

**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI**

**Přírodovědecká fakulta**

**Katedra zoologie a ornitologická laboratoř**



**Načasování ptačí migrace: příčiny a následky**

Bakalářská práce

**Martin Zemánek**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Prezenční studium

Vedoucí práce: **Mgr. Miloš Krist, PhD**

Olomouc 2015

## **Bibliografická identifikace**

Jméno a příjmení autora: Martin Zemánek

Název práce: Načasování ptačí migrace: příčiny a následky

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, PhD

Rok obhajoby práce: 2015

Počet stran: 32

Počet příloh: 0

Jazyk: český

## **Abstrakt:**

Tato bakalářská práce je literární rešerše na téma načasování ptačí migrace. Doba odletu migrantů může být ovlivněna různými aspekty. Ty mohou být jak vnějšího, tak také vnitřního charakteru. K nejdůležitějším vnějším faktorům patří délka slunečního dne, která spouští kaskádu vnitřních hormonálních procesů. Dalším vnějším činitelem se značným vlivem na dobu příletu na hnízdiště či odletu z hnízdiště je teplota. Ta více ovlivňuje migranty na krátkou vzdálenost, protože mohou díky bližším zimovištím lépe reagovat na aktuální teplotu na hnízdišti. Dalším ukazatelem, který se k vysvětlení doby příletů používá, je index North Atlantic Oscillation (NAO). Tato hodnota sumarizuje klimatické podmínky do jediné hodnoty. Podobně jako teplota i NAO hodnota lépe vysvětluje přílety migrantů na krátkou vzdálenost. K vnitřním vlivům, které načasování migrace ovlivňují, patří zejména stáří jedince. Ve většině případů mladí jedinci odlétají z hnízdišť dříve a naopak na jaře přilétají později. Rozdíl v době příletu nacházíme i v závislosti na pohlaví, kdy jsou na hnízdišti první samci. Dále se v práci zabývám vlivem hormonů a genetickou výbavou.

**Klíčová slova:** Ptačí migrace, Načasování, Rozhodnutí o odletu, Přílet, Hormony, Stáří, Pohlaví, Fotoperioda

## **Bibliographical identification**

Author's first name and surname: Martin Zemánek

Title: Timing of bird migration: causes and consequences

Type of thesis: Bachelor

Department: Dept. of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

The year of presentation: 2015

Number of pages: 32

Number of appendices: 0

Language: Czech

## **Abstract:**

This bachelor thesis deals with an elaboration of literary research whose topic is a timing of bird migration. The precise time of migrants' departure can be affected by many external and internal factors. The most important external factor is the daylight, which causes a cascade of internal hormonal processes. Temperature is another external factor, which impacts the timing of the arrival and departure from breeding areas. Short-distance migrants which are wintering close to breeding place can better react to the current temperature of their breeding areas. Broad scale weather patterns are also a predictor of arrival time. For example the North Atlantic Oscillation (NAO), which single value summarizes all climatic conditions. The time of short-distance migrants' arrival is best described by temperature as well as the value of NAO. Among the internal factors, which influence the timing of migration, the age of a bird is especially important. In most cases, younger birds leave the breeding areas sooner, but they arrive later during the spring. The difference in arrival time depends on the sex because males come first to the breeding grounds. Furthermore, the thesis deals with the influence of hormones on the genetic make-up.

**Key words:** Bird migration, Timing, Departure decision , Arrival, Hormones, Age, Sex, Photoperiod

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně a použil pouze pramenů,  
které jsou uvedeny v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne .....

.....

Martin Zemánek

## **Poděkování**

Rád bych poděkoval vedoucímu své práce Mgr. Miloši Kristovi, Ph.D. za pomoc a trpělivost při vedení mé práce. Dále bych chtěl poděkovat své mamince, bez jejíž finanční podpory by tato práce nevznikla.

## Obsah:

Úvod .....	7
Vnější vlivy ovlivňující migraci .....	8
1. Délka dne .....	8
2. Teplota .....	9
3. NAO .....	10
4. Změna klimatu .....	10
5. Vítr .....	12
6. NDVI.....	13
7. Vnitrodruhové a mezidruhové vztahy .....	13
Vnitřní vlivy ovlivňující načasování migrace .....	16
1. Stáří .....	16
2. Pohlaví .....	17
3. Zdraví .....	19
4. Tučnost .....	20
5. Pelichání .....	21
6. Rodičovská péče .....	22
7. Hormony .....	22
8. Geny .....	24
Závěr .....	25
Seznam použité literatury .....	27

## Úvod:

Migrace je definována jako přesun z jednoho místa na druhé. V užším pojetí pak jde o přesun z hnízdiště na zimoviště a zpět (Berthold, 2001). Důvodem k podniknutí takovéto náročné cesty je vyšší reprodukční úspěch v místě hnízdiště. K tomu dochází z důvodu snížení konkurence o potravu. Ve vyšších zeměpisných šířkách je v létě díky delším dnům více potravy a dále i nižší predatorní tlak. Migranty nacházíme jak u zástupců hmyzu, ryb, mořských želv a savců. Nejdále se však v migraci dostali ptáci. Díky schopnosti letu dokáží za poměrně krátkou dobu přeletět z jednoho kontinentu na druhý. Let je pak energeticky nejvýhodnější způsob přepravy na dlouhé vzdálenosti v porovnání s chůzí, nebo plaváním. Ročně tak ze severní polokoule na své zimoviště v Africe a Jižní a Střední Americe odlétá více jak osm miliard ptáků. Nejvýznamnějšími tahovými systémy jsou palearktisko-afrotropický, neoarktisko-neotropický a asijsko-australskoasijský (Newton, 2008; Trnka a Grim, 2014).

K migraci může docházet pravidelně každý rok, kdy po hnízdním období ptáci odlétají na zimoviště. Není však vhodné hovořit o podzimním a jarním tahu, neboť spousta druhů přilétá na zimoviště ještě v průběhu zimy, a naopak odlétá v létě (Berthold, 2001). V této práci však těchto termínů používám, neboť se jedná o zavedené a běžně používané pojmy. Tažné druhy pak rozdělujeme na migranty na krátké a dlouhé vzdálenosti. Migranti na krátké vzdálenosti létají v rámci tahu stovky kilometrů v rámci jednoho kontinentu, naopak migranti na dlouhé vzdálenosti migrují tisíce kilometrů a přelétají z jednoho kontinentu na druhý (Newton, 2008). K migraci však nemusí docházet každý rok pravidelně. Iruptivní migranti reagují na aktuální podmínky a při nedostatku potravy na hnízdišti ve velkých počtech odlétají zimovat na jiné lokality. Tento typ migrace pak můžeme pozorovat například u pěnkavy jikavce (*Fringilla montifringilla*), nebo u brkoslava severního (*Bombycilla garrulus*). Podobně i u nomádismu reagují ptáci na aktuální podmínky v místě výskytu. Při nedostatku potravy také odlétají na jiné místo, avšak na těchto místech se zdržují tak dlouho, jak je to možné a dokonce zde i hnízdí. Typickým příkladem nomádického druhu je pak křivka obecná (*Loxia curvirostra*) (Berthold, 2001; Newton, 2008).

V této bakalářské práci se snažím popsat hlavní vlivy, které mohou mít na načasování migrace vliv. Jedná se jak o vnější spouštěče, mezi které patří zejména délka dne a teplota, tak i samotné vnitřní vyladění jedince, na kterém se mimo jiné podílí genetické a hormonální vlivy. V obou případech se zabývám jak podzimním tahem na zimoviště, tak také jarním odletem na hnízdiště.

## Vnější vlivy ovlivňující migraci:

Správné načasování migrace je řízeno zejména vnějšími vlivy, které spouští kaskádu vnitřních pochodů. Environmentální podmínky také ovlivňují načasování migrace prostřednictvím dostupností zdrojů. A to zejména u migrantů na krátké vzdálenosti. Ti například svoji dobu odletu z hnízdiště upravují hlavně v závislosti na tomto faktoru. Naopak na době přiletu se významně podílí teplota na hnízdišti i podél celé migrační trasy.

### 1. Délka dne:

Pro správné načasování ptačí migrace je nejdůležitější odhadnout, kdy nastal ten správný okamžik k odletu. Při jarním tahu jsou ve zvýhodněné pozici migranti na kratší vzdálenosti, neboť dokáží aktuálně reagovat na měnící se podmínky na zimovišti. Ty jsou díky kratší vzdálenosti více či méně podobné podmínkám na hnízdišti. Migranti na dlouhou vzdálenost tuto možnost nemají. Proto správné načasování odletu závisí na určité fotoperiodě. Správná fotoperioda pak spouští cyklus endogenních pochodů, které ovlivňují jak samotnou migraci, tak i přípravu na ni (Remanofsky a Wingfield, 2007).

Přesný mechanismus ovlivňující načasování podzimní migrace není dosud zcela objasněn. Velkou roli zde budou jistě hrát i environmentální podmínky. Je však zřejmé, že dlouhé jarní dny deaktivují hypotalamo-hypofyzo-gonadoidní osu, což iniciuje (pohnízdí) pelichání a podzimní migraci (Dawson et al., 2001). Ale i samotná délka dne může mít na podzimní migraci vliv. Například strnavec bělokorunkatý (*Zonotrichia leucophrys*), který byl v zajetí vystavován dvanáctihodinovému světelnému dni, vykazoval migrační chování (Moore et al., 1982). Avšak u strnadce zimního (*Junco hyemalis*), který byl držen pod stálým světlem (1-3 Lux) a stálou teplotou docházelo v průběhu tří let k opakovanému růstu gonád, pelichání, jarnímu a podzimnímu migračnímu neklidu (Holberton a Able, 1992).

Tato stálost migračního neklidu, která není způsobena fotoperiodou, ukazuje, že migranti do značné míry využívají při svém rozhodování k odletu i vnitřních hodin. Jedinci, kteří zimují v oblasti rovníku, jsou vystaveni po celou dobu zimování obdobné fotoperiodě a i ostatní environmentální podmínky se výrazně neliší. Migranti tedy spoléhají na své vrozené vnitřní hodiny. Tito ptáci svoji citlivost pro fotoperiodu nechávají po většinu části roku vypnutou a zapínají ji pouze k správnému seřízení vnitřních hodin podle environmentálních podmínek (Newton, 2008). Cirkaanuální rytmy řízené fotoperiodou však mohou vykazovat vysoký



stupeň plasticity, což dovolí jedincům přizpůsobit odlet místním ekologickým podmínkám (potravní nabídka) na zimovištích (Saino et al., 2004). Fotoperioda je tady u mnoha migrantů důležitým spouštěcím mechanismem, který iniciuje nebo synchronizuje podřízené endogenní rytmy (Cornelius et al., 2013)

## 2. Teplota:

Teplota je faktor, který také ovlivňuje migraci. V Severní Americe je z celkové ptačí populace o 17% více druhů letících na podzim ze severu na jih za účelem přezimování, než je tomu ve stejných zeměpisných šířkách v Evropě. Tomuto rozdílu odpovídá i vyšší teplota v Evropě během zimy, která je způsobena golfským proudem (Berthold, 2001). Teplota se dále podílí na načasování jarního odletu migrantů na krátké vzdálenosti ze zimoviště. Tamní teploty úzce souvisí s teplotami na hnízdišti. Dříve přilétá z jihozápadní Evropy na své hnízdiště v západním Polsku například čejka chocholátá (*Vanellus vanellus*), nebo skřivan polní (*Alauda arvensis*), který zimuje ve středomoří (Tryjanowski et al., 2002) Teplota je tady pro tyto migranty jedním z nejdůležitějších faktorů (Hüppop a Hüppop, 2003). Migranti na dlouhé vzdálenosti však nemohou na zimovištích vědět, jaká je teplota na druhé polokouli. Avšak i u těchto jedinců může mít teplota na dobu přiletu značný vliv. A to jak přímo, neboť vyšší teplota značí lepší podmínky pro let a tím i rychlejší přesun na hnízdiště. Nebo nepřímo, kdy je celá migrační cesta příhodnější pro zisk potravy a tím se také rychlost zvýší. Avšak nejvyšší ovlivnění teplotou a dalšími klimatickými faktory je zaznamenáno u prvních vln přiletů (Tøttrup et al., 2010).

Podobný vliv teploty nacházíme u druhů hnízdících v urbánních oblastech, které jsou oproti rurálním považovány za teplejší. Například Tryjanowski et al. (2013) dokládají posun k dřívějšímu přiletu pro ptáky hnízdící v urbanistických oblastech pro 15 z 18 druhů. Pozdější migranti jsou pod větším vlivem ostatních faktorů (endogenní kontrola), než lokálních podmínek (Tøttrup et al., 2010). Naopak při podzimní migraci může nízká teplota a intenzivní srážky narušit hnízdění a tím vyvolat dřívější podzimní odlet. Například u samců jespáka obecného (*Calidris alpina*) byl zaznamenán při nízkém hnízdním úspěchu dřívější odlet o čtyři dny oproti rokům s vysokou hnízdní úspěšností (Meissner, 2014). Samotná teplota pak může během migrační cesty ovlivnit, zda pokračovat v migraci, či nikoliv. Například drozdi *Catharus*, migrující přes středozápad USA, s vyšší pravděpodobností odlétali z tahových zastávek (stopover sites), pokud teplota přes den byla alespoň 21°C (Cochran a Wikelski, 2005). Je však třeba si uvědomit, že teplota nepůsobí na ptáky

samostatně, ale v celém souboru vlastností prostředí. Na druhou stranu migranti pravděpodobně mnohem více reagují na jednotlivé faktory počasí jako teplota, vítr nebo déšť, než na dobré nebo špatné počasí jako celek (Berthold, 2001).

### **3. NAO**

Severoatlantická oscilace (North Atlantic Oscillation, NAO) je komplexní systém klimatických jevů, které vysvětlují počasí na severní polokouli. Je charakterizován změnami tlaku vzduch mezi Ponta Delgada v Azorách a Stykkisholmur na Islandu. Pozitivní NAO index znamená, že atmosférický tlak nad subtropickou částí severního atlantického oceánu je vyšší než normálně, zatímco nad severní částí oceánu je tlak naopak nižší. Rozdíl tlaků mezi těmito dvěma oblastmi přináší více bouří nad atlantický oceán a dále teplé a suché počasí nad severní a centrální Evropu (Hurrell, 1995). Opakem je pak negativní NAO index. Menší tlakový rozdíl pak přináší méně a slabší bouřky nad oceán. Nad střední Evropou se pak nachází studený vzduch a vlhký, často studený vzduch nad mediteránem (Hubálek, 2004)

Pozitivní NAO hodnota tedy odkazuje na lepší ekologické podmínky na severní polokouli. To vyvolá posunutí jarní fenologie, ptáci tedy budou při migraci přes Evropu postupovat rychleji. Kladná NAO hodnota je dále spojena s jihovýchodními větry, což velice usnadňuje tah do severní Evropy (Sinelschikova et al., 2007)

Velikou výhodou NAO pro použití při studiu ptačí migrace je fakt, že sumarizuje klimatické podmínky do jediné hodnoty. To je také důvod, proč je spousta studií založena právě na NAO. Například Hubálek (2004) při rozsáhlé studii 37 migrantů ukázal, že všichni z vybraných migrantů na krátké vzdálenosti přilétli signifikantně dříve při kladné NAO hodnotě. Naopak druhy, které zimují v Africe, NAO hodnota nijak neovlivnila. Avšak podobná studie dokazuje, že i trans-saharští migranti mohou reagovat na pozitivní NAO hodnotu (Hüppop a Hüppop, 2003)

### **4. Změna klimatu**

Klimatické podmínky na severní polokouli prodělaly ve dvacátém století největší změnu za posledních 500 let (Solomon et al., 2007). Taková rapidní změna klimatu samozřejmě přináší veliké změny v jednotlivých životních etapách všech živočichů a rostlin. Jednou z nejlépe prostudovaných otázek je změna přiletů migrantů na hnízdiště. Vhodnou pomůckou pro tyto studie jsou dlouhodobé záznamy jarních přiletů. Například na jedné z nejvýznamnějších

tahových zastávek Eliat v Izraeli. Toto místo je jedním z prvních míst po náročných bariérách, které představují jednotný 2 000 kilometrový úsek skládající se ze Sahelu, Sahary a Sinaiské poušti (Yosef a Tryjanovski, 2002). Při porovnávání prvních pozorování v obdobích 1984-1993 a 1994-2003 došlo v průměru k posunu o tři dny dříve (Yosef a Markovets, 2009). Podobné studie jsou prováděny na ostrově Helgoland v Severním moři. Zde bylo od roku 1909 okroužkováno více než 800 000 ptáků (Newton, 2008; Hüppop a Hüppop, 2011). Při jarním tahu tímto ostrovem posunuli dobu přeletu trans-saharští migranti od roku 1960 až o 17,4 dne (pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*)) (Hüppop a Hüppop, 2011).

Globální oteplování má však negativní dopad na početnost migrantů na dlouhé vzdálenosti. Posunutí doby příletu na hnízdiště, jenž se vyskytuje u většiny druhů, plně nekompenzuje fenologické změny na hnízdištích. Jelikož jsou dny, v kterých jedinci přilétají, mnohem teplejší než dříve, dochází k ekologickému nesouladu (Saino et al., 2010)

U studovaných populací nizozemských lejsků černohlavých (*Ficedula hypoleuca*) nedošlo mezi lety 1980-2000 k posunu jarního příletu na hnízdiště. Naopak se zkrátila doba mezi příletem a kladením vajec o 10 dní (Both a Visser, 2001). Díky vyšším jarním teplotám dochází k dřívějšímu olistění stromů. Tím se posunul i vrchol množství housenek, kterými lejsci krmí mláďata. V pozdější práci bylo dokázáno, že tato změna na zachycení potravního píku v době líhnutí mláďat nestačí. U těchto populací došlo i díky tomuto ekologickému nesouladu k poklesu početnosti o 90% (Both et al., 2006).

K zvyšování průměrné roční teploty však nedochází jen na severní polokouli. Migranti musí čelit vyšším teplotám i na zimovištích v Africe. Právě podmínky na zimovištích jsou jedním ze spouštěcích mechanismů, které odstartování jarní migrace značně ovlivňují. Gordo et al.(2005) ukázal, že pro migranty přilétající na NE Iberia jsou mnohem lepším prediktorem klimatické podmínky v sub-saharské Africe než v Evropě. Je-li je v Africe vysoká teplota, jarní přílet do mediteránu je opožděn a naopak při deštivém počasí v Africe jsou přílety časnější (Both et al., 2006). Oteplování v Africe s sebou přináší i problém desertifikace. Z tohoto důvodu jsou jedinci nuceni zimovat více na jihu než obvykle. V tomto novém prostředí pak čelí delší jarní fotoperiodě, což může způsobit zpoždění při jarním tahu (Both et al., 2006).

Při podzimní migraci také dochází k úpravě doby odletů. Trans-saharští migranti se snaží odletět co nejdříve, aby se vyhnuli suchému období na Sahelu (Jeni a Kéry, 2003). Naopak

dlouhý příznivý podzim dovoluje migrantům na kratší vzdálenosti odlétnout později a tím i stihnout více snůšek (Jeni a Kéry, 2003). U vybraných vodních ptáků hnízdících na severu Evropy bylo také pozorováno opoždění podzimního příletu na zimoviště. Nejvýraznější posun byl zaznamenán u poláka chocholačky (*Aythya fuligula*), jenž svůj odlet z hnízdiště za posledních 31 let opozdil více než o měsíc. (Lehikoinen a Jaatinen, 2012).

## 5. Vítr

Vítr je jedním z nejvýznamnějších faktorů ovlivňujících rychlost migrace. Proto některé druhy vyčkávají s odletem na zadní vítr, který jim při překonávání překážek značně pomůže. Avšak je důležité si uvědomit, že náklady spojené s odložením letu na dobu správného větru jsou veliké. Což znamená, že strategie silné preference k zadnímu větru nemusí být optimální, v porovnání s menší, nebo žádnou preferencí pro zadní vítr. Vše ovšem závisí na pravděpodobnosti, že se v dané oblasti zadní vítr vyskytne (Alerstam, 2011). Jestliže vane stálý vítr, je pro jedince vhodnější plná kompenzace tím, že se snaží doletět na hnízdiště co nejkratší cestou. Naopak při proměnlivém směru a intenzitě větru je vhodnější nechat se částečně unášet a postupně zvyšovat kompenzaci směru větru oproti směru k hnízdišti (Alerstam, 1979). Strategie využití větru se však liší i prostorově. Pěvci migrující převážně přes noc raději počkají na zadní vítr, v oblastech kde je jeho výskyt častější. Naopak je tomu ve Skandinávii, kde jsou boční a opačné větry nejčastější a migranti tak musejí létat i za méně příznivých větrných podmínek (Alerstam, 2011). Trans-saharští migranti obecně odlétají brzy na podzim a přilétají pozdě na jaře, kdy je počasí mnohem stabilnější než v pozdějším podzimu a časnějším jaře. Proto nejsou migranti na dlouhou vzdálenost až tolik citliví na sílu a směr větru (Alstream, 1979). Z dlouhodobé studie příletů migrantů na Island vyplývá, že mnohem pravděpodobnější je přílet jedinců v období, kdy vanou slabší východní větry. Severozápadní větry se v době migračního vrcholu vyskytovaly jen řídce (Boyd, 2003). Bělořit šedý (*Oenanthe oenanthe*) při podzimní migraci častěji odlétal za nižších teplot a slabších větrů, zatímco při vyšší teplotě a větrného počasí využíval tahových zastávek (Schmaljohann et al., 2012). Eikennar a Schmaljohann (2015) potvrdili na stejném druhu vyšší migrační neklid následující noc po odchycení, pokud v době odchytu vanul příznivý zadní vítr. Síla a směr větru během jarní migrace u lesňáčka žlutého (*Setophaga petechia*) má vliv jak na přežívání jedinců, tak i na dobu příletů samců, ale i na začátek inkubace samic, čímž je ovlivněna početnost celé populace (Drake et al., 2014).

## 6. NDVI

Normalizovaný diferenční vegetační index ( Normalized difference vegetation index, NDVI) je metoda, která udává míru fotosyntetické aktivity na planetě Zemi. Tento index je založen na družicových senzorech, které porovnávají odrážené vlny červeného a blíže-infračerveného záření. Zelené plochy povrchu Země pak dosahují vyšších hodnot, neboť aktivní zelená plocha absorbuje celé spektrum viditelného záření, zatímco záření infračervené odráží (Shariatinaajafabadi et al., 2014). Vyšší primární produktivita pak vede k vyšší abundanci dalších trofických vrstev, jako jsou členovci, kteří jsou potravou pro mnoho migrantů (Gordo, 2007).

Ovlivnění migrantů NDVI není ještě plně prozkoumáno. Ale je již zřejmé, že NDVI pozitivně působí na přežívání vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) přímo na zimovištích (Sczép et al., 2006). Vyšší NDVI na zimovištích také pozitivně působí na dobu přiletů starších jedinců vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) na hnízdiště a to u obou pohlaví. Zpoždění jednoletých jedinců je pak pravděpodobně způsobeno menší tolerancí vůči nepříznivým podmínkám během migrace (Saino et al., 2004).

U herbivorních druhů (berneška bělolící (*Branta leucopsis*)) bylo zjištěno, že svoji jarní migraci přizpůsobují tzv. „zelené vlně“ kdy se s postupně přicházejícím jarem stávají úživné i severní oblasti. Nejvyšších nutričních hodnot dosahují mladé rostlinky, u kterých ještě nenacházíme zvýšené množství sekundárních metabolitů. Studované bernešky poměrně přesně odhadly, kdy se začala potrava výživově zhoršovat a odlétly na další tahovou zastávku (Shariatinaajafabadi et al., 2014).

## 7. Vnitrodruhové a mezidruhové vztahy:

Změny v načasování migrace některých druhů nemusí být primárně způsobeny jen změnou klimatu. Míra predace byla hlavním faktorem ovlivňujícím načasování podzimní migrace jak u samců tak i samic jespáka křivozobého (*Calidris ferruginea*). Díky změně klimatu ubývá v tundrách množství lumíků (*Lemmini*) a proto jsou někteří predátoři jako například liška polární (*Alopex lagopus*) nebo sovice sněžná (*Bubo scandiacus*) nuceni více predovat vajíčka a mláďata bahňáků. Což vyvolá menší hnízdní úspěšnost. Pokud pár přijde o snůšku, další již nezakládají. Proto dospělci odlétají při zhoršených hnízdních podmínkách dříve. Naopak vysoká predace prvních snůšek vyvolá pozdější tah juvenilů. Protože pokud jsou první snůšky predovány, pak se většina z mláďat vylíhla až později, čímž se posunula i doba tahu. Medián

data migrace dospělých ptáků byl signifikantně pozdější v úspěšných hnízdních rocích v porovnání s těmi méně úspěšnými. Zatímco migrace juvenilů byla dřívější v dobrém hnízdním roce a naopak pozdější při horších hnízdních podmínkách (Barsheb et al., 2011). Pozdější podzimní tah krahujce amerického (*Accipiter striatus*) o čtyři dny za 35 let studie (1974-2009) je také spojován s odložením migrace některých pěvců, jeho nejčastější potravy. Dravci musí v důsledku náročnějšího letu pravidelně lovit i během migrace, proto je dostatek potravy rozhodujícím faktorem (Rosenfield et al., 2011).

Opačný posun podzimní migrace, tedy k dřívějším termínům, byl pozorován u krahujce obecného (*Accipiter nisus*). Tento posun má však negativní dopad na trans-saharské migranty, u kterých dochází k vyššímu predančnímu tlaku. Naopak migranti na kratší vzdálenosti posunuli své načasování na pozdější dobu i proto, aby se co nejvíce tomuto predančnímu tlaku vyhnuli (Lehikoinen, 2011).

K vzájemné interakci druhů tedy nedochází pouze na hnízdišti, ale i po celou dobu migrace a na zimovištích. V průběhu migračního tahu se pak predanční tlak například u lesňáčka modrohřbetého (*Dendroica caerulescenc*) zvýší až 15krát, oproti fázím, kdy setrvávají na zimovišti nebo hnízdišti (Lind a Cresswell, 2006). Ptáci tomuto zvýšenému tlaku čelí několika způsoby. Mohou létat ve větších hejnech, změnit místo nebo více investovat do antipredančního chování (ostrážitost). Predace však neovlivňuje rozhodnutí k změně odletu přímo. U bělořita šedého (*Oenanthe oenanthe*) bylo zjištěno, že vyšší predanční tlak snižuje množství tukových zásob, avšak nemění dobu setrvání na tahových zastávkách. V důsledku časové minimalizace je však lepší místa, kde k pravděpodobnému navýšení tukových zásob dojde jen nepatrně, přeskóčit. Neboť je vysoce pravděpodobné, že se v průběhu tahu objeví lepší místo (Schmaljohan a Dierschke, 2005).

Mezidruhové vztahy však nemusí mít jen negativní charakter. Pro migranty je například komplikované nacházet potravu v novém prostředí, které se několikrát během tahu mění. Proto využívají znalostí rezidentních jedinců a jedinců, kteří přiletěli dříve (Németh a Moore, 2007). Tohoto sociálního učení využívají především migranti na krátkou vzdálenost, neboť nejsou omezeni striktní endogenní kontrolou, jako trans-saharští migranti (Németh a Moore, 2014). Sociálního učení pěvci využívají zejména v neznámém prostředí, neboť se i zkušený jedinci dostávají díky nízké věrnosti tahovým zastávkám na nová místa (Cstry et al., 2004). Na zimovištích pak dochází ke kompetici o potravu s tamními druhy. Palearktičtí migranti se

pak jeví jako mnohem flexibilnější ve způsobu zisku potravy. Tato flexibilita umožňuje migrantům rozdělení zdrojů s rezidentními druhy a tak spolu vzájemně na zimovištích koexistovat (Salewski et al., 2003).

## Vnitřní vlivy ovlivňující načasování migrace:

Environmentální podmínky určují spuštění migrace v rámci populace, zatímco fyziologické náklady spojené s migrací jsou určujícím faktorem ovlivňující asynchronitu v době přiletů (Ninni et al., 2004). Vedle hormonálních vlivů, u kterých je hlavním spouštěčem délka světelného dne, jsou dalšími faktory věk, pohlaví, tučnost a další morfologické vlastnosti. Právě vliv hormonů naznačuje úzký vztah vnitřních a vnějších vlivů.

### 1. Stáří

Věk a zkušenosti jedince jsou dalším důležitým aspektem pro pochopení načasování ptačí migrace. Starší jedinci, kteří již získali zkušenosti minimálně z jednoho migračního tahu, odlétají na zimoviště v jinou dobu než jedinci bez zkušeností. U migrantů na kratší a střední vzdálenosti odlétají juvenilové z hnízdišť dříve než dospělci. U těchto migrantů je časté úplné přepeřování ještě na hnízdišti. Juvenilové však vyměňují pouze pera na těle, proto jsou k odletu připraveni dříve. (Berthold, 2001; Newton, 2008). Například juvenilové krahujce amerického (*Accipiter striatus*) starší jak jeden rok přilétají při podzimní migraci na pozorovací místo v Minnesotě o 2 týdny před dospělými (Rosenfield et al., 2011). Naopak starší a zkušenější migranti na dlouhé vzdálenosti odlétají dříve než mladí a nezkušení (Berthold, 2001). Například na lokalitě v jižním Švédsku, přilétali dospělci jespáka křivozobého (*Calidris ferruginea*) i o více než měsíc před juvenily (Barsheb et al., 2011). Naopak Meissner (2014) zjistil tento vztah u jespáka obecného (*Calidris alpina*) pouze při vysoké a střední hnízdní úspěšnosti. Jestliže je hnízdní úspěšnost nízká, pak odlétají mladí jedinci před starými. Stejná dobu tahu obou věkových skupin byla zaznamenána u slavíka modráčka (*Luscinia s. svecica*), avšak migrační doba adultů byla synchronnější (Ellegren, 1991). A to pravděpodobně proto, že dospělci díky zkušenostem preferují migraci v nejpříhodnější dobu. Další možné vysvětlení spočívá v omezení dospělců po-hnízdním pelicháním, kdy se vyměňují důležité křídelní a ocasní letky. Dospělci tedy čekají na dokončení přepeření, zatímco se juvenilové již vydávají na cestu.

Mladí nezkušení jedinci se však od starších neliší jen dobou odletů. Díky své nezkušenosti jsou často podřízeni adultům a využívají tak ne úplně ideální prostředí pro zisk potravy na



případných tahových zastávkách. Což způsobí větší mortalitu těchto jedinců během migrace a delší setrvávání na těchto zastávkách pro obnovení tukových zásob. Ptáci, kteří podnikají svůj první migrační let, také častěji chybují při orientaci (Németh a Moore, 2014).

Stáří však v mnoha případech neovlivňuje jen dobu načasování migrace, ale i místo zimoviště. U trans-saharských migrantů se místo zimoviště nijak významně neliší, avšak u migrantů na kratší vzdálenosti jsou ve většině případů dospělci mnohem blíže hnízdišti, než juvenilové. Dospělci mnohem lépe snášejí horší podmínky na severněji položených zimovištích a díky tomu získávají výhodu být dříve na hnízdišti. Toto můžeme pozorovat například u kosa černého (*Turdus merula*) nebo u pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*) (Berthold, 2001). Naopak mladí plameňáci růžoví (*Phoenicopterus roseus*) zimující na afrických zimovištích mnohem hůře překonávají zimní období než ti, kteří zimují blíže hnízdišti, tedy severněji (Pyrenejský poloostrov, Itálie a Francie). Pro starší ptáky je mnohem výhodnější odletět na africká zimoviště, neboť mají vyšší pravděpodobnost přežití. V těchto jižnějších oblastech jsou mnohem lepší podmínky pro zdroje potravy, ale náklady spojené s migrací jsou pro mladé ptáky natolik vysoké, že je pro ně výhodnější zimovat v Evropě (Sanz-Aguilar et al., 2012).

## 2. Pohlaví

Největší rozdíly v načasování migrace samců a samic jsou patrné v jarním období, kdy jsou na hnízdišti nejčastěji první samci. Tento fenomén je označován jako protandrie. Ačkoliv je protandrie podrobně zkoumána, přesnou příčinu tohoto jevu zatím neznáme. Existuje však pro ni několik možných vysvětlení:

- a) **Mate opportunity hypothesis:** podle této představy je protandrie výhodná pro získání většího množství sexuálních partnerů. Tato teorie je však omezená na dostupnost partnerek a mírou přežívání na hnízdišti za nevhodných podmínek. Pokud samce čeká na hnízdišti vysoká mortalita, pak přiletí později, a tím pádem budou mít na hledání partnerky méně času. V opačném případě, kdy jsou podmínky na hnízdišti mírnější, budou samci přilétat dříve. Dále pak díky dřívějšímu přiletu mohou najít partnerku dříve v sezóně a tím případně stihnout i více snůšek (Morbey a Ydenberg, 2001).
- b) **Rank advantage hypothesis:** doba přiletů na hnízdiště je ovlivněna silnou kompeticí o nejkvalitnější teritorium (Morbey et al., 2012). Tato teorie je silně podporována vyšší

protandrii u více teritoriálních druhů, zatímco stejná doba přiletů samců a samic je pozorována u druhů se sníženou kompeticí o teritoria (Morbey a Ydenberg, 2001).

- c) **Susceptibility hypothesis:** jelikož jsou samci zpravidla větší než samice a lépe tedy snášejí horší klimatické podmínky, tak mohou přilétat na hnízdiště dříve (Morbey et al., 2012) Samice tedy pouze čeká na zlepšení klimatických podmínek. Tato teorie však nemá silnou podporu.
- d) **Constraint hypothesis:** tato teorie vychází ze samotného zimování samců a samic v různých zeměpisných šířkách. Samci jsou zpravidla větší a lépe tedy snášejí horší klimatické podmínky, mohou si tedy dovolit zimovat severněji. Proto i kdyby vylétali se samicemi ve stejnou dobu, tak budou na hnízdišti dříve (Morbey et al., 2012).

U některých migrantů je známa prostorová diversifikace oblastí zimování na základě pohlaví a věku jedinců. Nejbližší hnízdiště zimují staří samci, dále pak mladí samci a staré samice a nejdále od hnízdiště zimují mladé samice (například u pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*)). Toto rozlišení zimovišť může způsobovat výše zmíněnu protandrii a dále pravděpodobně snižuje intraspecifickou kompetici na zimovištích (Berthold, 2001).

Míra protandrie však nemusí být stále stejná. U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) hnízdící v Dánsku protandrie signifikantně vzrostla od roku 1971. Tato změna je pozitivně korelována s délkou rýdovacích per, což je sexuální znak samců. Dlouhá rýdovací pera pak naznačují dobrou kondici, což vede k dřívějšímu přiletu a tím i více potomkům (Møller, 2004).

Rozdílná doba načasování migrace v závislosti na pohlaví je zaznamenána i u podzimní migrace. Například u krahujce amerického (*Accipiter striatus*) předchází samice samce v době tahu o jeden týden (Rosenfield et al., 2011). Naopak samci jespáka křivozobého (*Calidris ferruginea*) táhnou v období dobrých hnízdních podmínek až o měsíc dříve, neboť samice se ještě starají o mláďata. V případě zhoršených podmínek pro hnízdění je jejich migrace relativně společná (Barshep et al., 2011). U jespáka obecného (*Calidris alpina*) se o mláďata starají převážně samci. Což opět vede k výraznému opoždění samců při podzimním tahu po předchozím dobrém hnízdním období (Meissner, 2014). U slavíka modráčka (*Luscinia svecica svecica*) protahující jižním Švédskem nebyla zaznamenána jakákoliv rozdílnost v době podzimního tahu, ani v době setrvání na tahových zastávkách (Ellegren, 1991), Pravděpodobně proto, že se obě pohlaví starají o mláďata podobně a tak mohou táhnout společně.

### 3. Zdraví

Zdravotní stav každého migrujícího jedince ovlivňuje jak jeho samotný dolet na hnízdiště, tak také případnou mortalitu. Nejnáročnějším obdobím pro zachování zdraví je severně orientovaná migrace a přilet na hnízdiště (Buehler et al., 2010). Během migrace se metabolismus značně zrychluje. Během aktivního letu může dosáhnout až třicetinasobku bazální hodnoty (Berthold, 2001). Tato vysoce namáhavá fyzická aktivita spojená s vyšší tělesnou teplotou stimuluje imunitní systém stejně, jako by organismus poškozovala infekce. Tato imunopatologická reakce může být jednou z příčin, proč jsou migranti v určitém období odolnější vůči patogenům (Buehler et al., 2010). Aktivní imunitní systém je také velice nákladný z hlediska spotřeby energie. Během roku se tak plně zapíná jen v případě dostatečného množství potravy, kdy zisky převažují nad náklady. Zvýšená nespecifická imunita a záněty se tedy vyskytují nejčastěji například během přípravy na migraci. Naopak během pelichání jsou potlačovány (Buehler et al. 2008). Navzdory různě kvalitní potravě funguje určitá základní imunita během celého roku. Nespecifické záněty, horečka či letargie jsou základní obranou proti novému patogenu. Avšak jsou také striktně regulovány, neboť jsou vysoce nákladné z hlediska živin, energie, času a zvýšené imunopatologické reakce (Buehler et al., 2010).

Velká fyzická námaha během letu zvyšuje množství produkovaných volných radikálů. Ty jsou běžným produktem metabolismu, ale také aktivovanou imunitní reakcí. Pro jejich vysokou reaktivitu se mohou volně kombinovat s enzymy a receptory a tak způsobovat přímou oxidaci některých molekul. Poškození důležitých molekul jako DNA, proteinů a lipidů může vést v některých případech až k smrti jedince (Ninni et al., 2004). K vylučování škodlivých volných radikálů slouží v těle karotenoidy. Jsou to pigmenty, které ptáci přijímají prostřednictvím potravy, protože je dokáží syntetizovat pouze rostliny, řasy, houby a některé bakterie. Karotenoidy jsou jedním z determinantů zbarvení peří, dále je nacházíme ve svalech ale i v játrech, krvi či v tukových zásobách, odkud mohou být mobilizovány. Pro jejich široké spektrum uplatnění může rozhodnutí, zda jedinec použije karotenoidy pro výraznější zbarvení peří či jako „vylučovače“ volných radikálů po namáhavém letu, ovlivnit jeho fitness (Ninni et al., 2004). Později přilétající vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) měly větší podíl karotenoidů v krvi, což naznačuje větší náklady spojené s oxidativním stresem. Zatímco jedinci, jenž přiletěli dříve, si mohli dovolit menší koncentraci těchto antioxidantů v krvi (Ninni et al., 2004).

Zdravotní stránku jedinců dále ovlivňuje vnitřní a vnější parazitace. Při zkoumání vnitřních ptačích parazitů rodů *Plasmodium*, *Fallisia*, *Haemoproteus* a *Leucocytozoon* se nepotvrdil vztah mezi mírou parazitace a dobou přiletu na hnízdiště (Santiago-Alarcon et al., 2013). Ani vnější parazité v podobě klíšťat prokazatelně neovlivňují dobu přiletů (Morris et al., 2007). Parazitace tedy nemá až tak velký vliv, jak by se dalo předpokládat.

#### 4. Tučnost

Tukové zásoby jsou při migraci důležitým zdrojem energie. Výhodou tuků je jejich snadná oxidace bez nutného dodání vody. Čímž jsou tuky ideální zásoba energie na migrační tah. Nejvíce tuků nalézáme v podkoží, zejména v oblasti claviculi a coracoidu. Další tukové buňky nacházíme v břišní dutině, játrech či ve velkém a malém prsním svalu. Například u strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) se obsah tuků v játrech před migrací téměř zdvojnásobí (Berthold, 2001).

Samotný začátek tvoření tukových zásob spočívá v tzv. hyperfagii. V tomto období zvýšeného příjmu potravy se zvyšuje množství dodané energie v průměru o 20-30% (Berthold, 1996 cited by Berthold, 2001). Množství samotných tukových zásob je ovlivněno několika faktory. Větší druhy, jako jsou čápi (*Ciconia*), husy (*Anserinae*) nebo jeřábi (*Gruidae*) si nemohou dovolit vytvořit stejný poměr tukových zásob jako pěvci (*Passeriformes*), protože by zdvojnásobili svoji váhu, což by velice znesnadňovalo samotný let. Na druhou stranu tyto velcí migranti létají pomocí plachtění, čímž šetří energii a nepotřebují tedy takové tukové zásoby. Dalším faktorem ovlivňujícím množství tukových zásob je délka předešlého letu. Bělořiti šedí (*Oenanthe oenanthe*), kteří absolvovali dlouhý let nad mořem, vytvářeli po přistání rychleji tukové zásoby, než ti jedinci, kteří na výzkumnou plochu doletěli z kratší vzdálenosti. Obě pohlaví tvořila svoje tukové zásoby stejně rychle (Eikenaar et al., 2014). Rozdílnost ve tvorbě tukových zásob u obou pohlaví nepotvrdila ani studie slavíka modráčka (*Luscinia svecica svecica*) (Ellegren, 1991). V obou případech se ale setkáváme s paradoxním poklesem množství tuku ještě následující den po přiletu. K tomuto dochází z důvodu ne úplně vhodných podmínek k zisku potravy bezprostředně po přistání. Jedinec musí nejprve vhodné prostředí objevit. Další příčinou může být zmenšení trávicího traktu a delší doba jeho znovunastartování, čímž se prodlouží fáze půstu (Eikenaar et al., 2014). Pro migrující ptáky je také důležité odhadnout množství tukových zásob, které budou potřebovat pro překonání náročnějších překážek, jako jsou například pouště, nebo moře. Starší jedinci využívají zejména svých zkušeností z předešlých cest. Nezkušení jedinci mohou

tukové zásoby zvyšovat na základě vrozených klíčů, které naznačují blížící se překážku na tahu. Takovým klíčem může být třeba lokální magnetické pole. Jednoletý slavík tmavý (*Luscinia luscinia*), který tedy neměl žádné zkušenosti z předešlé migrace, byl vystaven magnetickému poli, na které by narazil před Saharou. Jedinci vystavení tomuto působení magnetického pole signifikantně zvětšili svoji hmotnost oproti kontrole (Fransson et al., 2001).

## 5. Pelichání

Výměna peří v průběhu roku je, kvůli jeho opotřebování během letu a působení slunečního záření, nezbytná. Opotřebené peří nemá potřebné aerodynamické a termoregulační vlastnosti. Tvorba nového peří je však energeticky vysoce náročná. Proto se ptáci snaží přepeřovat v méně náročných obdobích, než je migrace či samotné hnízdění. Ptáci tedy nejčastěji vyměňují peří ihned po hnízdění nebo po podzimní migraci na zimovišti. Přičemž panuje pravidlo, že čím vzdálenější je zimoviště, tím větší tendence druhu přepeřovat až na zimovišti (Hedenström, 2007). Spousta druhů však také začne přepeřovat již na hnízdišti, zejména pak ocasní pera a křídelní letky, poté pelichání přeruší a dokončí jej až na zimovišti. Množství per vyměněných ještě na hnízdišti pak závisí na délce období mezi ukončením hnízdění a začátkem migrace (Berthold, 2001). Větší druhy často mění peří po celý rok v několikaletých cyklech, avšak opět mimo migraci. Na druhou stranu se však například husice liščí (*Tadorna tadorna*) každoročně v početnosti až 100 000 kusů shromáždí ze západní Evropy a jižní Francie do oblasti Waddenzee v Nizozemí, aby zde přepeřili (Berthold, 2001). Zastávky na výměnu peří na jednom konkrétním místě (tzv. pelichaniště) dělají i někteří další migranti např. rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*) (Hedenström, 2007). Jsou to místa, kde je menší predační tlak a jedinci si tak mohou dovolit na chvíli v důsledku kompletního přepeření omezit svoji schopnost letu.

V důsledku snahy o vyhnutí se pelichání v období hnízdění jsou ptáci časově omezeni na krátké období mezi migracemi. Například nepečující samci jespáka křivozobého (*Calidris ferruginea*) odkládají svoje pelichání, pokud jsou červnové teploty na hnízdišti nízké. Zatímco samice opožďují svoje přepeřování v důsledku vyšší hnízdní úspěšnosti (Barsheeb et al., 2013). Toto omezení samic, které se převážně starají o mláďata, má i své negativní dopady. V důsledku vyššího stresu vyvolaného nedostatkem času sice peří roste rychleji, avšak méně kvalitní, což má vliv na pozdější hnízdění, či samotné přežívání (Hedenström, 2007; Barsheeb et al., 2013). Proto také některé samice začínají částečně přepeřovat již v období hnízdění

(Berthold, 2001). Načasování migrace je však v některých případech silně spjato s ukončením pelichání a ani posunutí fotoperiody a tím dodání více času pro přípravu na migraci nezabránilo částečnému překryvu migrace a přepeřování. (Pulido a Coppak, 2003).

## 6. Rodičovská péče

Starost o potomky je náročná aktivita, která ovlivňuje fitness jak rodičů, tak i potomků. Rodičovská péče je náročná zejména z hlediska času. Pokud pár zahnízdí později a snůšku úspěšně dokončí, pak mu již nezbyvá dostatek času nutný k přípravě na podzimní migraci (Berthold, 2001). U některých druhů přebírá většinu péče o potomky buď samec, nebo samice. V takovém případě je pak nepečující pohlaví ovlivněno při načasování odletu zejména teplotou. Avšak načasování odletu pečujícího z rodičů je ovlivněno úspěšností hnízdění. Pokud je hnízdění úspěšné, dochází k pozdějším odletům na zimoviště než v případech, kdy rodiče o snůšky přišli kvůli momentální vyšší predaci (Barshep et al., 2011; Wojczulanis-Jakubas et al., 2013; Meissner 2014). Na druhou stranu však existují druhy, které svoji rodičovskou péči prodlužují i do období na zimovišti. Například berneška bělolící (*Branta leucopsis*) migruje na podzim společně se svými potomky na zimoviště a zde se společně pasou. Zajišťuje jim tímto způsobem vyšší ochranu před predátory a díky zkušenostem i získá kvalitnější potravu. Rodina se pak rozpadá před jarní migrací. Studovaná populace však odložila svůj jarní odlet na hnízdiště o jeden měsíc, avšak ukončení „rodinné spolupráce“ je pořád ve stejnou dobu. Z tohoto je patrné že načasování jarního tahu a ukončení péče o potomky je ovlivněno různými mechanismy (Jonker et al., 2011). Samotný vliv délky péče o potomky po vyvedení na jejich přežívání není zcela prozkoumán. Avšak při prodloužení pohnízdni rodičovské péče ze standardních šesti dnů na čtrnáct dnů se zvýšilo přežívání mládřat vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) 2,5 krát (Grübler a Naef-Daenzer, 2010). Toto prodloužení péče však přináší i nevýhody. Není již čas založit druhou snůšku a i když ji hnízdí pár založí, přežívání mládřat je často velmi slabé. Rodiče také nemají zpravidla čas na dostatečnou přípravu na podzimní migraci zahrnující například přepeřování, které je důsledkem stresu sice rychlejší, avšak méně kvalitní (Berthold, 2001).

## 7. Hormony

Přesný vliv hormonů na načasování ptačí migrace není ještě zcela objasněn. Jeden jasný hormon, který ovlivní odlet, pravděpodobně ani neexistuje (Berthold, 2001). Je však zřejmé,

že hormony mají podíl na fyziologických procesech, které jsou součástí přípravy na migrační let. Hormony například ovlivňují hyperfagii a tím tedy zvyšují tukové zásoby. Dále zvyšují hematokrit, vyšší procento červených krvinek pak usnadní okysličování svalů během letu. A nakonec hormony mění denní aktivitu nočních migrantů na noční (Newton, 2008). Ovlivnění jarní a podzimní migrace hormony je odlišné z důvodu různé aktivity gonád. Při jarním tahu jsou alespoň částečně gonády aktivovány a tím uvolňují pohlavní hormony (testosteron). Naopak před podzimním tahem je aktivita pohlavních orgánů utlumena, čímž nedochází k uvolňování gonadoidních hormonů. Například lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) po umělém dodání testosteronu po hnízdním období nezačal podzimní migraci, dokud hladina testosteronu nepoklesla (Silverin, 2003).

Během migrace nemají hormony štítné žlázy odlišný účinek, než v průběhu zbytku roku. Mnohem většího významu nabývají thyreotropní hormony během přepeřování. Během jarní migrace však hormony štítné žlázy blokují spermatogenezi. Tím odkládají růst varlat až na hnízdiště. Společně s růstovými hormony pravděpodobně ovlivňují množství tukových zásob a růst svalové hmoty před zahájením migrace (Berthold, 2001; Newton, 2008). Prolaktin je dalším z hormonů, který ovlivňuje tukové zásoby, společně s hormony nadledvinek pravděpodobně ovlivňují migrační neklid. Jeho přesný účinek však není doposud zcela objasněn. Dalším z hormonů, které se uplatňují při přípravě, či samotné migraci, jsou glukokortikoidy. Jejich hlavním představitelem je kortikosteron. Ten jednak společně s prolaktinem ovlivňuje tukové zásoby, ale také je hlavním hormonem, který slouží k lepšímu zvládnutí stresového období (Berthold, 2001; Newton, 2008; Cornelius et al., 2013). Například ve švédské populaci sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*) se vyskytují tažní a rezidentní jedinci. U tažných zástupců byla před začátkem migrace zjištěna zvýšená hladina kortikosteronů. To naznačuje hormonální přípravu na migraci (Nilsson a Sandell, 2009).

Na množství uložených tukových zásob se dále podílí hormony pankreatu. Předpokládá se, že slinivka břišní uvolňuje speciální enzymy, které se podílí při ukládání tuků (Ramenofsky a Boswell, 1994 cited by Berthold, 2001). Na základě délky slunečního dne se rozvíjí aktivita systému epifýza-melatonin. U tažné pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) byla jistěna nízká noční hodnota melatoninu během té fáze migrace, kdy pěnice létají převážně v noci v porovnání se zbytkem roku. Naopak u rezidentních populací žádný sezónní pokles hladiny melatoninu zaznamenan nebyl (Newton, 2008). Avšak přímý vliv hladiny melatoninu na migrační neklid prokázán nebyl. Experiment, ve kterém byl pěnici slavíkové (*Sylvia borin*)

dodáván tento hormon, ukázal, že vyšší hladina tohoto hormonu zvýší příjem potravy. Tím se zlepší i kondice jedince, což vyvolá větší migrační neklid a pokles hladiny melatoninu v noci. Tato nízká hladina melatoninu je pravděpodobně způsobena zvýšenou noční aktivitou, čímž jsou jedinci vystaveni světlu i v noci. Dále pak méně melatoninu pravděpodobně způsobí lepší přizpůsobení měnícím se zeměpisným délkám. Melatonin také ovlivňuje tělesnou teplotu. Nižší hladina tuto teplotu snižuje, čímž se snižují i energetické nároky během letu (Fusani et al., 2011).

## 8. Geny

Genetická výbava jedince také ovlivňuje načasování migrace. Wingfield a Jacobs (1998) (cited by Berthold, 2001) předpokládají, že sekvence načasování různých událostí během roku jsou endogenně a geneticky kontrolovány. Ale exogenní faktory pak ovlivňují přechod jedné fáze do druhé. Vliv genů na migrační programy je tedy ovlivněn exogenními podmínkami (Berthold, 2001). Právě díky působení vnějších vlivů se genetický vliv obtížně zkoumá. Přesnějšího odhadu lze dosáhnout v laboratorních podmínkách, kde je udržováno stabilní prostředí, které proto nemá na individuální variabilitu v migračním chování takový vliv (Newton, 2008). Podíl genetické variability na celkové fenotypické variabilitě udává heritabilita (dědivost,  $h^2$ ) (Pulido, 2007). Například u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) byla heritabilita data příletu na hnízdiště odhadnuta na  $h^2=0,54$ . Navíc dřívější přílet je fenotypicky a geneticky korelován s délkou rýdovacích per (sekundární sexuální znak), což potvrzuje, že i doba příletu je kondičně závislá (Møller, 2001). U pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) byla heritabilita načasování podzimní migrace odhadnuta na  $h^2= 0,34-0,45$ . Stejná studie navíc ukázala, že vhodnou selekcí jedinců se může podzimní migrace opozdit o více než týden za dvě generace (Pulido et al., 2001). Podobná selekce ale může proběhnout i v přirozených podmínkách. V květnu roku 1996 zasáhly oblast Velkých planin v Severní Americe velmi nízké teploty. Z tohoto důvodu většina časně přilétajících vlaštovek pestrých (*Petrochelidon pyrrhonota*) nepřežila. Další roky pak tento druh přilétal signifikantně později a to nejen jedinci, kteří přežili, ale i jejich potomci (Brown a Brown, 2000). Díky klimatickým změnám jsou ve výhodě jedinci, kteří zimují co nejbližší hnízdišti a nemigrují tedy daleko nebo vůbec. V případě, že je populace částečně tažná, jako například pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), dochází k negativnímu ovlivnění migrantů. Což může vést k naprostému vymizení migrujících jedinců (Pulido a Berthold, 2010). Genetický vliv na správné načasování migrace je selekčně výhodný zejména pro menší pěvce, kteří se nedožívají



vysokého věku. Z tohoto důvodu nemohou získat tolik zkušeností během opakovaných migračních letů.

U pěníce černohlavé byl dokonce nalezen gen, který migrační neklid způsobuje. Jedná se gen ADCYAP1, který zodpovídá za 2,5 procent migrační tendence. Přičemž čím je delší kratší z obou alel, tím vyšší je migrační aktivita (Mueller et al., 2011).

Alespoň částečný vliv genetické výbavy byl nalezen také na směr tahu. Evropské populace migrantů zimující v Africe mohou volit ze dvou různých cest. Ta první vede západní Evropou a přes Gibraltar do Afriky. Ta druhá potom východním směrem přes Turecko. Důkaz o geneticky fixované preferenci pro jednu z tras přinesla například studie pěníce černohlavé (*Sylvia atricapilla*). Jeden z rodičů pozorovaných mláďat preferoval východní a druhý pak západní migrační trasu. Mláďata těchto rodičů pak preferovala směr mezi těmi, které vykazovali rodiče (Helbig, 1996). Tato mláďata by pak v přírodě pravděpodobně migrovala přes Alpy a Středozemní moře, což by byla velice náročná cesta. V přírodě však v hybridních oblastech dochází k míšení genů pro tahové směry vzácně. Mláďata pak volí převážně západní cestu (Helbig, 1996). Podobné studie na čápu bílém (*Ciconia ciconia*) ukázaly, že čápi mají vrozený směr migrace, avšak přesnou trasu kopírují podle starších a zkušenějších jedinců (Chernestov et al., 2004).

## **Závěr a možnosti dalšího výzkumu:**

Důležitým faktorem ovlivňujícím úspěšnost migrace je její správné načasování a tím i přizpůsobení vnitřních ročních cyklů environmentálním podmínkám. Díky evolučním procesům se ptáci naučili odhadnout, kdy při jarním tahu odlétat, aby na hnízdiště přilétli těsně před začátkem vrcholu potravní nabídky. Díky globálnímu oteplování však dochází k posunu jarní fenologie a tím pádem i k časovému nesouladu mezi vrcholem potravy a líhnutí mláďat (Both a Visser, 2001).

Asi nejdůležitějším vnějším faktorem řídícím migrační chování je délka světelného dne. Ta díky hypothalamu spouští aktivaci hormonů, které se na samotném odletu také významně podílí. Avšak druhy zimující v rovníkové Africe jsou v průběhu zimování vystaveny po celou dobu zimování stejné fotoperiodě. V takovém případě ptáci spoléhají na své vnitřní hodiny. Dalším z ukazatelů pro správnou dobu odletu je především u migrantů na krátké vzdálenosti teplota. U těchto krátko-migračních druhů pak vyšší teplota na zimovišti značí i lepší

podmínky na hnízdišti, neboť migrační vzdálenosti dosahují pouze stovky kilometrů. Podobný ukazatel celkových klimatických podmínek je hodnota NAO, avšak i ta více koreluje s dobou přiletu pro migranty na krátkou vzdálenost (Hubálek, 2004). U podzimní migrace dochází u některých druhů k ovlivnění načasování prostřednictvím predace. Díky vyšší predaci snůšek se nemusí rodič nebo rodičovský pár starat o mláďata a tím pádem i může odlétnout dříve (Meissner, 2014). Jarní tah je pak doprovázen snahou o získání co nejlepšího teritoria pro hnízdění. Proto se samci snaží o co nejdřívější přilet na hnízdiště. Z tohoto důvodu se i snaží zimovat co nejbližší hnízdišti, neboť zkrácením migrační trasy dojde i ke zkrácení doby letu.

Trans- Saharští migranti jsou omezeni v možnosti rychle reagovat na změnu klimatu a proto je možné, že v budoucnosti dojde k jejich značnému početnímu úbytku (Both et al., 2006). Dále se díky zvýšené zimní teplotě setkáváme se stále bližšími zimovišti, avšak to, že se z migrantů na dlouhé vzdálenosti stanou rezidentní druhy, je velice nepravděpodobné. Migrace je velice komplexní proces a přestat migrovat je mnohem obtížnější než jen změnit směr migrace či její délku (Helbig, 1996).

Ke zkoumání migračního chování můžeme použít několik metod, které se s rozvojem a minimalizací elektrotechniky rozrůstají o nové možnosti. Vedle samotného pozorování ptáků je asi nejznámějším způsobem, který umožňuje odhalit rychlost a směr migrace, kroužkování ptáků. Díky tomuto systému identifikace ptáků zjišťujeme migrační trasy konkrétních druhů, délku pobytu na tahových zastávkách a podobně. Nevýhodou však je nutnost odchytnutí a okroužkování velké množství jedinců. Neboť na zimovištích není zpravidla tak rozvinutá ornitologie jako v Evropě nebo severní Americe a tím pádem je jen malá pravděpodobnost zpětného hlášení. Alespoň částečnou informaci o místech výskytu daného jedince v průběhu zimování může přinést studium stabilních izotopů uhlíku, dusíku a vodíku získaných z peří. Ke zjištění směrové orientace jedinců se využívají Emlenovy trychtýře. V této speciální kleci se při tahovém neklidu ptáci orientují na preferovaný tahový směr a toto počínání je v současnosti již počítačově zaznamenáváno. U větších migrantů, jako jsou například čápi, se využívá k určení aktuální polohy v průběhu tahu rádiový vysílač. Avšak jeho nevýhodou je právě jeho váha. Pro sledování migrace menších druhů se v současné době začíná využívat geolokátorů. Tyto přístroje zaznamenávají délku světelného dne a díky tomuto údaji se dá poměrně přesně odhadnout místo výskytu. Podmínkou je zpětný odchyt sledovaného jedince a stažení dat. (Giunchi a Baldaccini, 2004; Chernestov et al., 2004;

Newton, 2008; Jahn et al., 2013). Geolokátory však mohou najít využití ve více oblastech zkoumání migrace. Například bylo pomocí geolokátorů zjištěno že americký datel zlatý (*Colaptes auratus*) využívá dutin nejen k hnízdění, ale i jako úkryt během migrace (Gow et al., 2014).

Pro svoji diplomovou práci bych rád využil dat z geolokátorů, které jsem společně s výzkumným týmem v roce 2014 nasazoval lejskům bělokrkým (*Ficedula albicollis*) na lokalitě Velký Kosíř. V nastávající sezóně budeme opět provádět intenzivní odchyty dospělců a snažit se tak získat zpět co nejvíce z nasazených geolokátorů. V diplomové práci bych se rád zaměřil na načasování podzimní migrace v závislosti na míře rodičovského úsilí. Dále by mě zajímala korelace mezi datem odletu ze zimoviště, datem přeletu přes Saharu a dobou příletu zpět na hnízdiště.

## Seznam použité literatury:

- Alerstam T, 1979. Wind as selective agent in bird migration. *Ornis Scandinavica* 10:76-93. doi: 10.2307/3676347.
- Alerstam T, 2011. Optimal bird migration, revisited. *Journal of Ornithology* 152:5-23. doi: 10.1007/s10336-011-0694-1.
- Barshep Y, Hedenström A, Underhill LG, 2011. Impact of climate and predation on autumn migration of the Curlew Sandpiper. *Waterbirds* 34:1-9. doi: 10.1675/063.034.0101.
- Barshep Y, Minton CDT, Underhill LG, Erni B, Tomkovich P, 2013. Flexibility and constraints in the molt schedule of long-distance migratory shorebirds: causes and consequences. *Ecology and Evolution* 3:1967-1976. doi: 10.1002/ece3.612.
- Berthold, 2001. *Bird Migration: A General Survey*, London: Oxford University Press.
- Both C, Bouwhuis S, Lessells CM, Visser ME, 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441:81-83. doi: 10.1038/nature04539.
- Both C, Visser ME, 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature* 411:296-298. doi: 10.1038/35077063.
- Boyd H, 2003. Spring arrival of passerine migrants in Iceland. *Ringling & Migration* 21:193-201. doi: 10.1080/03078698.2003.9674291.
- Brown CR, Brown MB, 2000. Weather-mediated natural selection on arrival time in cliff swallows (*Petrochelidon pyrrhonota*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:339-345. doi: 10.1007/s002650050674.
- Buehler DM, Piersma T, Matson KD, Tieleman BI, 2008. Seasonal redistribution of immune function in a migrant shorebird: Annual-cycle effects override adjustments to thermal regime. *American Naturalist* 172:783-796. doi: 10.1086/592865.
- Buehler DM, Tieleman BI, Piersma T, 2010. How do migratory species stay healthy over the annual cycle? A conceptual model for immune function and for resistance to disease. *Integrative and Comparative Biology* 50:346-357. doi: 10.1093/icb/icq055.
- Catry P, Encarnacao V, Araujo A, Fearon P, Fearon A, Armelin M, Delaloye P, 2004. Are long-distance migrant passerines faithful to their stopover sites? *Journal of Avian Biology* 35:170-181. doi: 10.1111/j.0908-8857.2004.03112.x.
- Chernetsov N, Berthold P, Querner U, 2004. Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*): inherited information and social interactions. *Journal of Experimental Biology* 207:937-943. doi: 10.1242/jeb.00853.
- Cochran WW, Wikelski M, 2005. Individual migratory tactics of New World *Catharus* thrushes. In: *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration* (Greenberg R, Marra PP, eds.) Baltimore: The John Hopkins University Press; 274-289.
- Cornelius JM, Boswell T, Jenni-Eiermann S, Breuner CW, Ramenofsky M, 2013. Contributions of endocrinology to the migration life history of birds. *General and Comparative Endocrinology* 190:47-60. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.03.027.
- Dawson A, King VM, Bentley GE, Ball GF, 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds. *Journal of Biological Rhythms* 16:365-380. doi: 10.1177/074873001129002079.
- Drake A, Rock CA, Quinlan SP, Martin M, Green DJ, 2014. Wind speed during migration influences the survival, timing of breeding, and productivity of a neotropical migrant, *Setophaga petechia*. *Plos One* 9. doi: 10.1371/journal.pone.0097152.
- Eikenaar C, Klinner T, de Lille T, Bairlein F, Schmaljohann H, 2014. Fuel loss and flexible fuel deposition rates in a long-distance migrant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68:1465-1471. doi: 10.1007/s00265-014-1753-4.

- Eikenaar C, Schmaljohann H, 2015. Wind conditions experienced during the day predict nocturnal restlessness in a migratory songbird. *Ibis* 157:125-132. doi: 10.1111/ibi.12210.
- Ellegren H, 1991. Stopover ecology of autumn migrating bluethroats *Luscinia svecica svecica* in relation to age and sex. *Ornis Scandinavica* 22:340-348. doi: 10.2307/3676506.
- Fransson T, Jakobsson S, Johansson P, Kullberg C, Lind J, Vallin A, 2001. Bird migration - magnetic cues trigger extensive refuelling. *Nature* 414:35-36. doi: 10.1038/35102115.
- Giunchi D, Baldaccini NE, 2004. Orientation of juvenile barn swallows (*Hirundo rustica*) tested in Emlen funnels during autumn migration. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:124-131. doi: 10.1007/s00265-004-0769-6.
- Gordo O, 2007. Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research* 35:37-58. doi: 10.3354/cr00713.
- Gordo O, Brotons L, Ferrer X, Comas P, 2005. Do changes in climate patterns in wintering areas affect the timing of the spring arrival of trans-Saharan migrant birds? *Global Change Biology* 11:12-21. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00875.x.
- Gow EA, Wiebe KL, Fox JW. Cavity use through the annual cycle of a migratory woodpecker revealed by geolocators. *Ibis* 157:167-170. doi: 10.1111/ibi.12206.
- Grüebler MU, Naef-Daenzer B, 2010. Survival benefits of post-fledging care: experimental approach to a critical part of avian reproductive strategies. *Journal of Animal Ecology* 79:334-341. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01650.x.
- Hedenström A, 2008. Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 363:287-299. doi: 10.1098/rstb.2007.2140.
- Helbig AJ, 1996. Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in palearctic warblers (*Aves: Sylviidae*). *Journal of Experimental Biology* 199:49-55.
- Holberton RL, Able KP, 1992. Persistence of circaannual cycles in migratory bird held in constant dim light. *Journal of Comparative Physiology A-Sensory Neural and Behavioral Physiology* 171:477-481. doi: 10.1007/BF00194580.
- Hubálek Z, 2004. Global weather variability affects avian phenology: a long-term analysis, 1881-2001. *Folia Zoologica* 53:227-236.
- Hüppop O, Hüppop K, 2011. Bird migration on Helgoland: the yield from 100 years of research. *Journal of Ornithology* 152:25-40. doi: 10.1007/s10336-011-0705-2.
- Hüppop O, Hüppop K, 2003. North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270:233-240. doi: 10.1098/rspb.2002.2236.
- Hurrell JW, 1996. Influence of variations in extratropical wintertime teleconnections on Northern Hemisphere temperature. *Geophysical Research Letters* 23:665-668. doi: 10.1029/96gl00459.
- Jahn AE, Levey DJ, Cueto VR, Pinto Ledezma J, Tuero DT, Fox JW, Masson D, 2013. Long-distance bird migration within South America revealed by light-level geolocators. *Auk* 130:223-229. doi: 10.1525/auk.2013.12077.
- Jenni L, Kéry M, 2003. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 270:1467-1471. doi: 10.1098/rspb.2003.2394.

- Jonker RM, Kuiper MW, Snijders L, Van Wieren SE, Ydenberg RC, Prins HHT, 2011. Divergence in timing of parental care and migration in barnacle geese. *Behavioral Ecology* 22:326-331. doi: 10.1093/beheco/arq208.
- Lehikoinen A, 2011. Advanced autumn migration of sparrowhawk has increased the predation risk of long-distance migrants in Finland. *Plos One* 6. doi: 10.1371/journal.pone.0020001.
- Lehikoinen A, Jaatinen K, 2012. Delayed autumn migration in northern European waterfowl. *Journal of Ornithology* 153:563-570. doi: 10.1007/s10336-011-0777-z.
- Lind J, Cresswell W, 2006. Anti-predation behaviour during bird migration; the benefit of studying multiple behavioural dimensions. *Journal of Ornithology* 147:310-316. doi: 10.1007/s10336-005-0051-3.
- Meissner W, 2015. Immature dunlins (*Calidris alpina*) migrate towards wintering grounds later than adults in years of low breeding success. *Journal of Ornithology* 156:47-53. doi: 10.1007/s10336-014-1132-y.
- Møller AP, 2001. Heritability of arrival date in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268:203-206. doi: 10.1098/rspb.2000.1351
- Møller AP, 2004. Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology* 10:2028-2035. doi: 10.1111/j.1365-2486.2004.00874.x.
- Moore MC, Donham RS, Farner DS, 1982. Physiological preparation for autumnal migration in white-crowned sparrows. *Condor* 84:410-419. doi: 10.2307/1367445.
- Morbey YE, Coppack T, Pulido F, 2012. Adaptive hypotheses for protandry in arrival to breeding areas: a review of models and empirical tests. *Journal of Ornithology* 153:S207-S215. doi: 10.1007/s10336-012-0854-y.
- Morbey YE, Ydenberg RC, 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology Letters* 4:663-673. doi: 10.1046/j.1461-0248.2001.00265.x.
- Morris SR, Ertel MC, Wright MP, 2007. The incidence and effects of ticks on migrating birds at a stopover site in Maine. *Northeastern Naturalist* 14:171-182. doi: 10.1656/1092-6194(2007)14[171:tiaeot]2.0.co;2.
- Møller JC, Pulido F, Kempnaers B, 2011. Identification of a gene associated with avian migratory behaviour. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278:2848-2856. doi: 10.1098/rspb.2010.2567.
- Németh Z, Moore FR, 2007. Unfamiliar stopover sites and the value of social information during migration. *Journal of Ornithology* 148:S369-S376. doi: 10.1007/s10336-007-0209-2.
- Németh Z, Moore FR, 2014. Information acquisition during migration: A social perspective. *Auk* 131:186-194. doi: 10.1642/auk-13-195.1.
- Newton I, 2008. *Migration Ecology of Birds*. Migration Ecology of Birds. Academic Press.
- Nilsson ALK, Sandell MI, 2009. Stress hormone dynamics: an adaptation to migration? *Biology Letters* 5:480-483. doi: 10.1098/rsbl.2009.0193.
- Ninni P, de Lope F, Saino N, Haussy C, Møller AP, 2004. Antioxidants and condition-dependence of arrival date in a migratory passerine. *Oikos* 105:55-64. doi: 10.1111/j.0030-1299.2004.12516.x.
- Pulido F, 2007. Phenotypic changes in spring arrival: evolution, phenotypic plasticity, effects of weather and condition. *Climate Research* 35:5-23. doi: 10.3354/cr00711.
- Pulido F, Berthold P, 2010. Current selection for lower migratory activity will drive the evolution of residency in a migratory bird population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:7341-7346. doi: 10.1073/pnas.0910361107.

- Pulido F, Berthold P, Mohr G, Querner U, 2001. Heritability of the timing of autumn migration in a natural bird population. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268:953-959. doi: 10.1098/rspb.2001.1602.
- Pulido F, Coppack T, 2004. Correlation between timing of juvenile moult and onset of migration in the blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Animal Behaviour* 68:167-173. doi: 10.1016/j.anbehav.2003.11.006.
- Ramenofsky M, Wingfield JC, 2007. Regulation of migration. *Bioscience* 57:135-143. doi:10.1641/b570208.
- Rosenfield RN, Lamers D, Evans DL, Evans M, Cava JA, 2011. Shift to later timing by autumnal migrating sharp-shinned hawks. *Wilson Journal of Ornithology* 123:154-158. doi: 10.1676/10-046.1.
- Saino N, Ambrosini R, Rubolini D, von Hardenberg J, Provenzale A, Hüppop K, Hüppop O, Lehikoinen A, Lehikoinen E, Rainio K, Romano M, Sokolov L, 2011. Climate warming, ecological mismatch at arrival and population decline in migratory birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278:835-842. doi: 10.1098/rspb.2010.1778.
- Saino N, Szép T, Romano M, Rubolini D, Spina F, Møller AP, 2004. Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology Letters* 7:21-25. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00553.x.
- Salewski V, Bairlein F, Leisler B, 2003. Niche partitioning of two Palearctic passerine migrants with Afrotropical residents in their West African winter quarters. *Behavioral Ecology* 14:493-502. doi: 10.1093/beheco/arg021.
- Santiago-Alarcon D, Mettler R, Segelbacher G, Schaefer HM, 2013. Haemosporidian parasitism in the blackcap (*Sylvia atricapilla*) in relation to spring arrival and body condition. *Journal of Avian Biology* 44:521-530. doi: 10.1111/j.1600-048X.2013.00181.x.
- Sanz-Aguilar A, Bechet A, Germain C, Johnson AR, Pradel R, 2012. To leave or not to leave: survival trade-offs between different migratory strategies in the greater flamingo. *Journal of Animal Ecology* 81:1171-1182. doi: 10.1111/j.1365-2656.2012.01997.x.
- Schmaljohann H, Dierschke V, 2005. Optimal bird migration and predation risk: a field experiment with northern wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Journal of Animal Ecology* 74:131-138. doi: 10.1111/j.1365-2656.2004.00905.x.
- Schmaljohann H, Fox JW, Bairlein F, 2012. Phenotypic response to environmental cues, orientation and migration costs in songbirds flying halfway around the world. *Animal Behaviour* 84:623-640. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.06.018.
- Shariatinajafabadi M, Wang T, Skidmore AK, Toxopeus AG, Koelzsch A, Nolet BA, Exo K-M, Griffin L, Stahl J, Cabot D, 2014. Migratory herbivorous waterfowl track satellite-derived green wave index. *Plos One* 9. doi: 10.1371/journal.pone.0108331.
- Silverin B, 2003. Behavioural and hormonal dynamics in a partial migrant. In: *Avian migration* (Berthod P, Gwinner E, Sonnenschein E, eds). Springer; 127-140.
- Sinelschikova A, Kosarev V, Panov I, Baushev AN, 2007. The influence of wind conditions in Europe on the advance in timing of the spring migration of the song thrush (*Turdus philomelos*) in the south-east Baltic region. *International Journal of Biometeorology* 51:431-440. doi: 10.1007/s00484-006-0077-0.
- Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z (eds), 2007. *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate*, Cambridge: Cambridge University Press.

- Szép T, Møller AP, Piper S, Nuttall R, Szabó ZD, Pap PL, 2006. Searching for potential wintering and migration areas of a Danish barn swallow population in South Africa by correlating NDVI with survival estimates. *Journal of Ornithology* 147:245-253. doi: 10.1007/s10336-006-0060-x.
- Tøttrup AP, Rainio K, Coppack T, Lehikoinen E, Rahbek C, Thorup K, 2010. Local temperature fine-tunes the timing of spring migration in birds. *Integrative and Comparative Biology* 50:293-304. doi: 10.1093/icb/icq028.
- Trnka A, Grim T (eds), 2014. *Ornitologická príručka*, Bratislava: Slovenská ornitologická spoločnosť.
- Tryjanowski P, Kuzniak S, Sparks T, 2002. Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland. *Ibis* 144:62-68. doi: 10.1046/j.0019-1019.2001.00022.x.
- Tryjanowski P, Sparks TH, Kuzniak S, Czechowski P, Jerzak L, 2013. Bird migration advances more strongly in urban environments. *Plos One* 8. doi: 10.1371/journal.pone.0063482.
- Wojczulanis-Jakubas K, Jakubas D, Foucher J, Dziarska-Palac J, Dugue H, 2013. Differential autumn migration of the aquatic warbler (*Acrocephalus paludicola*). *Naturwissenschaften* 100:1095-1098. doi: 10.1007/s00114-013-1108-4.
- Yosef R, Markovets M, 2009. Spring bird migration phenology in Eilat, Israel. *Zookeys*:193-210. doi: 10.3897/zookeys.31.107.
- Yosef R, Tryjanowski P, 2002. Avian species saturation at a long-term ringing station: A never-ending story? *Journal of the Yamashina Institute for Ornithology* 34:89-95. doi: 10.3312/jyio1952.34.89.