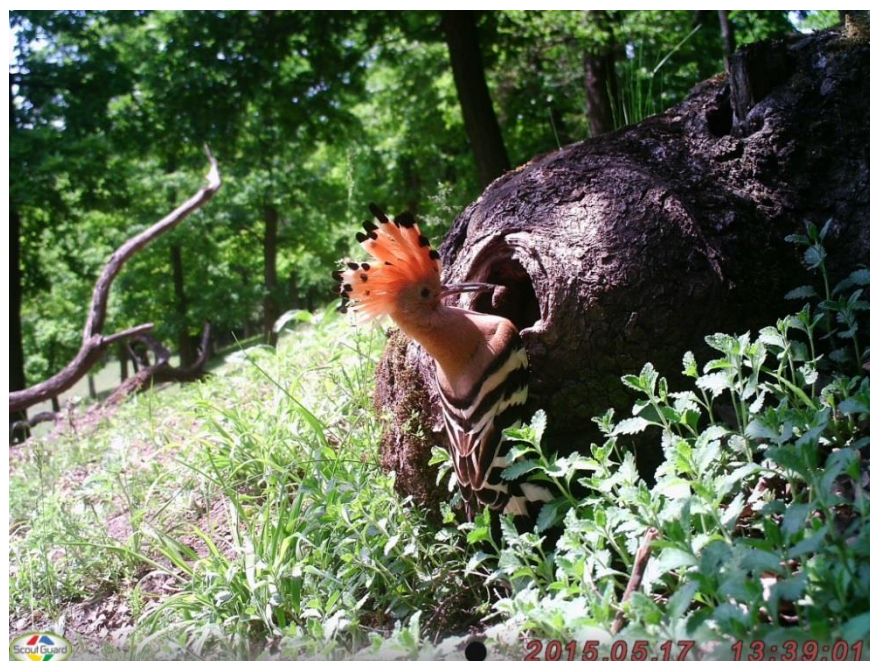
Obr. 8.: Ukázka hnízdní budky instalované v partii lesa s nedostatkem přírodních přirozených dutin. Foceno Nikon D3300, Illich T., 2018.



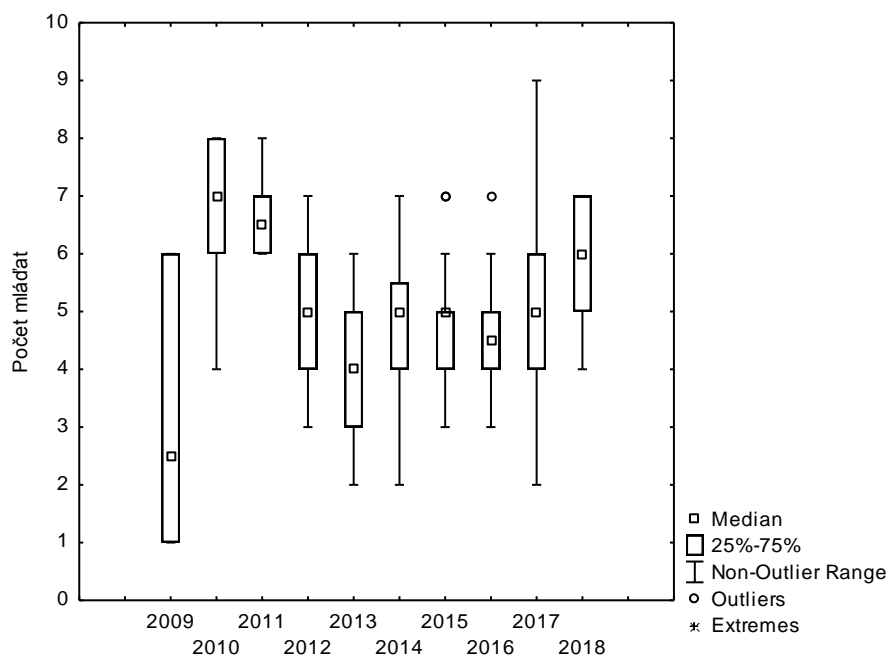
Obr. 9.: Jedna z metod vážení mlád'at na digitální váze MyWeigh Triton T3. Foceno Nikon D3300, Illich T., 2018.



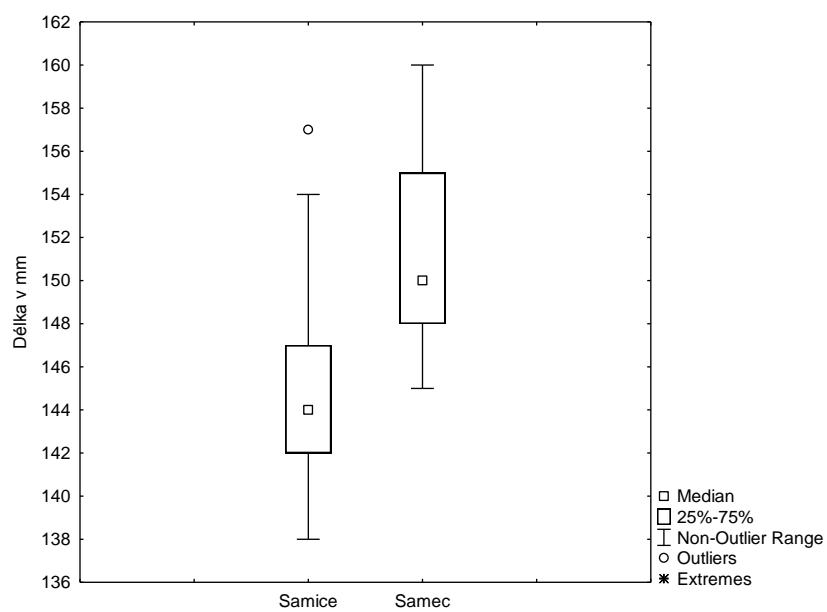
Obr. 10.: Bílá skvrna na 1. ruční letce (oranžová šipka ukazující velikost bílé skvrny). Foceno Nikon D3300, Illich T., 2010.



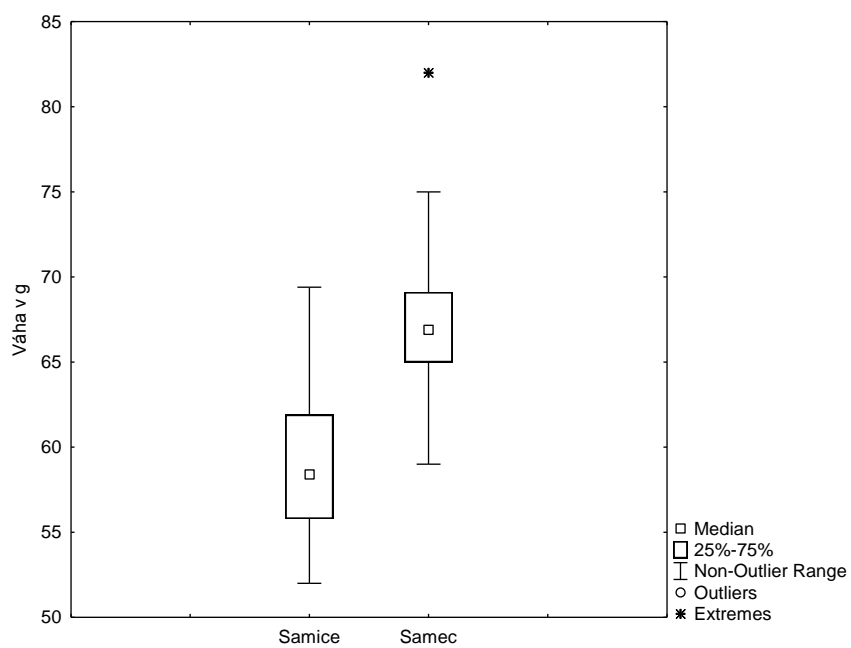
Obr. 11.: Ilustrační obrázek, foceno fotopastí Scout Guard SG570, 2015



Obr. 15.: Na grafu jsou znázorněny počty mláďat v jednotlivých letech, od roku 2009 až 2018. Do výsledků byla započítávána pouze data z prvního hnízdního období.



Obr. 20.: Rozdíl velikosti křídla mezi samicí a samcem



Obr. 21.: Rozdíl v hmotnosti mezi samicí a samcem

typ věrnosti	anglický termín	charakteristika
věrnost rodišti	natal philopatry	mladí jedinci se po úspěšném přezimování vracejí do rodných lokalit a pokoušejí se zde znaházdit; u stálých druhů setrvávání a hnízdění v místě rodiště
věrnost hnízdišti	breeding (site) fidelity, breeding philopatry	dospělí jedinci se po úspěšném přezimování vracejí na místa, kde hnízdili v předcházející sezóně; u stálých druhů meziroční setrvávání a hnízdění na tamtéž místě
věrnost zimovišti	wintering site fidelity	jedinci zimují ve stejných lokalitách jako v předešlé sezóně
věrnost partnerovi	mate fidelity	jedinci hnízdí se stejným partnerem jako v předcházející sezóně
věrnost tahovým zastávkám	stopover site fidelity	jedinci se při migraci zastavují na stejných odpočinkových místech jako v předešlé sezóně

Tab. 1.: Typy věrností a jejich charakteristiky (Greenwood 1980).

Rok:	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	Celkem
Kroužkování add	3	6	4	6	10	15	5	17	8	13	15	4	14	8	128
Kontroly add	0	0	0	0	1	2	6	6	12	5	15	12	16	14	89
Kroužkování pulli	0	2	6	12	20	48	40	58	50	56	108	80	129	106	715
Kontroly pulli	0	0	0	0	0	0	4	1	5	4	6	9	8	10	47
Nalezená hnízda	1	1	2	5	7	8	6	14	14	13	23	18	26	19	157
Odchytení celkem	3	8	10	18	31	65	55	82	75	78	144	105	166	138	978

Tab. 2.: Základní přehled odchyťů, kroužkování a kontrol v letech 2005–2018; add-dospělý ptáci, pulli-mláďata.

Hmotnost samice	Křídlo	Snůška	Kondice
64,4	154	6	1,8106
58	149	2	-2,9959
64,9	147	8	4,5415
55,7	147	6	-4,6585
58,1	144	7	-1,3024
55,1	139	6	-2,7089
55	140	5	-3,1276
55,8	145	4	-3,9211
62,3	148	4	1,6228
58,1	144	7	-1,3024
59,7	145	5	-0,0211
55	146	4	-5,0398
55,8	140	9	-2,3276
56	141	7	-2,4463
65	145	5	5,2789
62,4	143	3	3,3163
54,5	138	7	-2,9902
61,3	142	8	2,535
53,4	142	8	-5,365
61	143	5	1,9163
62	142	5	3,235
62,1	143	5	3,0163
65,1	147	6	4,7415
58	148	3	-2,6772
57	144	5	-2,4024
58,4	144	6	-1,0024
52	145	3	-7,7211
57,6	157	8	-5,9455
69	144	6	9,5976
61,9	145	7	2,1789
60,5	142	7	1,735
58	139	5	0,1911
61,9	138	5	4,4098
59,2	144	7	-0,2024
56,7	147	4	-3,6585
55,8	143	4	-3,2837
55,5	144	6	-3,9024
55	139	5	-2,8089
55,5	138	5	-1,9902
69,4	148	6	8,7228
55	138	4	-2,4902
60	141	5	1,5537

58	144	3	-1,4024
56,9	139	6	-0,9089
69,2	145	6	9,4789
56,9	139	6	-0,9089
60	144	6	0,5976
57	145	4	-2,7211
59,5	139	4	1,6911
62	139	4	4,1911
61	149	4	0,0041
64,7	145	7	4,9789
60,4	148	7	-0,2772
56,8	144	9	-2,6024
61,5	147	4	1,1415
61,7	149	6	0,7041
61,2	143	7	2,1163
55	140	4	-3,1276
61,4	140	6	3,2724
61,2	144	6	1,7976
55,8	143	7	-3,2837

Tab. 3.: Základní morfologické údaje. Uvedena je váha, délka křídla, snůška a kondice samic.