

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



**Které vlastnosti samců ovlivňují u lejsků
bělokrkých jejich přilet na hnízdiště?**

Diplomová práce

Martin Zemánek

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist Ph.D.

Olomouc 2017

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením Mgr. Miloše Krista Ph.D. a použil pouze pramenů, které jsou uvedeny v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne.....

.....

Martin Zemánek

Poděkování:

Rád bych na tomto místě 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.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Martin Zemánek

Název práce: Které vlastnosti samců ovlivňují u lejsků bělokrkých jejich přilet na hnízdiště?

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, PhD

Rok obhajoby práce: 2017

Počet stran: 38

Počet příloh: 0

Jazyk: český

Abstrakt:

Načasování přiletů samců u druhů zimujících v Africe na evropská hnízdiště ovlivňuje jejich reprodukční úspěšnost. Samci, kteří přilétnou na hnízdní lokalitu dříve, obsazují lepší teritoria, páří se s více samicemi a mají více potomků. Přírodní výběr by tedy měl upřednostňovat takové jedince, kteří budou na hnízdiště přilétat dříve a budou schopni snášet náročné klimatické podmínky v předhnízdním období. V této práci jsem se zaměřil na individuální vlastnosti samců lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), které mohou ovlivnit dobu přiletů na hnízdiště. Samci byli na hnízdní lokalitě odchyťováni v letech 2014 – 2016. Starší samci přilétali na hnízdiště dříve, přičemž jednoletí samci se průměrně opožďovali o šest dnů. Z morfologických charakteristik (délka křídla, délka tarsometatarsu, váha a velikost čelní skvrny) přilet na hnízdiště významně ovlivňovala pouze délka křídla. Ani vyšší rodičovská investice v předešlé hnízdní sezóně neměla výrazný vliv na dobu jarních přiletů. Na přilet jednoletých samců neměl vliv ani počet jejich sourozenců, se kterými se museli dělit o potravu donášenou rodiči. Z opakovaných přiletů na studovanou lokalitu jsem mohl odhadnout míru opakovatelnosti jarních přiletů, která činila $R = 0,245$. Při porovnání přiletů otců a jejich synů jsem odhadl míru heritability přiletů na hnízdiště $h^2 = 0,234$. Tyto závěry jsou konzistentní s obdobnými studiemi prováděnými na velké škále migrantů. Bylo by vhodné získat obdobná data z více lokalit a vytvořit tak ucelený pohled na migrační chování lejska bělokrkého.

Klíčová slova: Ptačí migrace, Doba přiletu, Individuální vlastnosti, Věk, Heritabilita, Repeatabilita, Lejsk bělokrký

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Martin Zemánek

Title: Which traits affect the arrival of males of the collared flycatcher to their breeding sites?

Type of thesis: Master

Department: Dept. of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

The year of presentation: 2017

Number of pages: 38

Number of appendices: 0

Language: Czech

Abstract:

Timing of arrival of males in species wintering in Africa to European breeding localities influence their reproductive success. Males arriving earlier to the breeding sites obtain better territories, mate with more females and produce more offspring. Therefore, selection should favorize males which arrive early and are able to deal with harsh climatic conditions in pre-breeding period. In this thesis I focused on traits of collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) males, which can affect timing of arrival to the breeding ground. Males were caught at the nesting locality during years 2014 – 2016. Older males arrived to breeding sites earlier, one-year old males arrived in average six days later. I tested several morphological characteristics (wing length, tarsometatarsus length, weight and size of forehead patch) for their effect on the timing of male arrival. Wing length was the only one which significantly influenced timing of arrival. Higher parental investment in the last breeding season did not significantly influence arrival in the next spring. Number of siblings, with whom focal male shared parental resources when in the native nest, also did not affect timing of arrival. As some males arrived in several different years, I was able to determine the repeatability of their arrivals ($R = 0,245$). I also compared arrival of fathers and sons and determined heritability of timing of arrival to the breeding ground ($h^2 = 0,234$). These results were comparable to those found in other studies focused on migration. It would be useful to get similar data from more localities. This would enable us to make better conclusions about migratory behaviour of collared flycatcher.

Key words: Bird migration, Time of arrival, Individual characteristics, Age, Heritability, Repeatability, Collared flycatcher

Obsah

Úvod	9
Vnější faktory.....	9
Individuální vlastnosti.....	11
Metodika	16
Modelový druh	16
Lokalita	17
Terénní práce.....	17
Analýza dat	19
Výsledky.....	21
Diskuze.....	27
Závěrečné shrnutí	32
Citovaná literatura	33

Úvod

Každý rok se milióny ptáků přesouvají v podzimním období z hnízdišť na zimoviště a na jaře zase zpět. Tohoto podzimního „zmizení“ některých druhů ptáků si mezi prvními povšiml již např. Aristoteles. Jeho hypotéza o hibernujících vlaštovkách obecných (*Hirundo rustica*) na dně jezer v bahně byla pak považována za pravdivou ještě v 18. století (Aristotle et al., 1878).

Migrace je fyzicky velmi náročný úkon, který je ovlivněn jak faktory vnějšího prostředí, tak individuálními schopnostmi ptáků. Tyto faktory pak rozdílně ovlivňují dva typy migrantů, které v rámci palearktiko-afrotropického systému rozlišujeme. Migranti na krátké vzdálenosti (short-distance migrants) zimují převážně v Evropě, případně na severním pobřeží Afriky. Migranti na dlouhé vzdálenosti (long-distance migrants) pak uletí zpravidla tisíce kilometrů a zimují až v tropické Africe (Berthol, 2001). V následujícím textu nejprve popíši vliv vnějších faktorů na migraci. Poté se zaměřím na individuální vlastnosti ptáků, kterými jsem se zabýval i v praktické části této studie.

Vnější faktory

Za asi nejznámější faktor ovlivňující spuštění migrace je považována délka dne. Délka fotoperiody ovlivňuje při jarním tahu spíše migranty na krátké vzdálenosti. Délka slunečního svitu se totiž mění po celou dobu zimování. Tudíž lze z této informace odhadnout, kdy nastala ta správná doba pro odlet zpět na hnízdiště. Ptáci migrující na dlouhé vzdálenosti jsou v tomto ohledu trochu hendikepováni. V okolí rovníku je totiž fotoperioda víceméně stejně dlouhá po celou dobu zimování. Délka dne je však v tomto případě využívána ještě na hnízdišti. V pohnízním období dochází pomocí fotoperiody k seřízení vnitřních hodin. Na zimovištích se pak tyto migranti řídí pomocí těchto vnitřních biologických hodin (Berthold, 2001; Sharp, 2005). Laboratorní studie u bělořita šedého (*Oenanthe oenanthe*) ukázala, že samci mají oproti samicím tyto hodiny nastaveny na dřívější odlet ze zimovišť. Migrační neklid se u samců projevoval dříve i přes stejné podmínky, co se týče potravy a fotoperiody (Maggini a Bairlein, 2012).

Dalším z důležitých vnějších faktorů ovlivňujících přilet migrantů na hnízdiště je teplota. Teplota dokáže ovlivnit jak samotné načasování odletu ze zimovišť, tak i dobu trvání samotného tahu. Neboť s vyšší teplotou po dobu migračního letu jsou ve větším fenologickém

rozvoji i jednotlivé tahové zastávky (stop-over sites), kde lze pak potravu najít mnohem snadněji. Není tak nutné zde setrvávat delší dobu, čímž se samotný tah urychlí (Aholda et al., 2004). Migranti na krátké vzdálenosti se při rozhodování o jarním odletu ze zimovišť řídí převážně teplotou. Díky prostorové blízkosti zimoviště a hnízdiště jsou teploty na obou místech více provázány. Dojde-li tak ke zvýšení teploty na zimovišti, je vysoce pravděpodobné, že vzrostla i teplota na hnízdišti, a proto tito migranti začínají podstupovat jarní tah. Naopak migranti na dlouhé vzdálenosti zimující až v Africe této informace využívat nemohou. Proto se řídí jinými stálými faktory, jako například délkou dne a případná vyšší teplota pouze urychlí rychlost tahu (TOttrup et al., 2010).

Severoatlantická oscilace (NAO) popisuje komplexní systém klimatických jevů, které vysvětlují počasí na severní polokouli. Je definována změnami tlaku vzduch mezi Ponta Delgada v Azorách a Stykkisholmur na Islandu. Pozitivní NAO index znamená, že atmosférický tlak nad subtropickou částí severního Atlantského oceánu je vyšší než normálně, zatímco nad severní částí oceánu je tlak naopak nižší. Rozdíl tlaků mezi těmito dvěma oblastmi přináší více bouří nad Atlantský oceán a dále teplé a suché počasí nad severní a centrální Evropu. V případě negativního NAO indexu pozorujeme opačný jev. Nad střední Evropou se nachází studený vzduch a naopak nad mediteránem je vzduch vlhký, často studený (Hurrell, 1995). Je proto pravděpodobné, že NAO hodnoty ovlivňují přilet migrantů více v západní a střední Evropě než v oblasti Afriky. Pravděpodobně i z tohoto důvodu některé studie nepotvrdily vliv NAO indexu na trans-saharské migranty (Hubálek, 2004). Přílety lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) na hnízdiště ve Finsku však byly částečně ovlivněny NAO hodnotou. Na druhou stranu migrační trasa vedla přes podstatnou část Evropy, což mohlo ovlivnění severoatlantickou oscilací způsobit. (Aholda et al., 2004). Hüppop a Hüppop (2003) našli časnější průtah přes ostrov Helgoland při vyšším NAO indexu u 23 druhů migrantů na dlouhé i krátké vzdálenosti.

Dalším způsobem, který se používá pro vysvětlení příletů migrantů, je normalizovaný diferenční vegetační index (NDVI). Tato metoda používá družicové snímky, které porovnávají odrážené vlny červeného a blízkce infračerveného záření. Tímto způsobem pak lze odhadnout fotosyntetické aktivity jednotlivých míst na planetě Zemi (Pettorelli et al., 2011). Vyšší primární produktivita pak vede k vyšší abundanci dalších trofických vrstev, jako jsou členovci, kteří jsou potravou pro mnoho migrantů (Gordo, 2007). Gordo a Sanz (2007) prokázali dřívější dobu průletu přes Španělsko u vybraných migrantů v případě, že na zimovištích byl

zaznamenán vyšší index NDVI. Tato studie dokazuje význam zimovišť jako zdroje živin pro cestu na hnízdiště.

Dalším z významných faktorů, které ovlivňují rozhodnutí ptáků o odletu ze zimoviště a tudíž i přilet na hnízdiště, je vítr. Ve většině případů ptáci preferují nejpříznivější vítr jak při odletu, tak při letu samotném. Díky tomu dokáží ušetřit energii a pro některé migranty je příznivý zadní vítr nezbytnou podporou k překonání velkých bariér (Liechti, 2006). U bělořita šedého (*Oenanthe oenanthe*) byl pozorován vyšší noční migrační neklid v případě, že přechází noc, kdy byl jedinec odchycen, vál příznivý vítr (Eikennar a Schmaljohann, 2015). Není však zcela jasné, jakým způsobem jedinci na zemi poznají, jaký vítr očekávat nahoře. Změny větrných podmínek vyvolávají změnu atmosférického tlaku. Je pravděpodobné, že ptáci reagují právě na tyto změny tlaku (Liechti, 2006).

Načasování migrace a migrační tah samotný však neovlivňují pouze abiotické faktory. Při odletu z hnízdišť u bahňáků v severských oblastech je významným faktorem úspěšnost hnízdění. V letech, kdy je predací tlak ze strany lišky polární (*Alopex lagopus*), nebo sovice sněžné (*Bubo scandiacus*) vysoký, dochází k časnějšímu odletu dospělců na zimoviště. V letech, kdy jsou mláďata vyvedena ve vyšším počtu, naopak odlétají dospělci výrazně později. (Barsheb et al., 2011). Predace je významným faktorem po celou dobu tahu. Právě v tomto období se třeba u lesňáčka modrohřbetého (*Dendroica caerulescenc*) predací tlak zvyšuje až 15krát (Lind a Cresswell, 2006). U bělořita šedého (*Oenanthe oenanthe*) bylo zjištěno, že vyšší predací tlak snižuje množství tukových zásob, avšak nemění dobu setrvání na tahových zastávkách (Schmaljohann a Dierschke, 2005).

Individuální vlastnosti

Na načasování migrace mají také podstatný vliv vlastnosti jednotlivých ptáků. Různé vnitřní vyladění jedinců má za následek variabilitu jejich přiletů v rámci populace. Což je rozdíl od faktorů prostředí, které spouštějí migrační tah v rámci celé populace víceméně v jeden okamžik (Ninni et al., 2004). Individuálními vlastnostmi jedince rozumíme jednak morfologické vlastnosti (délka křídla, délka tarsometatarsu, váha), dále pak jeho věk, pohlaví, či genetickou výbavu. V neposlední řadě zahrnují také různé zkušenosti a zážitky jedince (např.: délka rodičovské péče, počet vyvedených mláďat, počet sourozenců v jedné hnízdní budce, zkušenosti s migračním letem).

Na hnízdiště mezi prvními přilétají zpravidla starší jedinci. Jednoletí ptáci nemají s tahovou cestou tolik zkušeností, a proto jim let zabere více času. Starší samci jsou pak také

více motivováni pro dřívější přilet na hnízdiště, neboť tak snáze získají vhodné teritorium a případně i více samic ke spáření. V případě sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*) přilétají více jak dvouletí samci na svá teritoria v Kanadě průměrně šest dní před samicemi a mladšími samci (McKinnon et al., 2015). Samci rehka domácího (*Phoenicurus ochruros*) při studii na tahové zastávce na ostrově Ventotene v Tyrhénském moři při jarním tahu odlétali na rozdíl od samic i za méně příznivých povětrnostních podmínek (Morganti et al., 2011).

Význam věku u migrujících ptáků je zřejmý i v případě načasování podzimního tahu. Na zimoviště odlétají juvenilní migranti na krátké vzdálenosti dříve. Migranti na krátké vzdálenosti totiž zpravidla kompletně pelichají ještě na hnízdišti. Dospělí ptáci tak ještě musí kompletně přepelichat. U juvenilních jedinců dojde pouze k výměně obrysových per na těle. Nejsou tedy tolik omezeni pelicháním a mohou odletět dříve (Berthold, 2001). Dospělci krahujce amerického se při podzimním tahu opožďovali před tohoročními mláďaty na pozorovacím místě v Minnesotě o dva týdny (Rosenfield et al., 2011). U migrantů na dlouhé vzdálenosti je tato věková diference komplikovanější. U bahňáků hnízdících v Arktidě ovlivňuje podzimní odlet na zimoviště míra predace. Dospělci jespáka obecného (*Calidris alpina*) při vysoké hnízdní úspěšnosti odlétají ve srovnání s mláďaty později. Avšak při nízké hnízdní úspěšnosti, kdy byla hnízda ve větší míře predována, odlétali dospělci z hnízdišť dříve, než přeživší mláďata. Páry, které o snůšku přišly, další již nezakládaly, a proto se mohly na podzimní tah vydat dříve (Meissner, 2015). Arktická krajina byla pro hnízdění bahňáků ideálním prostředím díky nízkému predáčnickému tlaku. V posledních letech však v těchto oblastech ubývá lumíků (*Lemmini*), a jejich predátoři, jako například liška polární (*Alopex lagopus*) nebo sovice sněžná (*Bubo scandiacus*), pak predují snůšky bahňáků s mnohem větší intenzitou (Barshep et al., 2011). Kiat a Izhaki (2016) našli souvislost mezi přepeřováním a rozdílným načasováním průtahů dospělců a mláďat přes Izrael u 23 druhů pěvců. Migranti na dlouhé vzdálenosti pelichali pouze na zimovištích a vždy přilétali adulti před juvenilny. V případě letního přepeřování byly pozorovány obě možnosti: juvenilové před adulty a adulti před juvenilny (Kiat a Izhaki, 2016).

Migrační let je pro jedince vysoce náročnou aktivitou. Během letu může metabolismus dosáhnout až třicetinasobku bazální hodnoty (Berthold, 2001). Tato vysoce namáhavá fyzická aktivita spojená s vyšší tělesnou teplotou by mohla stimulovat imunitní systém stejně, jako by organismus poškozovala infekce. Buehler et al. (2010) proto předpokládají, že v období migrace jsou migranti k patogenům spíše tolerantní. Vzhledem k vysoké energetické náročnosti je imunitní systém po dobu migrace vypínán. Běžným produktem metabolismu, ale také

aktivovanou imunitní reakcí, jsou volné radikály. Jejich množství v krvi zvýšením fyzické aktivity stoupá. Velmi snadno se kombinují s enzymy a receptory a tím mohou poškodit důležité molekuly jako DNA, proteiny a lipidy (Ninni et al., 2004). Naopak karotenoidy dokáží v těle tyto radikály vychytávat a tím snížit jejich negativní vliv. Jelikož je dokáží syntetizovat pouze rostliny, řasy, houby a některé bakterie, musí je ptáci přijímat ve své potravě.

Karotenoidy můžeme nalézt jak ve svalech, játrech, krvi či v tukových zásobách, tak také v peří, kde se uplatňují při zbarvení. Každý jedinec stojí pak před rozhodnutím, zda karotenoidy použije pro výraznější zbarvení peří, nebo pro vychytávání volných radikálů. Ninni et al. (2004) zjistili u později přilétajících jedinců vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) větší podíl karotenoidů v krvi. Pravděpodobně díky vyšším nákladům spojených s oxidativním stresem.

Další aspekt ovlivňující migraci jsou tukové zásoby. Výhoda tuků spočívá v množství uložené energie. V jednom gramu tuku se ukrývá přibližně 9.2 kilokalorií. Naproti tomu v 1 gramu proteinů je pouze 1,3 kilokalorií a v 1 gramu sacharidů můžeme nalézt pouze 1,0 kilokalorií. Tukové zásoby tedy obsahují 7-9krát více energie, než ostatní zásobní látky (Newton, 2008). Největší tukové zásoby lze nalézt v podkoží, zejména v oblasti claviculi a coracoidu, kde je lze poměrně snadno pozorovat například při kroužkování. Další tukové zásoby lze nalézt například v játrech, které v předmigračním období zvýšeného příjmu potravy (hyperfagie) téměř zdvojnásobí svou hmotnost (Berthold, 2001). Pěvci si v porovnání s většími druhy, jako jsou čápi, husy nebo jeřábi, vytvářejí mnohem větší zásoby tuku. V případě, že by velké druhy tukem navýšily tělesnou váhu obdobně jako pěvci, prakticky by nemohly létat. Velké druhy však při migraci využívají především plachtění, čímž výrazně šetří energii. Při vytváření tukových zásob na tahových zastávkách dochází k úbytku tuku ještě následující den po přiletu. Trávicí trakt se v průběhu letu značně zmenší v důsledku potravního půstu. Jedinci pak ještě určitou dobu po přistání nepřijímají potravu v maximální možné míře (Eikenaar et al., 2014).

Pro přípravu na podzimní migraci je rozhodující míra úsilí při hnízdění. Pokud pár zahnízdí později a mláďata úspěšně vylétnou, pak jsou rodiče časově omezeni v přípravě na podzimní migraci (Berthold, 2001). V případě, že se o mláďata stará pouze jeden rodič, pak u tohoto pečujícího pohlaví dochází k opoždění podzimního odletu na zimoviště (Barshep et al., 2011; Wojczulanis-Jakubas et al., 2013). Pro mláďata je však rodičovská péče důležitá z hlediska přežívání. Prodloužila-li se pohnízdni rodičovská péče u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) z šesti dnů na čtrnáct dnů, zvýšilo se přežívání mláďat 2,5krát (Grübler a Naef-Daenzer,

2010). Prodlužování rodičovské péče je však výhodné pouze u druhů, jež hnízdí pouze jednou ročně. V opačném případě by se při prodloužení hnízdní péče první snůšky výrazně snížila hnízdní úspěšnost snůšek dalších (Berthold, 2001). Pro rodiče je také omezující počet mlád'at, o která se musí postarat. Větší počet mlád'at u čápa bílého (*Ciconia ciconia*) v jednom roce způsobil pozdější přilet na hnízdiště v roce následujícím. To naznačuje vysoké energetické nároky na reprodukci, které mají následky i v dalším roce (Tryjanowski a Sparks, 2008).

Načasování migrace a migrační tah jsou ovlivňovány celou řadou hormonů. Ty se podílí na hyperfagii, zvyšování tukových zásob, nebo navyšují počet červených krvinek v krvi, což usnadní okysličování svalů během letu (Newton, 2008). Gonadotropní hormony působí rozdílně během jarní a podzimní migrace. Vzhledem k nadcházejícímu hnízdění jsou gonády při jarním tahu alespoň částečně aktivovány. Tudíž je vysoce pravděpodobné, že se pohlavní hormony na migraci podílí. Naopak před podzimním tahem je nutné utlumení činnosti pohlavních žláz. Lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) nezahájil podzimní migraci, pokud mu byl v pohnízdním období uměle dodáván hormon testosteron (Silverin, 2003). Na tvorbě tukových zásob se podílí několik hormonů: prolaktin, hormony pankreatu i ghrelin. Ghrelin se v krevním řečišti vyskytuje ve dvou formách: acylované a neacylované. Acylovaná forma pravděpodobně reguluje tvorbu tukových zásob, neacylovaná pak tlumí příjem potravy, ale naopak způsobuje zvýšení migračního neklidu (Goymann et al., 2017). Kortikosteron ze skupiny glukokortikoidů se také podílí na tvorbě tukových zásob, ale navíc slouží k lepšímu zvládnutí stresového období, čímž migrace bezpochyby je (Berthold, 2001).

Na načasování migrace se do značné míry podílí také genetická výbava jedince. Toto ovlivnění však může být zastíněno vnějšími faktory, které samotné projevy genů ruší (Berthold, 2001). Heritabilita (dědivost, h^2) je hodnota, udávající podíl genetické variability na celkové fenotypické variabilitě. Heritabilita načasování migrace byla odhadnuta jen u několika druhů. Přičemž hodnota heritability varíruje mezi 0 až 50 % v závislosti na druhu či metodě použité pro její odhad (Tarka et al., 2015).

Bylo zkoumáno několik možných genů, které migraci spouští. Mueller et al., (2011) objevil u pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) gen ADCYAP1, který zodpovídá za 2,5 procent migračního neklidu. Migrační aktivita byla tím vyšší, čím delší měli ptáci svou kratší alelu. Avšak Mettler et al., (2015) našli ovlivnění tímto genem pouze u samic v závislosti na tvaru křídla. Velikost větší z alel pozitivně ovlivňovala jarní přilet u samic s kulatějšími křídly, zatímco samice se špičatějšími křídly ovlivňovala negativně. Další gen, který je studován ve spojitosti s načasováním migrace je CLOCK gen. Většina z ročních fází (hnízdění,

pelichání, migrace) je u ptáků kontrolována fotoperiodou. CLOCK geny pak kontrolují projevy fotoperiodicky ovlivněných vlastností. CLOCK gen kóduje CLOCK protein, ten společně s proteinem BMAL1 tvoří heterodimer a produkují transkripčně aktivační komplex, který tvoří základní složku cirkadiánní oscilace (Johnsen et al., 2007; Saino et al., 2015).

Geny se také podílí na směrové orientaci při migrační trase. A to především při prvním letu, kdy jsou jedinci bez jakýchkoli zkušeností. Evropská populace pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) odlétá na zimoviště v Africe dvěma směry. Populace ze západní Evropy letí přes Gibraltar, kdežto populace z východní Evropy táhne přes Turecko. Při studii v zajetí byli kříženi rodiče z populace východní a západní. Jejich mláďata pak vykazovala tendenci táhnout směrem mezi směry rodičů. Tito hybridy by tedy letěli přes Alpy a Středozemní moře. Tato trasa by byla natolik fyzicky náročná, že by ji pravděpodobně nedokázali podstoupit (Helbig, 1996).

Ačkoliv je migrace předmětem celé řady studií, migrační chování lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) je probádáno jen velmi povrchně. V této práci studuji vliv vlastností samců lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) na načasování jejich příletu na hnízdiště. V úvodu mé studie se zaměřuji na vliv věku. Dále vedle morfologických vlastností, jako jsou délka zobáku či délka křídla, jsem se pokusil vysvětlit rozdílná data příletů pomocí velikosti čelní skvrny, která je považována za sexuálně selektovaný znak (Sheldon a Ellegren, 1999). Dále se zabývám ovlivněním příletu počtem vyváděných mláďat či počtem sourozenců v rodném hnízdě. V neposlední řadě jsem se zaměřil na možné genetické ovlivnění data příletu.

Metodika

Modelový druh:

Lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*) je malý pěvec dosahující hmotnosti 13 gramů. Hnízdí v přirozených dutinách v opadavých lesích střední a východní Evropy, avšak velice rád obsazuje i vyvěšené budky (Hromádka in Cepák et al., 2008). Jako zástupce migrantů na dlouhé vzdálenosti zimuje v jižní Africe, evropské populace pak zejména v oblasti Angoly, Botswany a Zambie (Briedis et al., 2016). Lejsek bělokrký obývá spíše nižší a střední polohy. Ve vyšších nadmořských výškách jej nahrazuje lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*), s nímž tvořil jeden druh až do posledního glaciálního zalednění (Salomonsen 1948 cited by Šťastný 2011). Lejsek bělokrký je o málo menší než vrabec. Samci mají spodinu těla zcela bílou, svrchu jsou kryti sytě černým opeřením s bílou čelní skvrnou, bílým límečkem, bílými skvrnami v křídle a bělavým kostřecem. V prostém šatě mají čelo, vrch hlavy a hřbet šedohnědý, kostřec spíše šedý. Samice má vrch hlavy a hřbet nahnědle šedé, šedý kostřec a bělavou spodinu. Mladí ptáci jsou velice podobní samicím (Svenson, 2012). U samců lejsků bělokrkých nalezneme dva sexuálně selektované znaky. Tím prvním je bílá skvrna v křídlech, druhým pak bílá skvrna na čele. Mezi různými populacemi však lze nalézt rozdíly v sexuální preferenci těchto znaků. Ve švédské populaci samice preferují samce s velkou čelní skvrnou dříve v sezóně, později však tato preference mizí (Qvarström et al., 2000). U populace v České republice na začátku sezóny preference nalezena nebyla. Avšak později v sezóně preferovaly samice samce s přirozenou, nebo zmenšenou skvrnou (Edme et al. 2017).

Samci na hnízdiště přilétají zpravidla mezi 13. a 30. dubnem (Weidinger a Král, 2007), samice přilétají o několik dnů později (Cepák, 2008). Přesná data však o této časové odlišnosti chybí. Je tedy možné, že samice po přiletu na hnízdiště žijí více skrytě a nejsou tudíž zaznamenány. Samci po obsazení dutiny lákají zpěvem samici k zahnízdění (Šťastný et al., 2009). Hnízdo staví samice ze suchých stébel trav, případně starého listí. Samice poté klade zpravidla každý den jedno jasně modré vejce o průměrné velikosti 18,04 × 13,48 mm (Šťastný et al., 2011). Kompletní snůška nejčastěji obsahuje 6–7 vajec (Šťastný et al., 2011). Samec se na inkubaci nepodílí, pouze přikrmuje samici. Na krmení mláďat se podílí oba rodiče.

Lokalita:

Výzkumné práce probíhaly na kopci Velký Kosíř, severozápadně od Prostějova (49°32 N, 17°04E). Z botanického hlediska se jedná především o listnatý les, kde lze nalézt pařezinovou doubravu dubu zimního (*Quercus petrae*), a akátinu (*Robinia pseudoacacia*). Dále v menší míře porosty pajasanu žláznatého (*Ailantus altissima*), buku lesního (*Fagus silvestris*) či habru (*Carpinus betulus*). Z bylinného patra zde můžeme nalézt několik druhů travin, xerothermní byliny jako jsou pryšec chvojka (*Euphorbia cyparissias*) či tolita lékařská (*Vincetoxicum hirundinaria*). Na 6 výzkumných plochách se nachází síť hnízdních budek ve výšce 160–200 cm nad zemí s vletovým otvorem o průměru 32 mm. Z vnitřní strany budky se nad vletovým otvorem nachází aktivovatelná sklopná past a pod vletovým otvorem pak ochranná látka proti predátorům (viz Zasadil, 2001). V budkách nejčastěji hnízdí sýkora koňadra (*Parus major*), lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*), sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), brhlík lesní (*Sitta europaea*), občas sýkora uhelníček (*Periparus ater*), výjimečně pak i sýkora babka (*Poecile palustris*) a lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*).

Terénní práce:

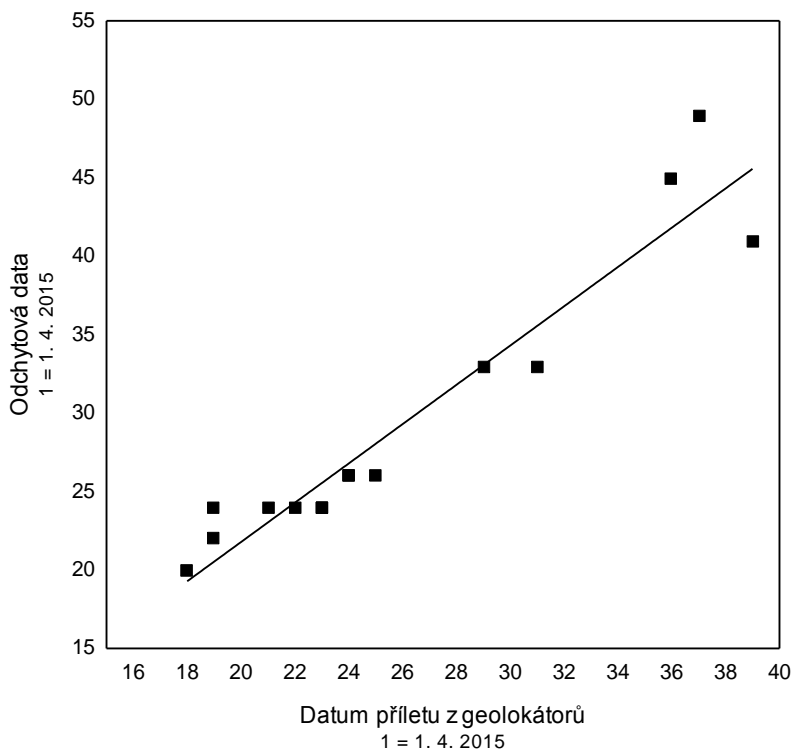
Sběr dat pro tuto studii probíhal na výzkumné lokalitě Velký Kosíř v letech 2014–2016. Na lokalitě však probíhá výzkum již téměř dvacet let. Proto jsem mohl využít pro analýzu rozdílného příletu samců v souvislosti s jejich přesně známým věkem i data, která sahala až do roku 2007.

Na výzkumných odchytech se podílel tým spolupracovníků. Každému z nich bylo na jednotlivých odchytech plochách přiděleno 40 až 60 budek. Začátek práce probíhal zpravidla kolem 8 hodiny ránní. Nejprve jsme zkontrolovali obsazenost či neobsazenost budek podle přítomnosti hnízdního materiálu. Později v sezóně pak rozestavenost hnízda, počet vajec a počet mlád'at. V neobsazené budce se aktivovala odchyťová past a poté byla tato budka po zbytek dne opakovaně kontrolována. V případě, že byl uvnitř nalezen pták, byl obezřetně odchycen. V případě, že se jednalo o některou ze sýkor či brhlíka, byla tato událost pouze zaznamenána do terénního deníku a jedinec byl volně vypuštěn.

Při odchycení samice lejska bělokrkého jsme si zaznačili číslo kroužku, případně i samici bez kroužku okroužkovali. U samce lejska bělokrkého jsme si při prvním odchytu opět poznačili číslo kroužku, avšak následně jsme jej přenesli na centrální stanoviště. Zde bylo nejprve určeno stáří samce (subadultní loňský samec nebo starší adultní samec), prováděna

morfologická měření (po celou dobu výzkumu pouze jednou osobou), vážení, fotografování čelních skvrn a odebírání krev z tarsální žíly. Poté byl samec označen barevným kroužkem a vypuštěn. V případě odchyty samce s barevným kroužkem jsme již tohoto jedince na centrální stanoviště nenosili. Pro každého samce považují datum prvního odchyty za datum přiletu. Pro použitelnost této metody svědčí vysoká korelace ($r=0,96$) mezi datem odchyty a skutečným datem přiletu, který jsme zjistili z geolokátorů nasazovaných v roce 2014 a získaných zpět v roce 2015 (Graf č. 1).

V období krmení mláďat (konec května až druhá polovina června) byli v budkách s mláďaty lejsků odchyťováni jejich rodiče. Dále pak byla mláďata okroužkována. Pro zjištění velikosti čelní skvrny byla tato skvrna v terénu dvakrát vyfotografována s přiloženým pravítkem a potom změřena v programu ImageJ. Obě fotografie z dané dvojice byly měřeny nezávisle na sobě v přibližně týdenním rozestupu. Pro statistickou analýzu jsem používal program R a STATISTICA.

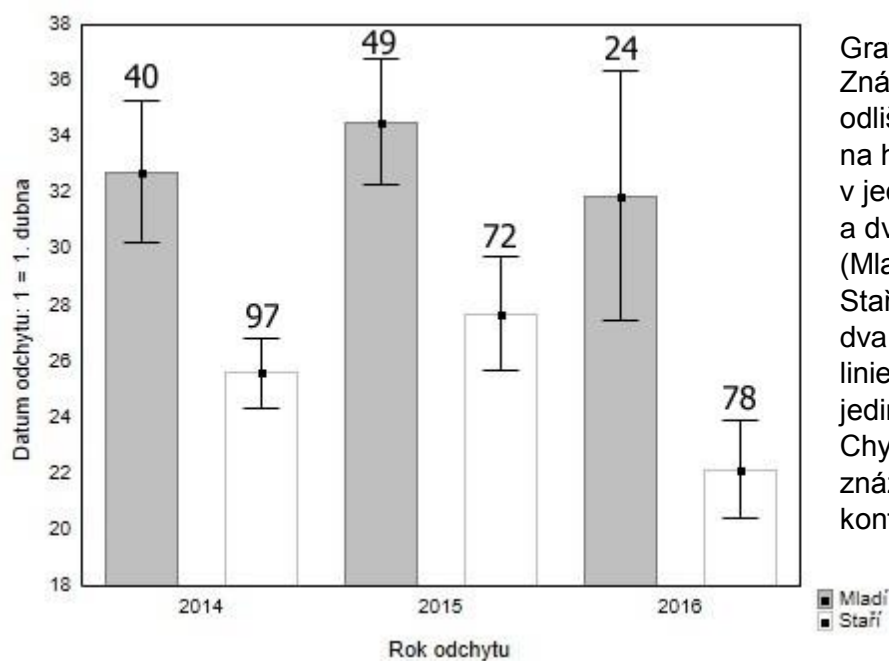


Graf č.1:
 Porovnání dat přiletů
 získaných z geolokátorů a
 z odchyťů v hnízdních
 budkách. Plná čára
 představuje regresní
 přímkou:
 $y = -3,2476 + 1,2517 \cdot x$;
 $r = 0,96$;
 $p < 0,001$

Analýza dat:

Pro vysvětlení variability příletů v závislosti na přesném věku jedince jsem se rozhodl použít metodu tzv. cross-section. V tomto případě jsem použil data příletů pro všechny jedince známého věku, i když byl daný jedinec odchycen třeba jen jeden rok. Pro vyjádření data příletu jsem použil rozdíl od mediánu příletů všech jedinců pro každý rok. Tím jsem odstranil vliv rozdílných příletů v jednotlivých letech (viz Tabulka č. 1). Medián příletů pro rok 2014 je 24. dubna, pro rok 2015 29. dubna a pro rok 2016 21. dubna. Každý údaj o příletu pak vystihuje, zda jedinec přilétl v rámci populace dříve, či později.

Vzhledem k rozdílům v průměrném datu příletu v jednotlivých letech a také mezi věkovými skupinami loňských mláďat versus starších ptáků (viz Graf č. 2) jsem pro většinu dalších analýz používal reziduály. Ty jsem získal z analýzy variance kde nezávislými proměnnými byly věková kategorie (mladí: loňská mláďata; staří: jedinci starší než dva roky) a rok příletu a závislou proměnnou juliánské datum příletu (1 = 1. dubna). Tím jsem odstranil případný vliv roku a věku na datum příletu (Graf č. 2, Tabulka č. 1).



Graf č. 2:
Znázornění meziroční odlišnosti příletů samců na hnízdiště v jednotlivých letech a dvou věkových třídách (Mladí= loňská mláďata, Staří= jedinci starší než dva roky) . Čísla nad liniemi představují počet jedinců ve vzorku. Chybové úsečky znázorňují 95% konfidenční interval.

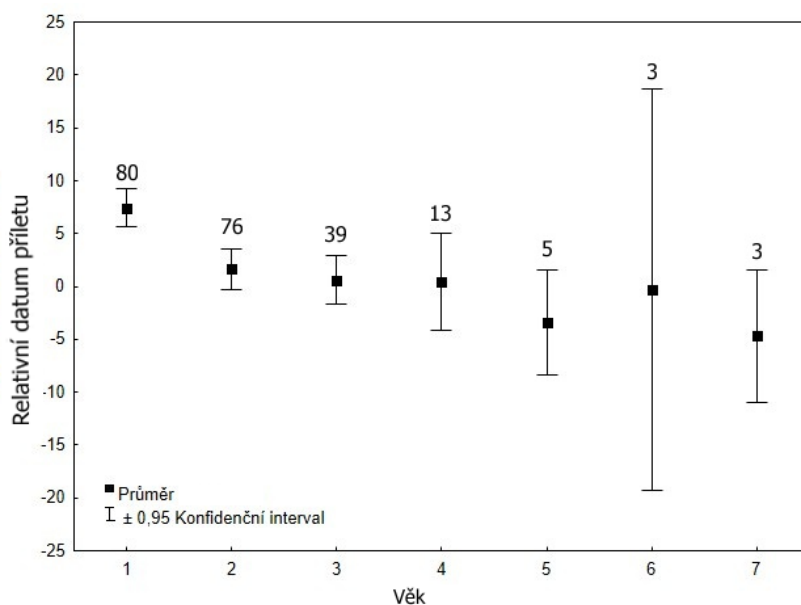
Tabulka č.1: Výsledky analýzy variance data příletu v závislosti na věkové kategorii a roku (N=360)

	DF	F	p
Intercept	1	4217,316	<0,001
Rok	2	10,021	<0,001
Věk	1	73,258	<0,001

V případě, že jsem pro analýzu morfologických vlastností či příletu otců a synů měl k dispozici údaje od jednoho jedince z různých let, počítal jsem s jejich aritmetickými průměry. Při porovnání data příletů otců a jejich synů jsem navíc, v případě, že jsem pro jednoho otce měl záznamy o příletech více synů, zprůměroval i příletová data synů.

Výsledky

Za tři roky terénního výzkumu jsme se spolupracovníky odchytili celkem 281 různých samců lejska bělokrkého. Data přiletů se v jednotlivých letech významně lišila (Graf č. 2, Tabulka č. 1). Nejčasnější přilet samce byl na výzkumné lokalitě zaznamenán 12. dubna 2014. Avšak v dalších letech se přilet prvního samce zpozdil maximálně o 4 dny. Starší samci přilétali na hnízdiště dříve, ale tento vztah byl statisticky signifikantní jen při srovnání mezi jednoletými a staršími ptáky (Graf č. 3, Tabulka č. 2).



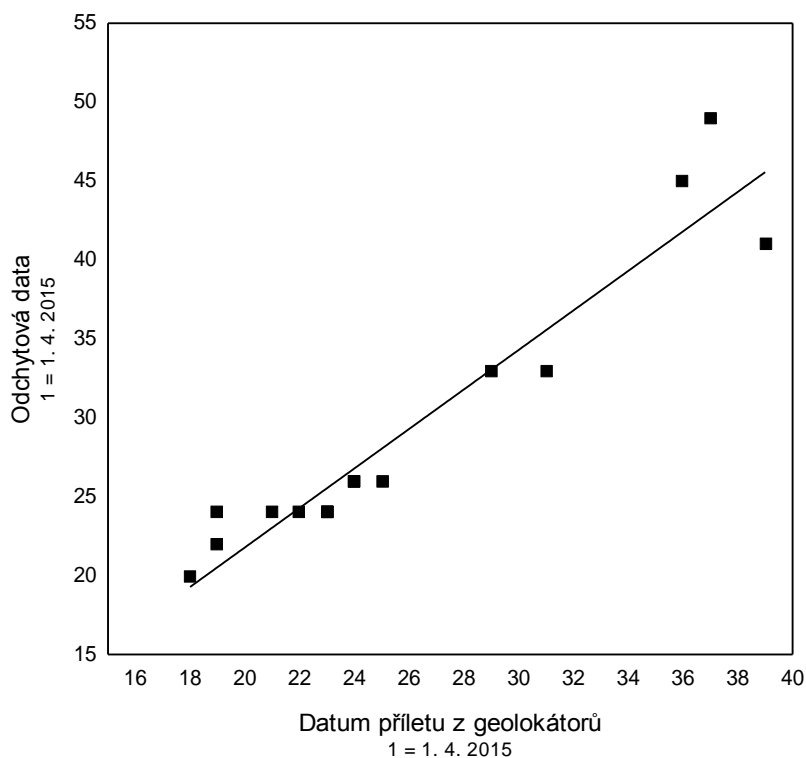
Graf č. 3:
Přilet samců na hnízdiště
v jednotlivých věkových
třídách. Číslo nad liniemi
představují počet jedinců
ve vzorku.

$F_{6;212} = 6,49; p < 0,001$

Tabulka č. 2: P-hodnoty pro mnohonásobná porovnání mezi jednotlivými věkovými třídami (Tukey posteriori test).

Věk	1	2	3	4	5	6	7
1		0,001	0,001	0,048	0,045	0,632	0,123
2			0,995	0,999	0,811	0,999	0,824
3				1,000	0,937	1,000	0,923
4					0,968	1,000	0,951
5						0,999	1,000
6							0,995
7							

Ze všech odchycených samců jsem dokázal identifikovat pro 94 synů 60 otců, pro něž jsem měl minimálně jeden záznam o přiletu (Graf č. 4). Lineární regrese této závislosti byla sice pozitivní (sklon: 0,117), avšak nesignifikantní ($p = 0,566$). Z rovnice lineární regrese jsem odhadl heritabilitu jako dvojnásobek jejího sklonu ($b = \frac{1}{2}h^2$), tedy ($h^2=0.234$) (Falconer a Mackay, 1996).

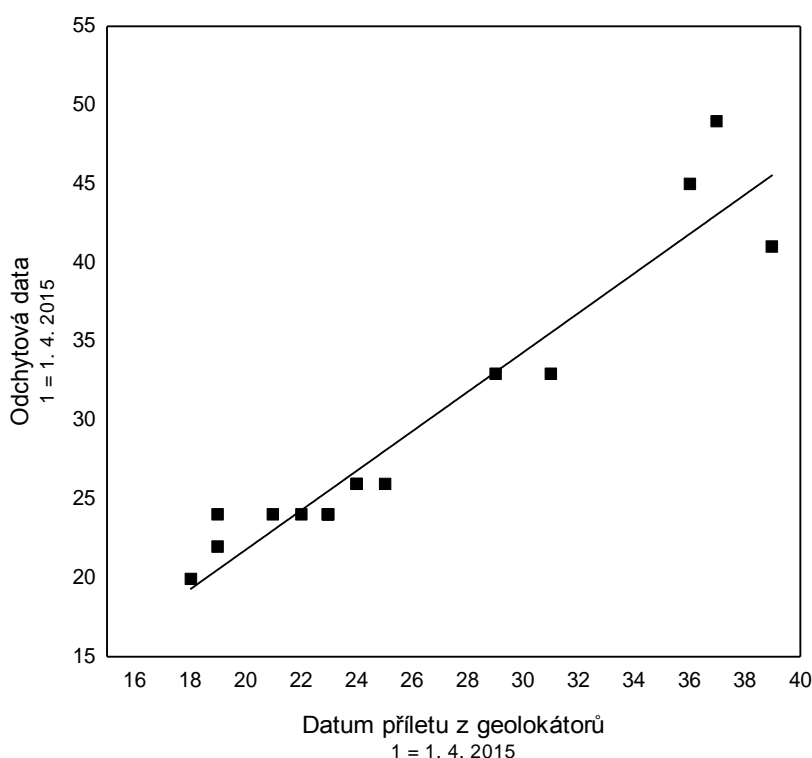


Graf č. 4:
Vztah přiletu otců a jejich synů
 $y = 1,98 + 0,117x$;
 $r = 0,076$; $p = 0,566$;
N=60

Z morfologických vlastností samců pouze délka křídla, která se pohybovala v rozmezí 7.9 - 8,8 cm, významně ovlivňovala přilet na hnízdiště ($p=0,006$; Tabulka č. 3, Graf č. 5). Další morfologické vlastnosti jako délka tarsometatarsu či váha jedince přiletly významně neovlivňovali (Tabulka č. 3). Ani statisticky významný vztah mezi velikostí čelní skvrny a dobou přiletu se nepotvrdil. Morfologické rozdíly však můžeme pozorovat mezi mladými a staršími jedinci (Tabulka č. 4).

Tabulka č. 3: Mnohonásobná regresní analýza data přiletu a morfologických znaků u samců lejska bělokrkého. N=283

	b	Std.Err. (of b)	t ₂₇₅	p-value
Intercept	48,74	25,58	1,91	0,058
Tarsometatarsus (mm)	1,02	0,91	1,12	0,266
Váha (g)	-0,47	0,71	-0,67	0,503
Křídlo (cm)	-7,76	2,82	-2,76	0,006
Čelní skvrna (mm ²)	0,04	0,05	0,88	0,377

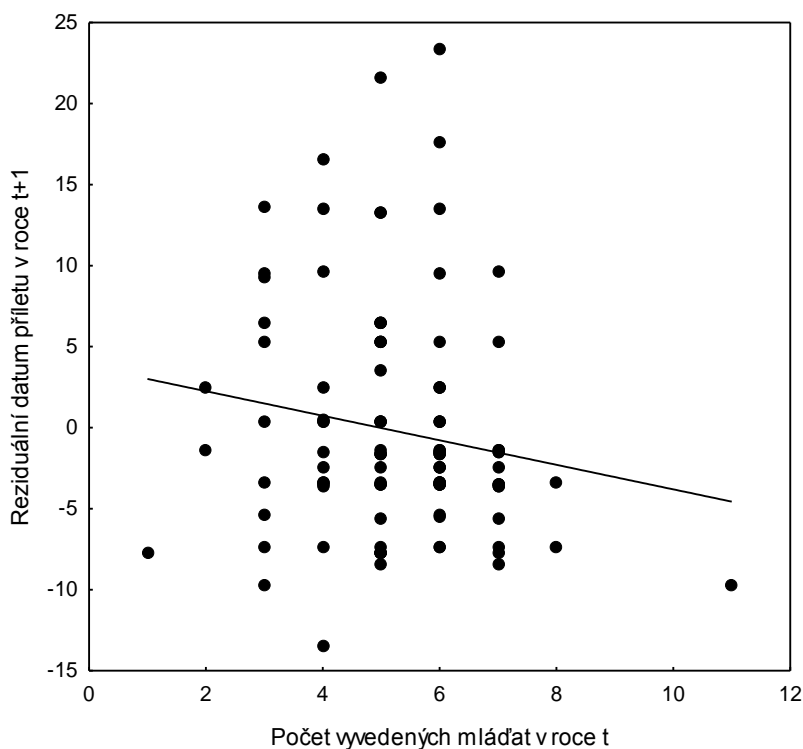


Graf č 5: Ovlivnění data přiletu délkou křídla. Plná čára představuje regresní přímku: $y = 62,5263 - 7,4426 \cdot x$; $r = -0,167$; $p = 0,005$
N=283

Tabulka č. 4: Porovnání morfologických znaků pro mladé (loňská mláďata) a starší jedince

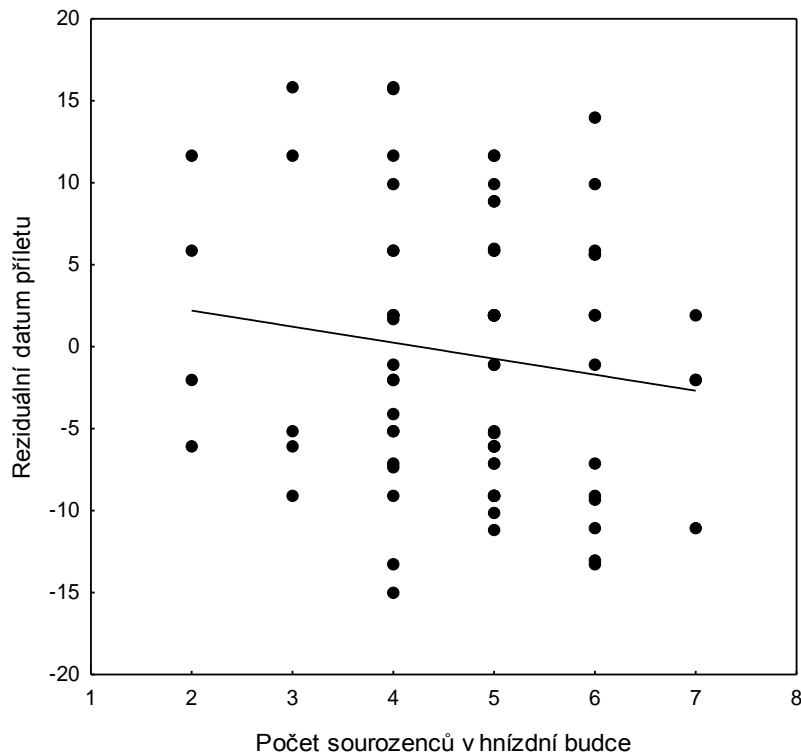
	Průměr staří	Průměr mladí	t-value	df	p-value
Tarsometatarsus (mm)	19,73	19,80	-1,24	358	0,216
Váha (g)	12,70	12,45	3,30	355	0,001
Křídlo (cm)	8,42	8,24	10,98	358	<0,001
Čelní skvrna (mm ²)	61,02	58,37	2,35	354	0,019

Předpokládané ovlivnění data příletu na hnízdiště počtem vyvedených mláďat v předešlém roce se úplně nepotvrdilo ($p = 0,091$; Graf č. 6). V roce 2014 bylo pro účely jiné studie manipulováno s počtem mláďat v hnízdech. Pro analýzu jsem použil jen počet vyvedených mláďat, protože tato manipulace byla prováděna již u dvoudenních mláďat. Na výsledky tento experiment nakonec neměl vliv. I po odstranění všech dat z roku 2014 se žádná signifikantní závislost neobjevila. V jednom případě jsem zaznamenal polygynní hnízdění se dvěma samicemi, což vedlo k vysoké hodnotě jedenácti vyvedených mláďat. V případě že tuto hodnotu odstráním, vychází vztah méně signifikantní ($p = 0,206$).



Graf č. 6: Ovlivnění data příletu počtem vyvedených mláďat v předešlém roce. Plná čára představuje regresní přímku. Počet 11 mláďat je výsledkem polygynního hnízdění s dvěma samicemi (5 a 6 mláďat)
 $y = 3,7659 - 0,7573 \cdot x$;
 $r = -0,161$; $p = 0,091$;
N = 111

Počet sourozenců, s kterými jedinec v budce vyrůstal, neovlivnil jeho přilet v následujícím roce. Ačkoli pouhým okem lze pozorovat slabou negativní závislost, kdy jedinci, kteří měli více sourozenců, přilétali na hnízdní lokalitu v následujícím roce dříve. Statisticky však tato závislost potvrzena nebyla (Graf č. 7)

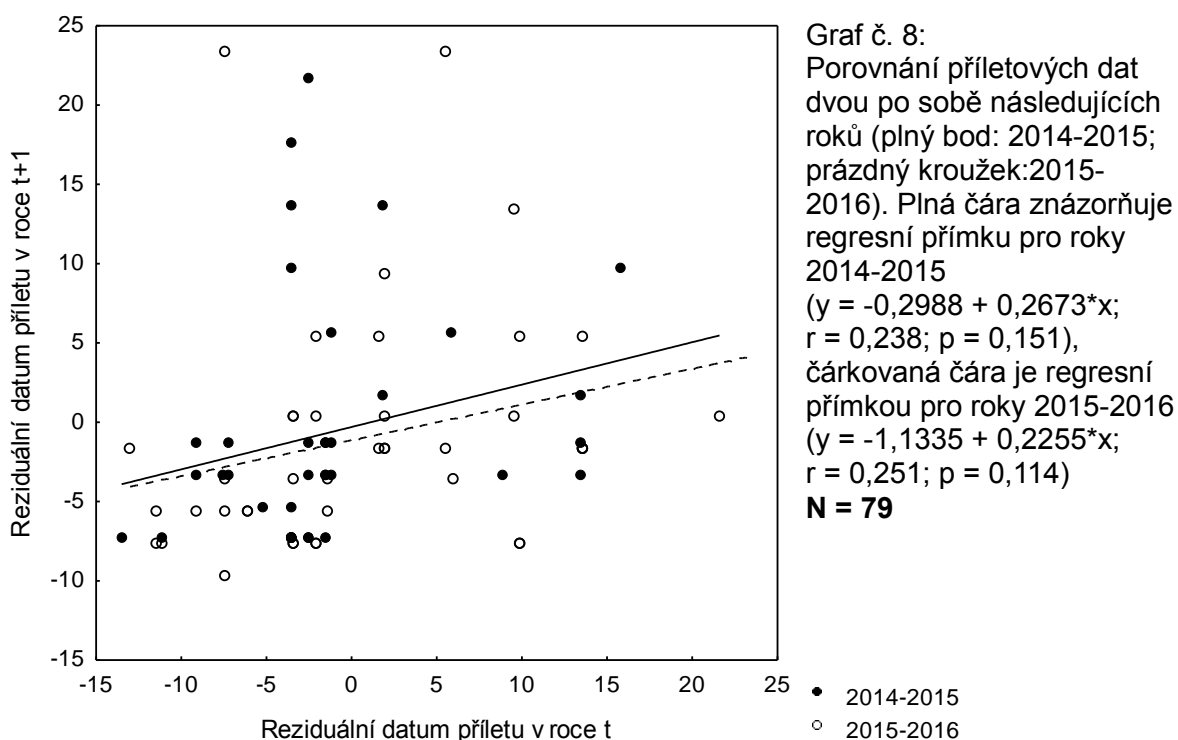


Graf č. 7:
Ovlivnění přiletu na hnízdní lokalitu počtem sourozenců v předešlém roce. Číslo nad liniemi představují počet jedinců ve vzorku.

Plná čára představuje regresní přímku: $y = 4,1576 - 0,9773 \cdot x$;
 $r = -0,139$; $p = 0,216$

N = 80

Poslední analýzou, kterou jsem v rámci této diplomové práce prováděl, byla opakovatelnost přiletů téhož jedince ve dvou po sobě jdoucích rocích (2014-2015; 2015-2016). Tato korelace vyšla pro oba případy statisticky nesignifikantně ($r_{2014-2015} = 0,238$; $r_{2015-2016} = 0,251$; Graf č. 8). V této analýze jsem pro odhad repeatability použil míru korelace jarních přiletů ve dvou po sobě jdoucích letech. Z obou korelačních koeficientů jsem pomocí váženého průměru odhadl míru opakovatelnosti přiletů ($R = 0.245$), (viz Nakagawa a Schielzeth, 2010).



Diskuze

V této diplomové práci jsem se pokusil odhalit, které vlastnosti ovlivňují načasování přiletu samců lejska bělokrkého na hnízdiště. Ačkoli je ptačí migrace poměrně intenzivně zkoumána, migrační chování lejska bělokrkého dosud detailně popsáno nebylo. Tato studie se tedy snaží přinést poznatky o migraci dalšího ptačího druhu, což poslouží k získání obecnějšího pohledu na tahové chování ptáků.

V rámci této práce jsem společně s výzkumným týmem v jarních měsících v letech 2014–2016 odchytil samce lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*). Rozdílná doba přiletů lejsčí populace v jednotlivých letech by mohla být způsobena faktory vnějšího prostředí. Avšak pro rigorózní vysvětlení rozdílných přiletů těmito faktory by bylo nutné mít záznamová data z více let. Proto jsem se faktory vnějšího prostředí v této práci nezabýval a soustředil jsem se místo toho na vlastnosti jednotlivých samců.

Velmi často například dochází k tomu, že starší jedinci přilétají na hnízdiště o několik dní dříve před loňskými mláďaty. Důvod tohoto rozdílu však není dosud zcela objasněn. V rámci této studie jsem zjistil, že jednoletí samci lejska bělokrkého přilétali na hnízdiště v porovnání se staršími o téměř šest dní později. Obdobně na hnízdiště v Nizozemí přilétala loňská mláďata lejska černohevého (*Ficedula hypoleuca*) s pětidenním zpožděním v porovnání s dvouletými samci (Both et al., 2016). K podobnému závěru došla i studie ve středním Španělsku, kde dvouletí samci lejska černohevého přilétali průměrně šest dní před jednoletými (Potti, 1998). Stejná studie potvrdila výhodu dřívějšího přiletu ve vyšším počtu mláďat u dříve přilétlých samců (Potti, 1998).

Tyto rozdílné přilety mohou být zapříčiněny několika faktory. Při podrobnější analýze jsem zjistil, že starší jedinci byli těžší a měli delší křídla. Vyšší váha pravděpodobně souvisí s většími tukovými zásobami. Dospělí jedinci jsou tedy pravděpodobně v lepší fyzické kondici a létají tak i díky delším křídům rychleji. Tento rozdíl v délce křídla však při přiletu vodouše bahenního (*Tringa glareola*) pozorován nebyl (Remisiewicz a Wennerberg, 2006). Avšak studovaná lokalita leží v severovýchodním Polsku a je tahovou zastávkou pro jedince hnízdící severněji. Což pravděpodobně vedlo ke smazání biometrických odlišností. Pozdější přilet mladých ptáků také pravděpodobně souvisí s menšími zkušenostmi z migrační trasy či volbou méně vhodných tahových zastávek (což má opět vliv na množství tukových zásob). Dalším

faktorem ovlivňujícím přilet na hnízdiště může být opoždění odletu ze zimoviště, či samotnou rychlostí letu. Například u luňáka hnědého (*Milvus migrans*) bylo zjištěno, že doba odletu ze zimoviště je nejpozdější u nejmladších jedinců a poté se až do věku sedmi let postupně urychluje. Také samotná rychlost letu byla u mladých jedinců nejnižší. A na případných tahových zastávkách se nejdéle zdržovali právě mladí jedinci (Sergio et al., 2014). Mladí, nezkušení jedinci jsou také často podřízeni dospělcům a využívají tak k zisku potravy méně výhodné lokality. Tím může dojít k prodloužení doby setrvání na tahové zastávce, což zpomalí celý migrační let (Németh a Moore, 2014).

V rámci této studie jsem se také zaměřil na morfologické znaky, které mohou migraci ovlivnit. Z námi měřených hodnot jsem našel signifikantní ovlivnění pouze délkou křídla. U ostatních hodnot (délka tarsometatarsu (dále jen „tarsus“), váha a velikost čelní skvrny) jsem statisticky významné ovlivnění data přiletu nezaznamenal.

Délka křídla pravděpodobně ovlivňuje rychlost letu, což zapříčiní dřívější přilet na hnízdiště. U pěnice hnědokřídle (*Sylvia communis*), přilétající na hnízdiště v Anglii, bylo pozorováno obdobné ovlivnění přiletů. Jedinci s delšími křídly přilétali dříve, přičemž s prodloužením křídla o milimetr přilétali o jeden a půl dne dříve (Risely et al., 2013). Některé studie však prokázaly, že důležitějším faktorem je tvar křídla. Podle aerodynamické teorie jsou delší a špičatější křídla při dlouhých letech efektivnější, než křídla kratší a kulatější. Tedy jedinci se špičatějšími křídly jsou schopni při letu výrazněji šetřit energií (Bowlin, 2007). Na tahovou zastávku v centrální Illinois přilétali drozdi malí (*Catharus ustulatus*) se špičatějšími křídly dříve než jedinci s křídly více zaoblenými. Na druhou stranu je však také pravděpodobné, že jedinci stejného druhu nejsou morfologicky uniformní a dochází i k odlišnostem mezi jednotlivými populacemi. Zjištěné rozdíly tedy mohly být způsobeny dřívějším odletem jedinců z populací hnízdících severněji, které mohou navíc mít špičatější křídla (Bowlin, 2007). Jednotlivé populace se tvarem křídla liší také u slavíka obecného (*Luscinia m. megarhynchos*). Tato odlišnost však pravděpodobně není způsobená délkou migračního letu, ale rychlostí nástupu jara na hnízdišti. Jedinci zimující v Africe se o postupu jara v Evropě zpravidla dozvědí až po přeletu Sahary. Jedinci se špičatějšími křídly jsou pak schopni rychleji zareagovat a doletět na hnízdiště dříve (Hahn et al., 2015).

Další morfologickou charakteristikou, jíž jsem se pokusil vysvětlit jarní přilet, je délka tarsu. Tato hodnota je považována za dobrý indikátor celkové velikosti těla (Senar a Pascual,

1997). V této studii se závislost mezi délkou tarsu a dobou příletu na hnízdiště nepotvrdila. Což naznačuje, že celková velikost těla nemá na dobu příletu až takový vliv, jak by se dalo intuitivně očekávat. Tento závěr potvrzují například studie u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) (Matyjasiak et al., 2013), nebo u pěnice hnědokřídle (*Sylvia communis*) (Risely et al., 2013). Na druhou stranu u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) odchyťávaného v Rumunsku byl nalezen vliv délky tarsu na datum příletu. Na začátku sezóny byli chytáni rákosníci s delšími tarsi než později v sezóně. Je však možné se jedná o morfologickou rozdílnost mezi populacemi hnízdícími v severní a jižní Evropě (Baltag a Ion, 2012).

Váha těla v této studii neměla vliv na načasování příletu samců na hnízdiště. Z váhy těla lze do jisté míry odhadnout množství tukových zásob (Newton, 2008). Jelikož byli starší jedinci těžší, dá se předpokládat, že měli i více tukových zásob. Tukové zásoby však mnohem větší roli hrají při rozhodování o odletu ze zimovišť či tahových zastávek, než při příletu na hnízdiště (Sjoberg et al., 2015; Eikenaar et al., 2016). Na druhou stranu i samci lešňáčka lejskovitého (*Setophaga ruticilla*), přilétající na hnízdiště v severním Michiganu dříve, měli větší tukové zásoby než ti, kteří přilétli později. Tyto tukové zásoby mohou ovlivňovat přežívání samců v počátku jara, kdy není v prostředí dostatek potravy (Smith a Moore, 2005). Protože váha těla u lejsků vliv na přílety samců neměla, lze předpokládat, že při příletu samců na hnízdiště je již v prostředí dostatek potravy a nejsou tedy zvýhodněni samci s většími tukovými zásobami.

Bílá čelní skvrna je u samců lejska bělokrkého považována za kondičně závislý sexuální znak, kterým se samice alespoň po část roku řídí (Edme et al., 2017; Gustafsson et al., 1995). Tato bílá skvrna roste samcům při částečném přepeřování na afrických zimovištích. Velikost této skvrny je pak ovlivněna jak genetickým základem, tak také prostředím (Evans a Gufstafsson, 2017). Může tedy do značné míry odrážet kondici jedince. U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) je obdobným znakem délka rýdovacích per. Samci s delšími rýdovacími pery přilétají na hnízdiště dříve a v lepší kondici. Protože samice, které na hnízdiště přilétají o několik dní po samcích, nemohou přímo rozpoznat kondici samce či datum jejich příletu, rozpoznávají tyto údaje právě z délky ocasních per nebo dalších znaků (Moller et al., 2003). Navzdory těmto předpokladům jsem v této studii nenašel vliv velikosti čelní skvrny na načasování příletu na hnízdiště. V posledních letech bylo také pozorováno zmenšení průměrné velikosti skvrny, a to pravděpodobně díky vyšším teplotám na hnízdišti v předhnízdním období (Evans a Gufstafsson, 2017). Je tedy možné, že podmínky na hnízdišti v počátku jara jsou již natolik příznivé, že mezi prvními dokáží přiletět i samci s menší čelní skvrnou.

Dalším faktorem, který by mohl ovlivnit načasování migrace, je rodičovská péče. Ta je totiž velmi energeticky nákladná. Pokud tedy vychovává samec více mláďat, dalo by se předpokládat, že v následujícím roce přiletí na hnízdiště později (Fayet et al., 2016). Při delší rodičovské péči totiž pár odlétá později na zimoviště. Na zimovištích poté setrvávají kratší dobu nebo dokonce zimují na méně vhodných lokalitách (Newton, 2008). Zimoviště pak mají přímý vliv na dobu přiletů na hnízdiště (Gordo et al., 2005). Tento předpoklad potvrdila například studie na čápu bílém (*Ciconia ciconia*). Vysoký počet mláďat v jednom roce znamenal menší počet mláďat a pozdější přilet na hnízdiště v roce následujícím (Tryjanowsky a Sparks, 2008). Dřívější přilet na hnízdní lokalitu je ve stejné studii spojován s vyšším reprodukčním úspěchem. Lze tedy uvažovat, že v případě dřívějšího přiletu na lokalitu a tím pádem většího počtu mláďat dojde v následujícím roce, díky vysokým nákladům tohoto kroku, k nižšímu reprodukčnímu úspěchu. K podobnému závěru dospěla i studie na buňňáku severním (*Puffinus puffinus*). Po umělém navýšení rodičovské péče o zhruba jednu čtvrtinu došlo v následujícím roce u rodičů k pozdějšímu kladení vajec, která byla navíc oproti předešlému roku lehčí. Zatížení delší rodičovskou péčí tedy vedlo k nižšímu reprodukčnímu úspěchu (Fayet et al., 2016). Pozdější jarní přilet na hnízdiště však pozorován nebyl.

V této studii jsem se zaměřil na ovlivnění načasování jarního přiletu na hnízdiště u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) počtem vyvedených mláďat v předešlém roce. Nezaznamenal jsem však pozdější přilet na hnízdní lokalitu v důsledku vyššího rodičovského úsilí. Na obdobný závěr ukazují i předběžné výsledky přiletů rákosníků velkých (*Acrocephalus arundinaceus*) parazitovaných kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*). Jedinci, kteří se starali v předešlém roce o mládě kukačky, přilétali na hnízdní lokalitu v porovnání s rodiči vychovávající vlastní mláďata ve stejnou dobu (Procházka, in litt.). V případě početnějších snůšek musí rodiče svoji péči o mláďata rozdělit mezi více potomků. Dalo by se tedy předpokládat, že mláďata z početnějších snůšek budou v horší kondici, což se projeví i na době přiletu na hnízdiště. V rámci této studie jsem nenašel ovlivnění jarního přiletu ani počtem sourozenců v rodném hnízdě. Ačkoli lze pozorovat poněkud časnější přilet těch mláďat, která měla více sourozenců. Je tedy možné, že páry s větší snůškou jsou v natolik dobré kondici, že dokáží uživit lépe i více mláďat než ty, jenž mají potomků méně. Obdobnou studii jsem však nenalezl, nedokáží tedy říci, jak moc je moje domněnka pravděpodobná.

Migrační aktivita je vedle výše zmíněných aspektů často ovlivněna i genetickými faktory. Na základě dlouhodobých experimentů se předpokládá, že genetický základ má většina migračních fází, jako načasování, délka migrace, či vrchol migračního neklidu (Moller, 2001).

Pro odhad míry ovlivnění znaku na základě genetické výbavy vůči ostatním faktorům využíváme heritabilitu (h^2). V této studii jsem tuto děděnou složku odhadl ze vztahu jarního přiletu otce a jeho synů, přičemž heritabilita představuje dvojnásobek sklonu tohoto vztahu. Pro jarní přiletu lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) jsem dědivost odhadl na $h^2 = 0.234$. Tato hodnota je v souladu s odhady heritability u dalších druhů. U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) byla nalezena heritabilita jarních přiletů $h^2 = 0,54$ (Moller, 2001); u lejska černočelého (*Ficedula hypoleuca*) $h^2 = 0,34 - 0,73$ (Potti, 1998); u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) $h^2 = 0.16$ (Tarka et al. 2015); u rybáka obecného (*Sterna hirundo*) $h^2 = 0,10 - 0,23$ (Arnaud et al., 2012). Pro podzimní odlet pěnice černočelé (*Sylvia atricapilla*) dosahovala dědivost $h^2 = 0,34 - 0,45$ (Pulido et al. 2001).

Slabinou této studie pro zjištění heritability je chybějící potvrzení otcovství. Merilä et al. (1998) zjistili u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) 15% míru extra-párové paternity. V případě naší studie jsme otcovství odhadovali pomocí odchytů samic v budkách v období krmení. Dalo by se předpokládat, že výpočet heritability bude tímto nedostatkem ovlivněn. Avšak v typických případech, kdy je extra-párovou paternitou zasaženo kolem 20 % mláďat, je výsledek heritability podhodnocen o méně jak 15 %. Dědivost odvozená na základě paternity určené pouhým pozorováním je tedy dostatečně podobná heritabilitě určené na základě genetické příbuznosti (Charmantier a Réale, 2005; Firth et al., 2015). Na druhou stranu byla na naší studijní lokalitě zjištěna mimo-párová paternita u lejska bělokrkého kolem 25 % (Krist a Munclinger, 2011; Edme et al., 2016). Takto vysoká hodnota extra-párové paternity by již mohla odhad heritability značně ovlivnit a bylo by tedy vhodnější stanovit paternitu na základě DNA.

Poslední analýzou, kterou jsem provedl, jsem ověřoval, zdali jedinci přilétají v jednotlivých letech konsistentně. Tato opakovatelnost (repeatability) je dána podílem variability mezi skupinami na celkové fenotypické variabilitě (Nakagawa a Schielzeth, 2010). U migrantů na dlouhé vzdálenosti byla zjištěna průměrná opakovatelnost jarních přiletů $R = 0,31$ (rozsah 0,05 - 0,63) (Both et al., 2016). Například u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) byla tato opakovatelnost jarních přiletů odhadnuta na $R = 0,366$ (Tarka et al., 2015), u lejska černočelého pak tato hodnota u samic ve dvou následujících letech dosahovala $R = 0,282$ (Both et al., 2016). V rámci této práce jsem opakovatelnost jarních přiletů na lejsku bělokrkém (*Ficedula albicollis*) odhadl na $R = 0,245$. Relativně nízká hodnota opakovatelnosti jarních přiletů naznačuje, že faktory vnějšího prostředí hrají při migračním letu lejsků značný vliv.

Závěrečné shrnutí

V této práci jsem analyzoval jarní přilety samců lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*) na hnízdiště v závislosti na jejich vybraných vlastnostech. Nejvýraznější vliv na tyto přilety měl věk jedince. Loňská mláďata přilétala průměrně o šest dní později než starší jedinci. U samců starších více než jeden rok už žádný další výraznější posun k časnějším přiletům se zvyšujícím se věkem zaznamenán nebyl. Z morfologických vlastností výrazně ovlivňovala datum přiletu na hnízdní lokalitu pouze délka křídla. Vliv ostatních morfologických aspektů se nepotvrdil. Ačkoli spolu jednotlivé fáze ročního cyklu úzce souvisí, ovlivnění jarního přiletu počtem vyvedených mláďat v předešlém roce se nepotvrdilo. Hnízdění v jednom roce a přilet v roce dalším dělí například přepečování či dva migrační lety, které pravděpodobně veškeré počáteční rozdíly smažou. Ke stejnému závěru jsem došel i v případě ovlivnění načasování migrace počtem sourozenců v rodném hnízdě.

Migrační chování je dále ovlivněno genetickými dispozicemi každého jedince. Na základě porovnání přiletů otce a jeho synů jsem mohl stanovit míru děděné složky jarních přiletů. Pro lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) hnízdícího na Velkém Kosíři jsem heritabilitu jarních přiletů odhadl na $h^2 = 0,234$. Tato hodnota je ve shodě s obdobnými studii na více ptačích druzích. Opakovanost jarních přiletů totožného jedince ve dvou po sobě jdoucích letech dosahovala $R = 0,245$. Tato hodnota potvrzuje, že migrační chování je do jisté míry vrozené, avšak enviromentální podmínky i v rámci jedné populace přilety značně ovlivňují.

Vzhledem k tomu, že jsem obdobnou studii zaměřenou na migrační aktivitu ovlivněnou individuálními vlastnostmi samců lejsků bělokrkých nenalezl, musel jsem porovnávat migrační chování rozdílných ptačích druhů s odlišnými životními strategiemi. Bylo by tedy vhodné získat obdobná data od stejného druhu z více lokalit, případně i z dlouhodobějšího výzkumu. Jistou pozitivní vyhlídkou pro studium migrace právě na menších pěvcích je rozvoj elektrotechniky, kde se vedle geolokátorů začínají používat GPS loggery (Hallworth a Marra, 2015). Tato nová technika poskytuje předem definovaný počet pozičních záznamů s přesností do 10 m. Tím by bylo možné získat mnohem přesnější údaje o zimovištích či trase migračního letu.

Citovaná literatura:

AHOLA, M., LAAKSONEN, T., SIPPOLA, K., EEVA, T., RAINIO, K. a LEHIKOINEN, E. 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology*, **10**: 1610-1617.

ARISTOTLE., CRESSWELL, R. a SCHNEIDER, J. G. 1878. Aristotle's History of animals: In ten books. London: G.Bell.

ARNAUD, C. M., BECKER, P. H., DOBSON, F. S. a CHARMANTIER, A. 2013. Canalization of phenology in common terns: genetic and phenotypic variations in spring arrival date. *Behavioral Ecology*, **24**: 683-690.

BALTAG, E. a ION, C. 2012. Morphometric pattern of European reed warblers (Aves: *Sylviidae*) during spring migration in eastern Romania. *Italian Journal of Zoology*, **79**: 273-279.

BARSHOP, Y., HEDENSTROM, A. a UNDERHILL, L. G. 2011. Impact of climate and predation on autumn migration of the Curlew sandpiper. *Waterbirds*, **34**: 1-9.

BERTHOLD, P. 2001. Bird migration. A general survey. Oxford: Oxford University Press, i-xi, 1-253.

BOTH, C., BIJLSMA, R. G. a OUWEHAND, J. 2016. Repeatability in spring arrival dates in Pied flycatchers varies among years and sexes. *Ardea*, **104**: 3-21.

BOWLIN, M. S. 2007. Sex, wingtip shape, and wing-loading predict arrival date at a stopover site in the Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Auk*, **124**: 1388-1396.

BRIEDIS, M., HAHN, S., GUSTAFSSON, L., HENSHAW, I., TRAFF, J., KRÁL, M. a ADAMÍK, P. 2016. Breeding latitude leads to different temporal but not spatial organization of the annual cycle in a long-distance migrant. *Journal of Avian Biology*, **47**: 743-748.

BUEHLER, D. M., TIELEMAN, B. I. a 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.

CEPÁK, J., KLVAŇA, P., FORMÁNEK, J., HORÁK, D., JELÍNEK, M., SCHRÖPFER, L., ŠKOPEK, J. a ZÁRYBNICKÝ, J. 2008. Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky; Praha, *AVENTINUM*: 1-607.

CHARMANTIER, A. a REALE, D. 2005. How do misassigned paternities affect the estimation of heritability in the wild? *Molecular Ecology*, **14**: 2839-2850.

- EDME, A., MUNCLINGER, P. a KRIST, M. 2016. Female collared flycatchers choose neighbouring and older extra-pair partners from the pool of males around their nests. *Journal of Avian Biology*, **47**: 552–562.
- EDME, A., ZOBÁČ, P., OPATOVÁ, P., ŠPLICHALOVÁ, P., MUNCLINGER, P., ALBRECHT, T. a KRIST, M. 2017. Do ornaments, arrival date, and sperm size influence mating and paternity success in the Collared flycatcher? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **71**.
- EIKENAAR, C., KLINNER, T., DE LILLE, T., BAIRLEIN, F. a SCHMALJOHANN, H. 2014. Fuel loss and flexible fuel deposition rates in a long-distance migrant. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **68**: 1465-1471.
- EIKENAAR, C., MULLER, F., KAMPFER, S. a SCHMALJOHANN, H. 2016. Fuel accumulation advances nocturnal departure: a migratory restlessness study on northern wheatears at stopover. *Animal Behaviour*, **117**: 9-14.
- EVANS, S. R. a GUSTAFSSON, L. 2017. Climate change upends selection on ornamentation in a wild bird. *Nature Ecology & Evolution* **1**, 0039: 1-5.
- FALCONER, D. S. a MACKAY, T. F. C. 1996. Introduction to quantitative genetics, Harlow, Pearson Prentice Hall: 1–464.
- FAYET, A. L., FREEMAN, R., SHOJI, A., KIRK, H. L., PADGET, O., PERRINS, C. M. a GUILFORD, T. 2016. Carry-over effects on the annual cycle of a migratory seabird: an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, **85**: 1516-1527.
- FIRTH, J. A., HADFIELD, J. D., SANTURE, A. W., SLATE, J. a SHELDON, B. C. 2015. The influence of nonrandom extra-pair paternity on heritability estimates derived from wild pedigrees. *Evolution*, **69**: 1336-1344.
- 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.
- GORDO, O., BROTONS, L., FERRER, X. a 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.
- GORDO, O. a SANZ, J. J. 2008. The relative importance of conditions in wintering and passage areas on spring arrival dates: the case of long-distance Iberian migrants. *Journal of Ornithology*, **149**: 199-210.
- GOYMANN, W., LUPI, S., KAIYA, H., CARDINALE, M. a FUSANI, L. 2017. Ghrelin affects stopover decisions and food intake in a long-distance migrant. *Proc Natl Acad Sci U S A*, **114**: 1946-1951.
- GRUEBLER, M. U. a 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.

- GUSTAFSSON, L., QVARNSTRÖM, A. a SHELDON, B. C. 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers. *Nature*, **375**, 311–313
- HAHN, S., KORNER-NIEVERGELT, F., EMMENEGGER, T., AMRHEIN, V., CSORGO, T., GURSOY, A., ILIEVA, M., KVEREK, P., PEREZ-TRIS, J., PIRRELLO, S., ZEHTINDJIEV, P. a SALEWSKI, V. 2016. Longer wings for faster springs – wing length relates to spring phenology in a long-distance migrant across its range. *Ecology and Evolution*, **6**: 68-77.
- HALLWORTH, M. T. a MARRA, P. P. 2015. Miniaturized GPS tags identify non-breeding territories of a small breeding migratory songbird. *Scientific Reports*, **5**: 1-6
- HELBIG, A. J. 1996. Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in Palearctic warblers (Aves: *Sylviidae*). *Journal of Experimental Biology*, **199**: 49-55.
- HUBÁLEK, Z. 2004. Global weather variability affects avian phenology: a long-term analysis, 1881-2001. *Folia Zoologica*, **53**: 227-236.
- HÜPPOP, O. a HÜPPOP, K. 2003. North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**: 233-240.
- HURRELL, J. W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: Regional temperatures and precipitation. *Science*, **269**: 676-679.
- JOHNSEN, A., FIDLER, A. E., KÜHN, S., CARTER, K. L., HOFFMANN, A., BARR, I. R., BIARD, C., CHARMANTIER, A., EENS, M., KORSTEN, P., SIITARI, H., TOMIUK, J. a KEMPENAERS, B. 2007. Avian Clock gene polymorphism: evidence for a latitudinal cline in allele frequencies. *Molecular Ecology*, **16**: 4867-4880.
- KIAT, Y. a IZHAKI, I. 2016. Moulting strategies affect age differences in autumn migration timing in East Mediterranean migratory Passerines. *PLOS One*, **11**.
- KRIST, M. a MUNCLINGER, P. 2011. Superiority of extra-pair offspring: maternal but not genetic effects as revealed by a mixed cross-fostering design. *Molecular Ecology* **20**: 5074–5091.
- LESSELLS, C. M. a BOAG, P. T. 1987. Unrepeatable repeatabilities – a common mistake. *Auk*, **104**: 116-121.
- LIECHTI, F. 2006. Birds: blowin' by the wind? *Journal of Ornithology*, **147**: 202-211.
- LIND, J. a CRESSWELL, W. 2006. Anti-predation behaviour during bird migration; the benefit of studying multiple behavioural dimensions. *Journal of Ornithology*, **147**: 310-316.
- MAGGINI, I. a BAIRLEIN, F. 2012. Innate sex differences in the timing of spring migration in a songbird. *PLOS One*, **7**.

- MATYJASIAK, P., OLEJNICZAK, I., BONIECKI, P. a MOLLER, A. P. 2013. Wing characteristics and spring arrival date in Barn swallows (*Hirundo rustica*). *Acta Ornithologica*, **48**: 81-92.
- MCKINNON, E. A., MACDONALD, C. M., GILCHRIST, H. G. a LOVE, O. P. 2016. Spring and fall migration phenology of an Arctic-breeding passerine. *Journal of Ornithology*, **157**: 681-693.
- 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.
- MERILA, J., SHELDON, B. C. a ELLEGREN, H. 1998. Quantitative genetics of sexual size dimorphism in the Collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Evolution*, **52**: 870-876.
- METTLER, R., SEGELBACHER, G. a SCHAEFER, H. M. 2015. Interactions between a candidate gene for migration (ADCYAP1), morphology and sex predict spring arrival in Blackcap populations. *PLOS One*, **10**.
- MOLLER, A. P. 2001. Heritability of arrival date in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **268**: 203-206.
- MOOLLER, A. P., BROHEDE, J., CUERVO, J. J., DE LOPE, F. a PRIMMER, C. 2003. Extrapair paternity in relation to sexual ornamentation, arrival date, and condition in a migratory bird. *Behavioral Ecology*, **14**: 707-712.
- MOLLER, J. C., PULIDO, F. a KEMPENAERS, B. 2011. Identification of a gene associated with avian migratory behaviour. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **278**: 2848-2856.
- MORGANTI, M., MELLONE, U., BOGLIANI, G., SAINO, N., FERRI, A., SPINA, F. a RUBOLINI, D. 2011. Flexible tuning of departure decisions in response to weather in Black redstarts (*Phoenicurus ochruros*) migrating across the Mediterranean Sea. *Journal of Avian Biology*, **42**: 323-334.
- NAKAGAWA, S., a SCHIELZETH, S. 2010. Repeatability for Gaussian and no-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, **85**: 935-956.
- NEMETH, Z. a MOORE, F. R. 2014. Information acquisition during migration: A social perspective. *Auk*, **131**: 186-194.
- NEWTON, I. 2008. *Migration Ecology of Birds*. London: Elsevier Academic Press: 1-976.
- NINNI, P., DE LOPE, F., SAINO, N., HAUSSY, C. a MOLLER, A. P. 2004. Antioxidants and condition-dependence of arrival date in a migratory passerine. *Oikos*, **105**: 55-64.

- PETTORELLI, N., RYAN, S., MUELLER, T., BUNNEFELD, N., JEDRZEJEWSKA, B., LIMA, M. a KAUSRUD, K. 2011. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate Research*, **46**: 15-27.
- POTTI, J. 1998. Arrival time from spring migration in male Pied flycatchers: Individual consistency and familial resemblance. *Condor*, **100**: 702-708.
- PULIDO, F., BERTHOLD, P., MOHR, G. a 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.
- QVARNSTRÖM, A., PART, T. a SHELDON, B. C. 2000. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature*, **405**: 344-347.
- REMISIEWICZ, M. a WENNERBERG, L. 2006. Differential migration strategies of the Wood sandpiper (*Tringa glareola*) - genetic analyses reveal sex differences in morphology and spring migration phenology. *Ornis Fennica*, **83**: 1-10.
- RISELY, A., NIGHTINGALE, J., RICHARDSON, D. S. a BARR, I. 2013. Wing length and age, but not tarsus or mass, independently determine spring arrival at breeding territories in a long-distance migrant the Common whitethroat (*Sylvia communis*). *Bird Study*, **60**: 539-546.
- ROSENFELD, R. N., LAMERS, D., EVANS, D. L., EVANS, M. a CAVA, J. A. 2011. Shift to later timing by autumnal migrating Sharp-shinned hawks. *Wilson Journal of Ornithology*, **123**: 154-158.
- SAINO, N., BAZZI, G., GATTI, E., CAPRIOLI, M., CECERE, J. G., POSSENTI, C. D., GALIMBERTI, A., ORIOLI, V., BANI, L., RUBOLINI, D., GIANFRANCESCHI, L. a SPINA, F. 2015. Polymorphism at the Clock gene predicts phenology of long-distance migration in birds. *Molecular Ecology*, **24**: 1758-1773.
- SENAR, J. C. a PASCUAL, J. 1997. Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea*, **85**: 269-274.
- SERGIO, F., TANFERNA, A., DE STEPHANIS, R., JIMENEZ, L. L., BLAS, J., TAVECCHIA, G., PREATONI, D. a HIRALDO, F. 2014. Individual improvements and selective mortality shape lifelong migratory performance. *Nature*, **515**: 410-413.
- SHARP, P. J. 2005. Photoperiodic regulation of seasonal breeding in birds. *Trends in Comparative Endocrinology and Neurobiology*, **1040**: 189-199.
- SHELDON, B. C. a ELLEGREN, H. 1999. Sexual selection resulting from extrapair paternity in Collared flycatchers. *Animal Behaviour*, **57**: 285-298.
- SILVERIN, B. 2003. Behavioural and hormonal dynamics in a partial migrant – The Willow tit. *Avian Migration*: 127-140.

- SJOBERG, S., ALERSTAM, T., ARING, KESSON, S., SCHULZ, A., WEIDAUER, A., COPPACK, T. a MUHEIM, R. 2015. Weather and fuel reserves determine departure and flight decisions in passerines migrating across the Baltic Sea. *Animal Behaviour*, **104**: 59-68.
- SMITH, R. J. a MOORE, F. R. 2005. Fat stores of American redstarts (*Setophaga ruticilla*) arriving at northerly breeding grounds. *Journal of Avian Biology*, **36**: 117-126.
- SVENSSON, L., MULLARNEY, K. a ZETTERSTRÖM, D. 2012. Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu. 2. vydání, Plzeň, Ševčík.
- ŠŤASTNÝ, K., BEJČEK, V. a HUDEC, K. 2009. *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice: 2001-2003*, Praha, Aventinum.
- ŠŤASTNÝ, K., HUDEC, K., ALBRECHT, T. a BÁRTA, D. 2011. *Ptáci – Aves. Díl III/1*, Praha, Academia.
- TARKA, M., HANSSON, B. a HASSELQUIST, D. 2015. Selection and evolutionary potential of spring arrival phenology in males and females of a migratory songbird. *Journal of Evolutionary Biology*, **28**: 1024-1038.
- TOTTRUP, A. P., RAINIO, K., COPPACK, T., LEHIKOINEN, E., RAHBEK, C. a THORUP, K. 2010. Local temperature fine-tunes the timing of spring migration in birds. *Integrative and Comparative Biology*, **50**: 293-304.
- TRYJANOWSKI, P. a SPARKS, T. H. 2008. The relationship between phenological traits and brood size of the White stork (*Ciconia ciconia*) in western Poland. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, **33**: 203-206.
- WEIDINGER, K. a KRÁL, M. 2007. Climatic effects on arrival and laying dates in a long-distance migrant, the Collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Ibis*, **149**: 836-847.
- WOJCZULANIS-JAKUBAS, K., JAKUBAS, D., FOUCHER, J., DZIARSKA-PALAC, J. a DUGUE, H. 2013. Differential autumn migration of the Aquatic warbler (*Acrocephalus paludicola*). *Naturwissenschaften*, **100**: 1095-1098.
- ZASADIL, P. 2001. *Ptačí budky a další způsoby zvyšování hnízdních možností ptáků*, Praha, Český svaz ochránců přírody.