

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie



Eliška Bočková

**Migrační syndromy a adaptace ptáků související s dálkovou migrací**

Migratory syndromes and adaptations to long-distance migration in birds

Bakalářská práce

Školitel: prof. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Ondřej Kauzál

Praha 2024

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 4. 8. 2024

Podpis: .....

Bočková Eliška

## **Poděkování**

Tímto bych ráda v první řadě poděkovala svému vedoucímu práce Tomáši Albrechtovi a konzultantovi Ondřeji Kauzálovi, za jejich neskutečnou ochotu, trpělivost a cenné rady při vypracování této práce. Dále bych ráda poděkovala své rodině, která mě během celého mého studia podporovala a také svým blízkým přátelům za jejich povzbuzení a oporu.

**Abstrakt:**

Dálková migrace je fenomén, který je spojován hlavně s ptáky, u nichž je i nejvíce zkoumán. Mnohé ptačí druhy z temperátních oblastí dvakrát ročně absolvují náročný přelet mezi zimovištěm a hnízdištěm. Tzv. transkontinentální, dálkoví migranti v těchto tazích překonávají několik tisíc kilometrů, což je značnou zátěží pro organismus. Lze předpokládat, že souběžně s evolucí dálkové migrace vznikají u nepříbuzných dálkových migrantů podobné adaptace, tzv. migrační syndromy, které tedy odlišují sedentární a migrující příbuzné. Jedná se o morfologické znaky, jako je tvar křídel, fyziologické adaptace, například rychlost metabolismu, nebo některé z reprodukčních parametrů či znaky související s životními strategiemi. Tato bakalářská práce je rešerší dosavadních poznatků o migračních syndromech ptáků, především pěvců. Práce se zaměřuje zejména na popis adaptací souvisejících s dálkovou migrací na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni.

**Klíčová slova:** migrační syndromy, suchozemští ptáci, tvar křídla, kostra, velikost orgánů, létací aparát, BMR, orgánové přestavby, katabolismus, hormonální hladiny, hematokrit, velikost snůšky

**Abstract:**

Long-distance migration is a phenomenon primarily associated with birds, which are also the most extensively studied group in this context. Many bird species from temperate regions undertake twice a year challenging journeys between their wintering and breeding grounds. Transcontinental, long-distance migrants fly several thousand kilometers, which is major strain on their bodies. It can be assumed that alongside the evolution of long-distance migration, set of similar adaptations known as migratory syndromes, may arise in phylogenetically unrelated migrants, distinguishing them from sedentary relatives. These adaptations include morphological traits such as wing shapes, physiological adaptations like metabolic rate or haematological traits, and certain reproductive parameters or life history traits. This thesis reviews existing knowledge on migratory syndromes in birds, particularly passerines. The study focuses mainly on describing adaptations associated with long-distance migration at both interspecific and intraspecific levels.

**Key words:** migratory syndrome, land birds, wing shape, skeleton, organ size, flight apparatus, BMR, organ remodelling, catabolism, hormone levels, haematocrit, clutch size

## Obsah

1 Úvod.....	6
2 Vymezení pojmů .....	7
3 Přehled migračních syndromů.....	9
3.1 Morfologie .....	9
3.1.1 Tvar křídel a délka ocasu .....	9
3.1.2 Velikost těla .....	11
3.1.3 Přizpůsobení kostry na migraci.....	11
3.2 Vnitřní anatomie .....	12
3.2.1 Objem mozku a neurogeneze.....	12
3.2.2 Velikost srdce.....	14
3.3 Fyziologické adaptace.....	14
3.3.1 Základní metabolický výdej a energetické přizpůsobení .....	14
3.3.2 Úloha tuků a jejich metabolismus .....	15
3.3.3 Hladiny hormonů a jejich regulace .....	17
3.3.4 Hematologické parametry .....	19
3.4 Genetické aspekty související s dálkovou migrací .....	20
3.5 Životní strategie (life-history).....	21
3.5.1 Velikost snůšky .....	21
3.5.2 Rytmus života .....	22
4 Závěr .....	23

# 1 Úvod

Migrace živočichů je fenomén, který lidi od pradávna fascinoval. Již Aristoteles si všímal a pokoušel se vysvětlovat pravidelné každoroční „zmizení“ některých druhů ptáků. Tvrdil například, že se někteří živočichové mění v jiné, zimují ve stavu strnulosti v podzemí či právě migrují za lepšími podmínkami (Marti, 2016). Jedním z nejtypičtějších migrantů, kterého si člověk vybaví, když zmíníme tah ptáků je vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*). Jedná se o dálkového migranta, který na podzim migruje z hnízdiště do zimoviště v tropické Africe a následně se zjara vrací zpět. Dalece letící migrant při těchto cestách urazí až několik tisíc kilometrů, překonává rozsáhlá nehostinná území a geografické bariéry, typicky pouště a moře.

K těmto extrémně náročným cestám pták potřebuje mnohé speciální morfologické, behaviorální, či fyziologické adaptace, které se v rámci ptačí fylogeneze vyvinuly, stejně jako samotná migrace, několikrát nezávisle na sobě. Tato speciální přizpůsobení vzniklá v důsledku evoluce můžeme považovat za tzv. migrační syndromy. V této práci se pokusím z dosavadních zdrojů podat rešerši o migračních syndromech u migrujících ptáků, kteří typicky uletí stovky až tisíce kilometrů. Pro naše zeměpisné šířky jsou typické čeledi ptáků, jako jsou pěnicovití (Sylviidae), rákosníkovití (Acrocephalidae), budníčkovití (Phylloscopidae), kde některé druhy absolvují tzv. trans-saharskou migrační trasu na jih Sahary a některé druhy nikoliv, ale také pěvce Severní Ameriky lesňáčkovité (Parulidae) u kterých vybrané druhy migrují do Střední a Jižní Ameriky. Cílovou skupinou této práce budou tedy tzv. land birds (suchozemští ptáci), což je ptačí linie, která svůj život tráví v suchozemském prostředí. V práci nebudou zahrnuty pelagické druhy (terejové, albatrosi, tučňáci), ani nelétaví ptáci (pštrosi, kiviové), a to z důvodu odlišného typu habitatu a životních strategií.

Cílem této bakalářské práce je popis určitých migračních syndromů, a jak druhům i populacím umožňují migraci.

## 2 Vymezení pojmů

### Migrace

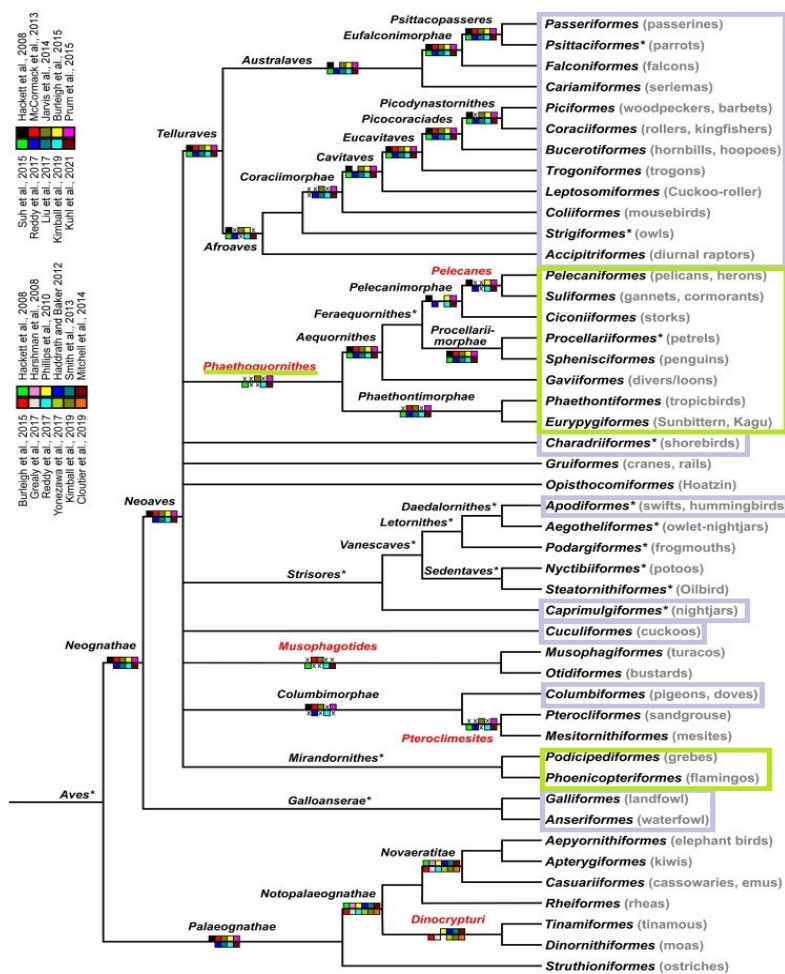
Migrace je pohyb organismu, který se děje se sezónní periodicitou. Živočich se při ní přemísťuje z místa množení, v případě ptáků z hnízdišť, do míst, kde se nerozmnožuje, tzv. zimovišť a zpět. Migrace se od jiných pohybů za zdroji (disperze), odlišuje zejména ve své dlouhodobosti, trvalosti, přímosti, a konečnou lokalitou. V cílovém místě pak živočich vykazuje vyšší citlivost ke zdrojům, které na svém tahu aktivně nevyhledával či ignoroval (Hack and Rubenstein, 2001). Migrace je strategií, která se vyvinula v evoluci ptáků několikrát nezávisle na sobě (Pulido, 2007).

U druhů ptáků severního mírného pásu, které byly v rámci migračních syndromů studovány nejvíce, rozlišujeme z hlediska období podzimní a jarní migraci. Ty se mohou lišit časem, dráhou, počtem a místem zastavení tzv. stop-overs, kde pták odpočívá a doplňuje energii. Na podzim ptáci létají z hnízdišť do zimovišť, tento tah trvá déle a je prokládán častějšími přestávkami. Při jarním tahu se migrant pokouší minimalizovat čas a délku trasy, létá přímější drahou, aby se dříve dostal na místo množení (Tryjanowski and Yosef, 2002; Klaassen et al., 2008; Nilsson, Klaassen and Alerstam, 2013; Kölzsch et al., 2016; Briedis et al., 2018). Jednou z výjimek je například orel nejmenší (*Aquila pennata*) u kterého se setkáváme s opačným fenoménem (Mellone et al., 2015).

Podle vzdálenosti, kterou ptáci na svém tahu vykonávají, rozlišujeme migraci na krátkou (short-distance) a dlouhou (long-distance) vzdálenost. O krátké hovoříme, když migrant přelétá v rámci jednoho kontinentu do vzdálenosti 2000 km mezi 5-20° zeměpisné šířky (Gwinner, 1990), za dlouhou pak považujeme migraci, kdy pták typicky přelétá mezi kontinenty a překonává rozsáhlé a pro migranta nevhodné území jako jsou např. moře, pouště nebo vysoká pohoří. Tento typ migrace je někdy v literatuře označován jako transkontinentální migrace.

### Suchozemští ptáci

Suchozemští ptáci čili ti, jenž okupují teristrická území, tráví většinu svého života v suchozemských habitatech. Sensu stricto mluvíme o Telluraves (Sangster et al., 2022), což je taxon ptáků sdružujících pod sebe různé skupiny včetně pěvců a dravců. Jedná se o skupinu žijící ve všech možných suchozemských biotopech (lesy, louky, savany, pouště, urbanizované plochy). Tito ptáci nejsou vázáni na vodní habitaty. Ve své práci se věnuji především linii Telluraves, nicméně zmiňuji i poznatky týkající se dalších skupin, které často stály v centru pozornosti výzkumu adaptací k dálkové migraci, jako jsou bahňáci (Charadrii), měkkozobí (Columbiformes), kukačky (Cuculiformes) a lelci (Caprimulgiformes). Pozice Telluraves, v rámci ptačího fylogenetického stromu dle (Sangster et al., 2022; viz. obr. 1).



Obr.1: Pozice linie Telluraves, převzato z (Sangster et al., 2022). Fialově značené řády zmíněné v práci, zeleně vodní migrující řády (práce se jimi nezabývá).



### 3 Přehled migračních syndromů

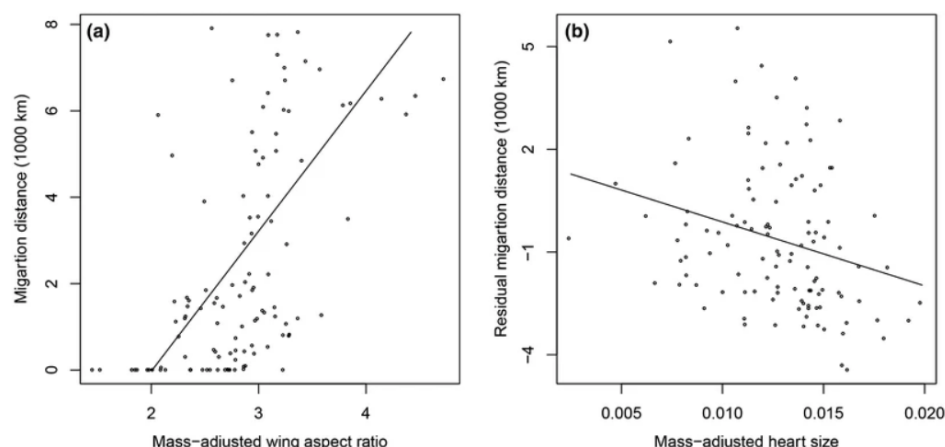
V první části práce se zaměřím na potenciální migrační syndromy související s morfologií. Morfologické znaky stojí v centru adaptací souvisejících s dálkovou migrací, tedy schopností překonávat ve vzduchu velké vzdálenosti. Mezi nejpatrnější a nejlépe prozkoumané adaptace související s migrací patří morfologické znaky, jako jsou délka a tvar křídla, stavba kostry a velikost mozkovny.

#### 3.1 Morfologie

##### 3.1.1 Tvar křídel a délka ocasu

Mnohé studie naznačují, že dalece migrující druhy se vyznačují delšími a špičatějšími křídly (Winkler and Leisler, 1992, 2008; Calmaestra and Moreno, 2001; Voelker, 2001; Kaboli et al., 2007; Förschler and Bairlein, 2011; Ożarowska, Zaniewicz and Meissner, 2016; Phillips et al., 2018). S tímto jde ruku v ruce i různý poměr mezi délkou a šířkou křídla (tzv. štihllost křídla, angl. aspect ratio). Delší křídla často korelují se špičatějším křídlem a jsou typickým rysem dálkových migrantů (Valvo, Verde and Lo Valvo, 1988). Se zvyšující se vzdáleností migrace se křídla zužují (viz obr. 2). Opačný fenomén byl dokázán u rezidentních druhů, ti disponují kratšími, vykrojenými oblými křídly spolu s delšími ocasey (Winkler and Leisler, 1992; Vágási et al., 2016).

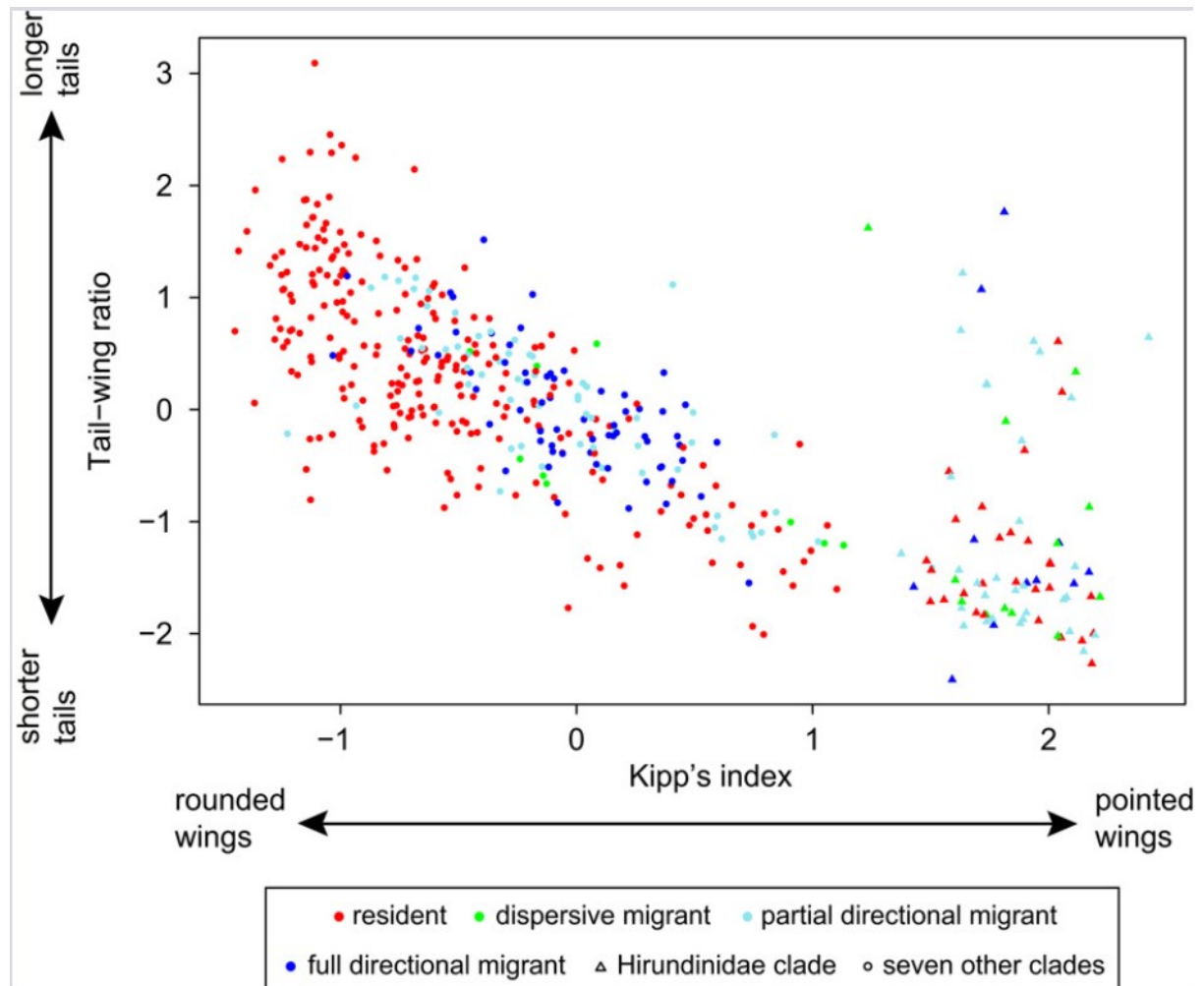
#### From: Morphological Adaptations to Migration in Birds



Obr. 2: Levý graf (a) ukazující závislost poměru délce ku šírce křídla (štihllost křídla) na délce migrace (uvedeno v 1000 km); Právý graf (b) ukazuje závislost velikosti srdce na vzdálenosti migrace, převzato z (Vágási et al., 2016).

Jak je zmiňováno ve studii od Winklera and Leislera (1992), residentní mají delší ocasey. Lze předpokládat, že migrující druhy budou disponovat kratšími ocasey. Dle výzkumu na několika druzích

lindušek rodu *Anthus* (Voelker, 2001) byla zjištěna negativní závislost délky ocasních per na zvyšující se vzdálenosti migrace a stoupající štihlosti křídla. Tento vztah je podpořen mezidruhovými i mezipopulačními studii (Calmaestra and Moreno, 2001; Leisler and Winkler, 2003; Kaboli et al., 2007; Winkler and Leisler, 2008; Ożarowska, Zaniewicz and Meissner, 2016). V důsledku odlišných energetických požadavků na let mezi migrujícími a rezidentními druhy se pod evolučním tlakem souběžně vyvíjely rozdílné tvary křídel a délky ocasů. Tyto rysy poskytují cenný vhled při rozlišování migračních strategií (Phillips et al., 2018; viz. obr. 3).



Obr.3: Vztah mezi špičatostí křídla (vyjádřeným jako tzv. Kipp's indexem) a poměrem délky ocas a křídlo 483 druhů z 8 monofyletických kladů. Kategorie dle migračního chování rozlišeny barevnými symboly. Druhy disponující delšími ocasy mívají oblejší křídla a většinou spadají pod rezidentní druhy (červená barva). Migrující druhy (modrá barva) mají kratší ocasy a špičatější křídla. Převzato z (Phillips et al., 2018).

S délkou křídla, jeho špičatostí a dalšími rysy souvisí i rychlost letu a schopnost ptáka nést zátěž, což je důležité mimo jiné z hlediska energetiky migrace. Štihlost křídla, úzce souvisí s plošným zatížením (hmotnost ptáka dělená plochou křídla) a tím, jak bude let „ekonomický“. Štíhlejší křídla vylučují vysoké plošné zatížení (Vágási et al., 2016). Všechny výše uvedené parametry křídla naznačují

preferenci migrujících druhů šetření energie před rychlostí letu. Rychlejší let by znamenal oblejší křídlo, malé rozpětí a vysoké plošné zatížení.

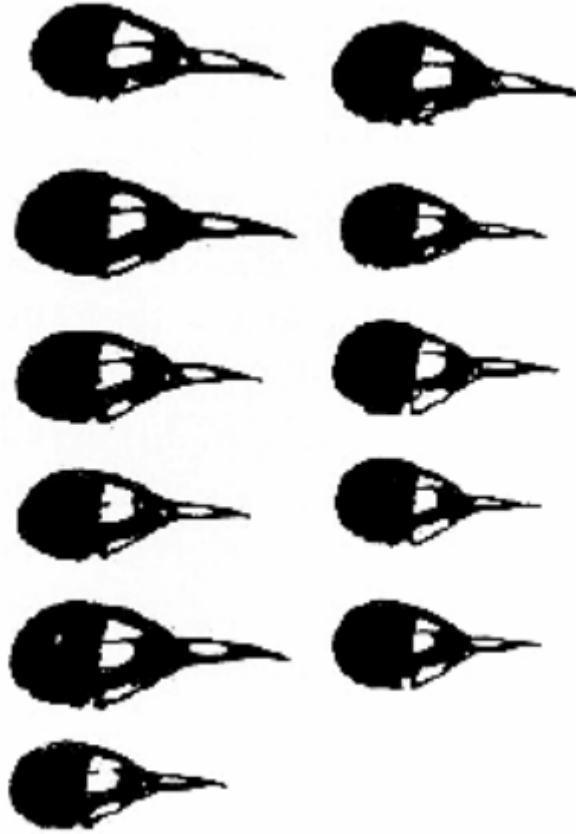
### 3.1.2 Velikost těla

S energetickou efektivitou je spojena velikost těla ptáka. Zbytečně vysoká zátěž by mohla ptáka na tahu více vyčerpávat. Znamená to, že z hlediska migrace je výhodné disponovat menšími těly. Skutečně bylo zjištěno, že rezidentní populace pěnice černo hlavé (*Sylvia atricapilla*) měla větší těla v porovnání s těmi migrujícími (Pérez-Tris and Tellería, 2002). Díky menšímu tělu si pták může dovolit vyšší poměr celkové hmotnosti ku čisté hmotnosti bez tuků, což pro migranta znamená vyšší kapacitu „paliva“ (Klaassen, 1996). Menší tělo s sebou nese ještě další výhody, a to při aktivním letu (flapping), kdy menší ptáci dosahují vyšších letových rychlostí relativně k jejich hmotnosti v porovnání s většími letci (Hedenström, 2003). Maximalizuje tak svoji migrační rychlost, minimalizuje rizika migrace (predace, vyčerpání zásob) a dostává se dříve k reprodukci, čímž snižuje náklady na ni. Mezi malými pěvci (Turdidae, Sylviidae, Paridae) však korelace velikosti těla s migračním chováním, respektive s délkou migrace nebyla prokázána (Winkler and Leisler, 1992). Celková velikost jedince tedy není spolehlivým rozlišovacím prostředkem mezi migrujícím a sedentárním druhem. Jedná se spíše o dobrý prediktor na úrovni populací, kdy právě migrující populace jednoho druhu jsou menší v porovnání s těmi sedentárními (Winkler and Leisler, 1992).

### 3.1.3 Přizpůsobení kostry na migraci

Kostra, která je oporou těla a umožňuje lokomoci nese určité odlišnosti mezi migrujícími a rezidentními druhy, v důsledku odlišných požadavků na mobilitu. Nejdůležitější kosti, které umožňují ptákům létat jsou kost hrudní (*sternum*) a krkavčí (*coracoid*), kam se upínají létací svaly. Migrující druhy pěvců disponují delší, mohutnější hrudní kostí a delší párovou krkavčí kostí v porovnání se svými sedentárními příbuznými (Calmaestra and Moreno, 2000; Singh et al., 2015). Větší hrudní kost s mohutnějším hřebenem umožňuje upnutí většího prsního svalu (*musculus pectoralis major*). Společně s delší krkavčí kostí, kam se upíná další důležitý sval pro let, tedy podklíčkový sval (*musculus supracoracoideus*), ukazuje na lepší schopnost letu. Jednotlivé segmenty kostry tedy souvisí se schopností ptáka migrovat. Díky těmto rysům je lépe přizpůsoben dálkovému letu a umožňuje mu trávit delší čas ve vzduchu bez vysokých energetických ztrát. Dlouhodobé zatížení letového aparátu v důsledku migrace se odráží i v mikrostruktuře jednotlivých kostí. Zejména tedy těch, které podléhají při letu vysokému zatížení a tenzi. Populace strnadce zimního (*Junco hyemnalis*), které migrují mají užší pažní kost (*humerus*) s vyšší odolností ve zkrutu (*torzi*), mimoto mají užší stehenní kost (*femur*) než rezidenti (Louis, Bowie and Dudley, 2022). Jedná se však pouze o srovnání mezi populacemi, nemůžeme tedy s jistotou předpokládat, že všechny druhy podléhající migraci sdílí právě tuto adaptaci. Předchozí odstavce byly věnovány hlavně pohybovému aparátu, avšak kostra je tvořena i lebkou, chránící nejdůležitější orgán v těle. Jak tedy působí migrace na evoluci velikosti lebek u ptačích druhů? Na základě měření mozko ven 345 druhů bylo zjištěno, že migrující druhy mají v porovnání

s rezidentními druhy menší lebky (Hunt et al., 2023). U čeledi pěnic (Sylviidae) bylo vypořádováno, že se zvyšující se vzdáleností migrace se lebka prodlužuje. Druhy, které jsou dálkovými migranty mají v porovnání s krátce letícími migranty a residenty prodlouženou lebku a výraznější maxillopalatiny, což jsou kosti tvořící část horního patra u ptáků (viz. obr.4; Leisler and Winkler, 2003).



Obr. 4: Boční pohled na lebky druhů pěnic (*Sylvia*), srovnané dle zmenšující se vzdáleností migrace, převzato z (Leisler and Winkler, 2003).

Levý sloupec od shora dolů (dílkoví migranti): pěnice slavíková (*S. borin*), vlašská (*S. nisoria*), hnědokřídla (*S. communis*), pokřovní (*S. curruca*), mistrovská (*S. hortensis*), vousatá (*S. cantillans*)

Pravý sloupec od shora dolů (migranti na krátkou vzdálenost a rezidentní druhy): pěnice černohlavá (*S. atricapilla*), brýlatá (*S. conspicillata*), bělohrdlá (*S. melanocephala*), kaštanová (*S. undata*), sardinská (*S. sarda*)

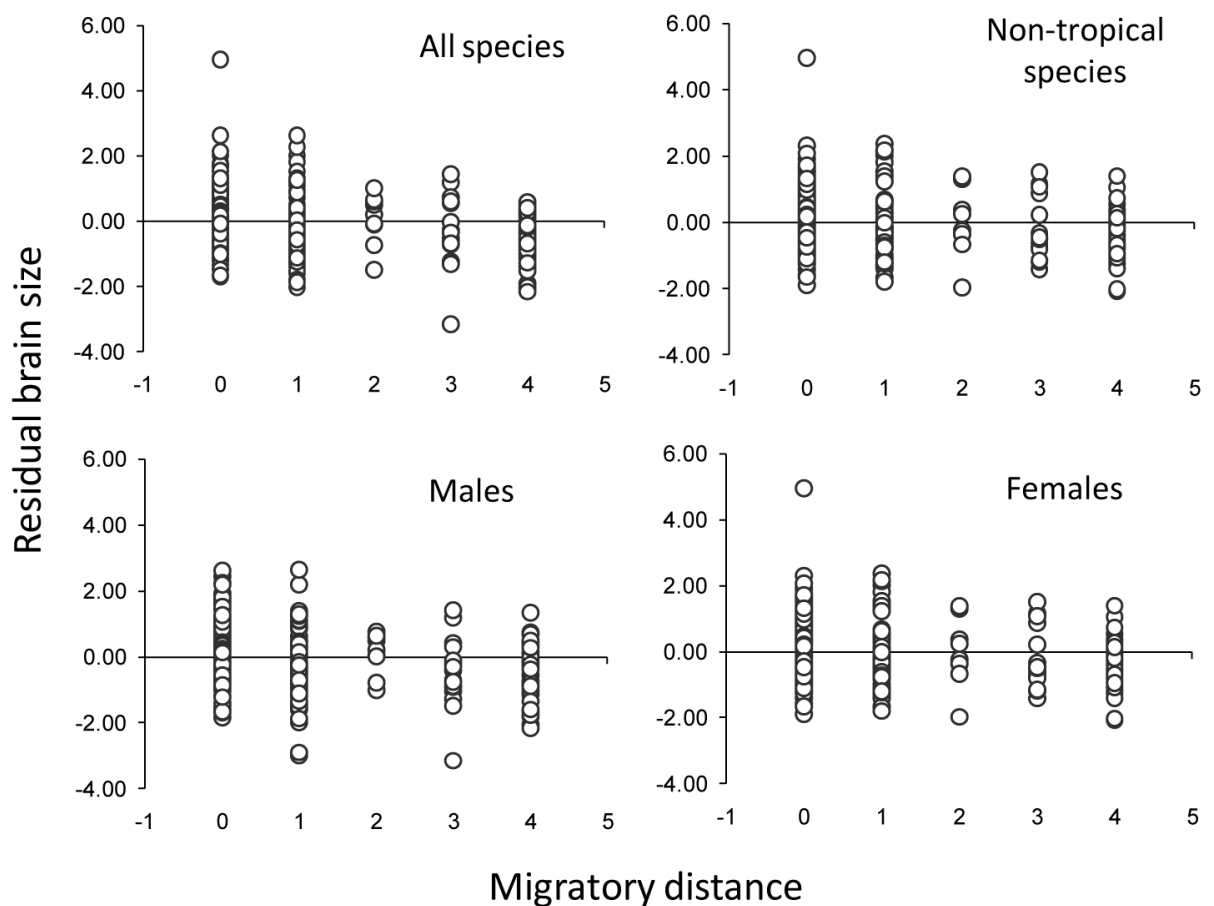
Není pochyb o tom, že migrující druhy a populace disponují delšími, špičatějšími křídly, kratšími ocasy a mohutnějšími kostmi, kam se upíná letací svalstvo. Lebka je v přední části prodloužená a její klenba snížena, což vede k menší velikosti mozkovny. Tyto morfologické adaptace umožňují efektivnější dálkovou migraci.

## 3.2 Vnitřní anatomie

### 3.2.1 Objem mozku a neurogeneze

Velikost lebky, zejména mozkovny, odráží samotnou velikost mozku, a tak můžeme očekávat, že migrující druhy, které mají obecně menší mozkovny budou mít i menší mozky. V rámci datasetu

zahrnujícího 600 druhů zvyšující se vzdálenost migrace skutečně negativně korelovala s velikostí mozku (obr. 5; Sol et al., 2010).



Obr.5: Vztah mezi velikostí mozku (Residual brain size) a vzdáleností migrace (Migratory distance). Migrační vzdálenost označená čísly od 0-4. Číslem 0 označeny druhy s žádnými migrujícími populacemi; č. 1 let do vzdálenosti 100 km; č. 2 pohyb od 100 do 700 km; č. 3 migrace od 700-1500 km; č. 4 vzdálenost vyšší než 1500 km. Zleva doprava, shora dolů: Pro všechny druhy, netropické druhy, samce, samice. Převzato z (Sol et al., 2010).

Menší mozek však neznamená nižší kognitivní schopnosti. Dálkově migrující druhy mají redukovaný koncový mozek (*telencephalon*), ale zvětšený týlní lalok, kde jsou zakončeny dráhy zrakového vnímání (Vincze et al., 2015). Migrant má vyšší míru neurogeneze v hipokampální formaci, což znamená vyšší hustotu neuronů v tomto útvaru (Cristol et al., 2003; LaDage, Roth and Pravosudov, 2010). Protože je hipokampus spojován s prostorovou pamětí, dojdeme k závěru, že migrant vykazuje lepší prostorovou orientaci, což je pro tyto druhy klíčové. Hustší síť neuronů v hipokampu migranta potvrdila též studie od Barkana, Yom-Tova and Barnea (2014) porovnávající 2 druhy rákosníků. Spolu s tím byla prokázána i hustší neuronová síť v šedé a bílé hmotě mozečku (*nidopallium caudolateral*) u migrujícího rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*). To jen potvrzuje investici migranta do prostorového vnímání. Důležitou roli hipokampu v migračním chování podporují i vnitropopulační studie. Dospělý jedinec pěníce slavíkové který již jednou absolvoval migraci, vykazoval relativně větší hipokampální formaci a denzitu neuronů v porovnání s „naivním“ mladým jedincem (Healy, Gwinner and Krebs, 1996).

### 3.2.2 Velikost srdce

Zdá se, že tlak na zmenšování mozku u migrantů se netýká, jen tohoto orgánu. Podobně tomu je u srdečního svalu migrujících druhů. Velikost srdce vztažena na hmotnost ptáka negativně koreluje s délkou migrace (viz obr. 2; Vágási et al., 2016). Což však není intuitivní, protože bychom z hlediska náročnosti migrace očekávali velké srdce, které pohání tuto náročnou událost. Na druhou stranu, větší srdce je těžší a zvyšuje energetické požadavky na let. Dochází tady k jednotlivým kompromisům (trade-offs), kde pták omezuje velikosti jednotlivých orgánů, aby lépe optimalizoval energetické požadavky tahu.

Preference menšího objemu mozku i srdce u dálkových migrantů ve srovnání se sedentárními druhy zřejmě souvisí s energetikou. Protože mozek i velké srdce jsou „drahými“ tkáněmi na spotřebu energie, jejich redukce umožní migrantům alokovat energii jinam (Sol et al., 2010). Migrant například investuje více do neurogeneze v určitých oblastech mozku, zejména do hipokampu a mozečku, což mu poskytuje lepší schopnost orientace a prostorovou paměť (Mettke-Hofmann and Gwinner, 2003; Pravosudov, Kitaysky and Omanska, 2006). V případě srdce jde o optimalizaci, kdy díky dobrému přizpůsobení letových svalů není potřeba velkého srdce k jejich pohánění (Piersma et al., 2005).

## 3.3 Fyziologické adaptace

### 3.3.1 Základní metabolický výdej a energetické přizpůsobení

Je známo, že migrant na svém náročném tahu urazí několik tisíc kilometru a pro takový výkon je třeba vyladit organismus, tak aby migrující jedinec cestu zvládl. To kupříkladu znamená efektivnější hospodaření s energií a různá zdokonalení metabolismu. Jedním z nejčastěji zkoumaných fyziologických přizpůsobení je základní metabolický výdej BMR (basal metabolic rate).

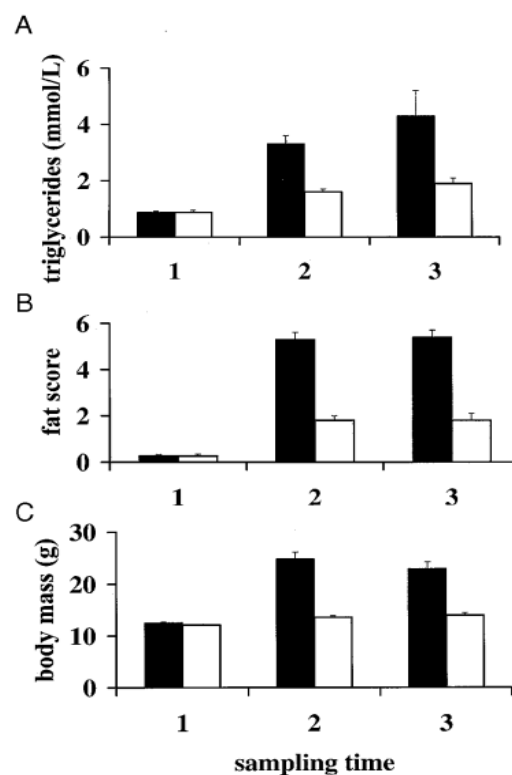
BMR je hodnota, která nám udává, kolik energie organismus spotřebuje na svoji údržbu za klidových podmínek. U ptáků je obecně o 30-40 procent vyšší než u savců, a to kvůli jejich „drahému“ stylu pohybu–letu (McNab, 2009). Hladiny BMR během života oscilují, obvykle s pravidelností (v cyklech). Závisí při tom na věku, období páření, celkové kondici, migračnímu chování, latitudě hnízdění, čisté hmotnosti orgánů bez tuků, apod. U rezidentních druhů je změna hladin BMR spojována zejména s přezimováním, přizpůsobováním se teplotním podmínkám a celkovou termoregulací. V době, kdy je sedentární druh vystaven nízké teplotě v důsledku zimy, zvyšuje svůj BMR (Swanson, 1991; Liknes and Swanson, 1996; Swanson and Olmstead, 1999; Broggi et al., 2019). Během roku BMR u všech druhů fluktuuje, v závislosti na životních pochodech. Migrace jako jedna z fází životního cyklu má vliv na jeho hladiny. Když byly porovnány průměry BMR napříč ptačími druhy z rozdílných taxonů, vyšších hodnot dosahovali migranti, což zřejmě souvisí s náročným fyzickým vypětím v období tahu (Jetz, Freckleton and McKechnie, 2008; McNab, 2009). Tomu rozporuje studie od Wiersma et al. (2007), kde tropičtí migranti ve svém hnízdišti v temperátní oblasti vykazovali průměrně nižší hladiny v porovnání s rezidentními druhy. Mezi migrujícími druhy pěvců nebyla prokázána zvyšující se průměrná hodnota

BMR v závislosti na délce migrace. Druhy jako jsou rehek domácí (*Phoenicurus ochruros*) a červenka obecná (*Erithacus rubecula*) létající kratší vzdálenosti, měly podobné hladiny BMR jako rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*) a bramborníček hnědý (*Saxicola rubetra*), kteří jsou typickými dalekými migranty (Hahn et al., 2022). Pokud není prokázána korelace mezi BMR a vzdáleností migrace může za vyšší průměrné BMR například teplota a umístění hnízdišť ve vyšších latitudách? Usuzujeme, že teplota a zeměpisná šířka skutečně má vliv. Vyšší hladiny BMR jsou spojovány s teplotou habitatu, kde jedinec žije i kam migruje. V chladnějších temperátních oblastech mají druhy vyšší BMR. V tropech a subtropích, kde jsou teploty stálé mají jedinci nižší BMR (Lindström and Klaassen, 2003; Qing-Gang et al., 2016). Vyšší hladiny BMR u migrujících druhů jsou z velké části vysvětleny umístěním hnízdišť ve vyšších latitudách. Blíže k pólům panují průměrně nižší teploty a zkracuje se období vhodné k rozmnožování. Ptáci mají tímto omezený čas na reprodukci, což je vede k zesílení energetických výdajů během krátké doby (Jetz, Freckleton and McKechnie, 2008). U migrujících druhů tak dochází minimálně dvakrát ročně, ať ve spojení s migrací či reprodukcí, k rapidnímu navýšení hladin BMR, což se odráží právě ve vyšších průměrných hodnotách u migrantů. Dále je BMR spojován s hmotnostmi jednotlivých orgánů a celkové hmotnosti bez tuků. Pozitivní korelace hladin BMR s čistou netukovou hmotností ledvin a srdce byly zjištěny u rezidentních i migrujících druhů (Daan, Masman and Groenewold, 1990; Chappell, Bech and Buttemer, 1999). Protože však primárně u migrantů dochází k přestavbám těla a jednotlivých orgánů v důsledku příprav na migraci, bude se hladina BMR lišit od nemigrujících ptáků (Battley et al., 2000). Migrantovi se zvyšuje čistá hmotnost jater, létatcích svalů a srdce (Battley et al., 2001; Vézina et al., 2006) kdy právě tato navýšení hmotnosti pozitivně koreluje s hladinou BMR. Jespák rezavý (*Calidris canutus*), který absolvoval delší migrační cestu, ale neměl tak vysokou hmotnost bez tuků v porovnání se svým poddruhem jespákem islandským (*C. c. islandica*), který urazil kratší cestu do Z Evropy, vykazoval nižší BMR (Piersma et al., 1996). Což potvrzuje, že hlavním prediktorem pro hladinu BMR u migrujících druhů je beztuková hmotnost nikoli vzdálenost tahu. Energetické požadavky dlouhých letů, latituda hnízdišť a beztuková hmotnost jsou faktory, které zodpovídají za vyšší průměrné hladiny BMR u migrantů.

### 3.3.2 Úloha tuků a jejich metabolismus

Aktivní pohyb není možný bez energie, samozřejmě ani migrace není výjimkou. Zejména dálkoví migranti spoléhají na tuk, jako svůj primární zdroj energie (Jenni and Jenni-Eiermann, 1992, 1998). Tučky jsou jako mastné kyseliny (MK) dopravovány do buněk speciálními přenašeči jako je H-FABP (Heart-type fatty acid binding protein), který je více exprimován při migraci v srdci a létatcích svalech migrantů (Guglielmo et al., 2002; McFarlan, Bonen and Guglielmo, 2009). Když se MK dostanou do buňky podléhají v několika krocích tzv. beta-oxidaci, čímž poskytují energii. Jedním z enzymů který se tohoto procesu účastní je HAD (hydroxyacyl-CoA-dehydrogenasa), který je u migrujících druhů nacházen ve vyšších koncentracích (Lundgren, 1988). V přípravné fázi migrace jedinec navyšuje své tukové zásoby, podléhá tzv. hyperfagii (zvýšenému příjmu potravy) čímž tloustne. Díky takovému

předzásobení je pak schopen pokrývat energetické nároky dlouhých letů (Rogers and Odum, 1964; Johnston, 1966; Evans, 1969; Rubolini et al., 2002). Když byly porovnány migrující druhy mezi sebou ty dalece migrující vykazovaly větší tukové zásoby společně s vyšší mírou katabolismu tuků oproti krátce migrujícím druhům (McWilliams and Whitman, 2013). Pěnice slavíková, lesňáček černohlavý (*Setophaga striata*) a někteří bahňáci jako jsou břehouš rudý (*Limosa lapponica*) a jespák rezavý se zdají být nejlépe vybavení pro dlouhé lety z hlediska efektivního využívání tuků (Hussell and Lambert, 1980; Newton, 2023). U lesňáčků (rod *Setophaga*) měl dálkový migrant lesňáček černohlavý v porovnání s krátce letícím lesňáčkem žlutoskvrnným (*S. coronata*) vyšší absorpci tuků, ukládání lipidů a efektivnější lipogenezi v játrech. V době před migrací oba druhy s překrývajícím se habitatem přijímaly stejné množství potravy a měly srovnatelné hodnoty tělesné hmotnosti, tuků i triacylglycerolů v krvi (viz obr.6). V době migrace byly tyto hodnoty odlišné, a to i přesto, že oba druhy přijímaly totožné množství potravy, což jen vyzdvihuje efektivní hospodaření s tukovými zásobami u dálkových migrantů (Holberton and et al., 2005).



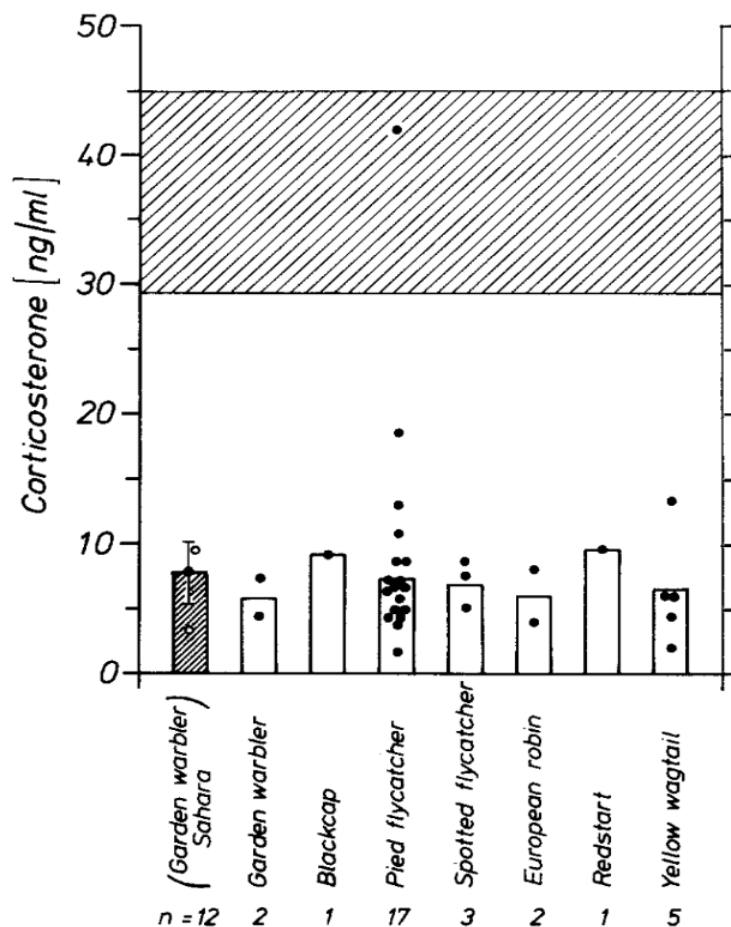
Obr. 6: Hladiny triacylglycerolů v plazmě (A), skóre tuku (B) a tělesná hmotnost (C) v lesňáček černohlavý (černé sloupce) a lesňáček žlutoskvrnný (bílé sloupce) před přípravou na migraci značeno 1 (Odchyt Churchill, Manitoba, 1. července - 20. srpna 1999, 2000) a během podzimní migrace čísla 2 a 3 (1. října – 30. listopadu 1999). Před migrací (1) měly oba druhy podobné úrovně triacylglycerolů, skóre tuku a tělesnou hmotnost. Při odběru vzorků během migrace (2 a 3), lesňáček černohlavý (n = 9) měl výrazně větší tělesnou hmotnost, tukové zásoby a hladiny triacylglycerolů v plazmě než lesňáček žlutoskvrnný (n = 17). Převzato z (Holberton and et al., 2005).



Po vyčerpání tukových zásob, dochází u migrujících druhů ke spuštění záložního katabolismu proteinů (Bauchinger and Biebach, 1998). Proteiny jsou nejčastěji poskytovány z předtím hypertrofovaných orgánů (Fry, Ferguson-Lees and Dowsett, 1972; Piersma, 1998; Landys-Ciannelli, Piersma and Jukema, 2003; Swanson, 2010) zejména létacího svalstva, ale také z atrofujícího trávicího traktu, který není při migraci samotné využíván, což se týká hlavně ptáků letících dlouhé vzdálenosti bez zastávek (Hume and Biebach, 1996; Schwilch et al., 2002; Bauchinger and Biebach, 2005).

### 3.3.3 Hladiny hormonů a jejich regulace

Při orgánových přestavbách a tvorbě tukových zásob hraje důležitou roli hormon kortikosteron. Ten je spojován s různými životními pochody. Jedná se o stresový hormon ovlivňující regulaci příjmu potravy, tloušťnutí, lokomoční aktivitu, energetický metabolismus, hladinu krevní glukózy a u migrantů je spojován i s načasováním odletu (Astheimer, Buttemer and Wingfield, 1992; Ramenofsky, Piersma and Jukema, 1995; Sapolsky, Romero and Munck, 2000; Holberton and et al., 2005; Eikenaar et al., 2014, 2015; Eikenaar, 2017). Při dalekém letu, kdy je organismus vystaven značné zátěži a hladovění by byly očekávány vyšší hladiny kortikosteronu. Jenže u migrujících ptáků s dostatečnými tukovými zásobami není hladovění spouštěčem stresové odpovědi a kortikosteron zůstává na normálních hladinách (Schwabl, Bairlein and Gwinner, 1991). Studie od Gwinnera (1992), Jenniho et al. (2000) ukazují na normální a nízkou úroveň kortikosteronu u migrujících druhů (obr. 7). Tzv. „Migration modulation hypothesis“ tvrdí, že dlouze letící migranti mají zvýšený práh citlivosti proti akutním stresorům v porovnání s krátce letícími migranty a rezidenty. Pro částečné migranty a sedentární druhy je výhodnější si udržovat běžnou stresovou odpověď a neomezovat hladiny kortikosteronu. To kvůli účinnějším a rychlejším reakcím na měnící se prostředí, typicky počasí. Tyto výhody převažují nad potenciálním rizikem ztrát tukových zásob, které jsou však klíčové pro dálkového migranta (Holberton, Parrish and Wingfield, 1996).



Obr. 7: Úrovně kortikosteronu během podzimní migrace u migrujících pěvců. Čísla pod jmény vyznačují počet odebraných vzorků. Sloupce označují průměry jednotlivých měření. V průměrování u druhu lejska černohlavého (Pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*) nebyla brána v potaz extrémní hodnota. Převzato z (Gwinner, 1992).

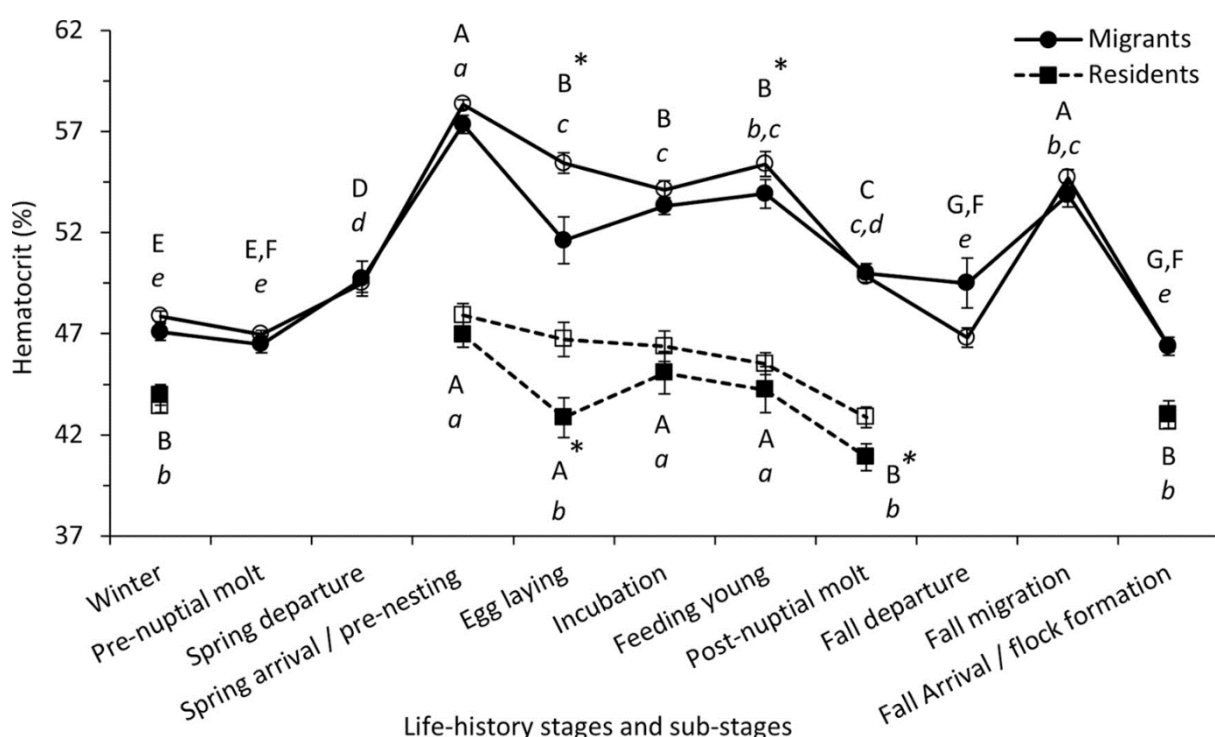
Hladiny kortikosteronu jsou spojené s reakcemi na aktuální požadavky okolí. Jedinec díky tomuto hormonu mění své chování, vnitřní procesy a metabolismus. U dálkových migrantů je jeho hladina dobře regulována, hlavně kvůli ochraně energetických zásob. Některé pro jiné druhy stresové situace, jako je hladovění, nezvyšují u dobře připravených migrantů hladiny kortikosteronu.

Mezi další významný hormon ovlivňující životní pochody ptáků je testosteron. Tento hormon ovlivňuje teritoriální chování u samců a hraje důležitou roli v rozmnožování. Migrující druh dosahuje vysokých nárůstů testosteronu v krátkých časových obdobích svého života. Jde o dobu při přípravě na migraci, kde hraje úlohu v příjmu potravy a v období páření. Samci migrujících druhů aktivně brání svá teritoria a intenzivně mezi sebou kompetují o místo, potravu a samice. Mají vyšší sklon k teritorialitě v porovnání s rezidentními druhy (Garamszegi et al. 2008).

Můžeme usoudit, že v hladinách určitých hormonů se migrující a nemigrující ptáci budou lišit. Kortikosteron je v nižší míře produkován u migrujících druhů, což souvisí s dobrým přizpůsobením na stresové podmínky migrace. Vyšší hladiny testosteronu u migrantů zase odpovídají jejich vyššímu sklonu k teritorialitě.

### 3.3.4 Hematologické parametry

Krev je nepostradatelnou součástí těla, hrající úlohu nejen v rozvodu živin, ale hlavně plynů. Řeč je o kyslíku a oxidu uhličitém. Schopnost krve transportovat kyslík závisí na obsahu hemoglobinu a ten zas dobře odráží úroveň tzv. hematokritu (podílu červených krvinek v krvi). Vzhledem k náročným požadavkům na zásobení svalové tkáně při dlouhé migraci by se migrující druhy mohly lišit od rezidentních druhů ve své „skladbě krve“. Studie od Krause et al. (2016), kde byla měřena úroveň hematokritu u dvou poddruhů strnadců bělopásých *Zonotrichia leucophrys nuttalli* a *Z. l. gambelii* ukázala, že migrující poddruh *gambelii* projevoval vyšší hematokrit než residentní poddruh *nuttalli*. V době migrace šlo dokonce až o 10-12 % (viz. obr 8).



Obr.8: Výše hematokritu napříč life-history ptáků. Migrující ptáci mají vyšší hematokrit, ve všech etapách life-history. Nejvyššího vrcholu dosahují v době přiletu z jarní migrace (doba rozmnožování). Čtverce representují rezidentní poddruh (*Z.l. nuttalli*), kolečka migrující poddruh (*Z.l. gambelii*). Prázdné symboly znázorňují dospělé samce, plné symboly samice. Převzato z (Krause et al., 2016).

Vyšší hematokrit u ptačích migrantů odráží vysoké energetické požadavky dálkového letu. Se zvýšeným hematokritem dochází k lepší schopnosti přenosu kyslíku krví, a tedy lepšímu zásobení tkání, zejména létacích svalů a srdce. Během samotné migrace dochází k navýšení hladin hematokritu i hemoglobinu (Minias et al. 2014; Prats et al. 1996). Studie prováděna na 57 druzích ptáků potvrdila vyšší hematokrit u migrujících ptáků spolu s větším množstvím hemoglobinu. Hodnoty se snižovaly se zmenšující se vzdáleností migrace a nejnižší byly u sedentárních druhů (Yap, Tsai, and Williams 2019). Mezi migrujícími druhy s nejvyšší hladinou hemoglobinu a hematokritu se řadí dálkový migrant břehouš rudý. Má více krvinek, než jsou průměrné hodnoty u ptáků, což zřejmě bude odrážet jeho

dobrou adaptaci na jeden z nejdelších letů zmapovaných mezi dálkovými migranty (Piersma, Everaarts, et al., 1996).

Jak vyplývá z výše uvedeného, sdíleným migračním syndromem jsou zřejmě vyšší koncentrace hematokritu a hemoglobinu u dálkově migrujících druhů a populací. Tato tvrzení podporují i tyto dvě rešerše (Minias et al., 2013; Minias, 2015).

### 3.4 Genetické aspekty související s dálkovou migrací

Na první pohled viditelné adaptace týkající se morfologie, vnitřní anatomie a fyziologie jsou samozřejmě geneticky podmíněnými rysy. Geny však formují celkový fenotyp, ke kterému patří chování, životní strategie a pochody. Pro migrující druhy hrají geny roli v načasování, směru a trvání tedy ve fenologii migrace. Migrace je fenoménem zahrnujícím v sobě mnoho rysů, adaptací a vzorců chování, které na sebe vzájemně působí a ovlivňují se. I z tohoto důvodu nemůžeme, z hlediska komplexnosti této strategie, určit jen jeden univerzální chromozom, lokus ani gen pro migraci. Můžeme hovořit spíše o souboru genů, které ovlivňují sklon k migraci a to, jak bude vypadat. Hypotéza „Partial obligate migration“ tvrdí, že existoval prapředek ptáků, který byl částečným migrantem. V reakci na okolní podmínky (abiotické podmínky, hustota populace, konkurence aj.) „přepínal“ mezi migrací a nemigrací. V průběhu času a vlivem ekologických bariér zřejmě docházelo k ustálení některé ze strategií (Berthold, 1999; P. Bell, 2000; Alerstam, Hedenström and Akesson, 2003). Tato hypotéza z části vysvětluje to, proč i v rámci jednoho druhu můžeme pozorovat populace, které jsou zcela rezidentní nebo migrují na dlouhé vzdálenosti, sklon k migraci totiž zdědily od společného prapředka. Typickým zástupcem pro studium genetické variability mezi populacemi je pěníce černohlavá, která zahrnuje různé formy od rezidentů až po dalece letící migranty (Berthold, 1999; Delmore et al., 2020). Mezi migrujícími a nemigrujícími druhy pozorujeme rozdílnou expresi genů v konkrétních tkáních. Například strnavec zimní při přípravě na migraci vykazuje vyšší expresi genů zodpovědných za transport a metabolismus tuků v létacích prsních svalech (Fudickar et al., 2016). Kromě rozdílné exprese genů má na migrační chování vliv také polymorfismus alel. Často zkoumanými geny v této problematice jsou různé CLOCK geny a gen ADCYAP1, které souvisí s vnitřními hodinami. Hrají roli v časování různých sezónních událostech ptáků jako jsou pelichání, migrace, načasování rozmnožování apod. Tyto geny jsou přítomné u všech druhů, včetně rezidentních (Liedvogel et al., 2009; Liedvogel and Sheldon, 2010; Le Clercq et al., 2023). U migrantů mají hlavní vliv na fenologii migrace, což v sobě zahrnuje načasování, směr a délku migrace, stejně jako tendenci migrovat (Mueller, Pulido and Kempenaers, 2011; Bazzi et al., 2015, 2016; Saino et al., 2015). Studie zaměřená na 4 druhy pěvců typických trans-saharských migrantů (*Luscinia megarhynchos*, *Ficedula hypoleuca*, *Anthus trivialis*, *Saxicola rubetra*) ukázala, že delší alely CLOCK genu pozitivně korelují s pozdější migrací (Saino et al., 2015) u vlaštovek obecných a lesňáček černohlavých dokonce zpožďuje reprodukci (Bazzi et al., 2015; Ralston et al., 2019). Rozsáhlejší studie provedená na 23 trans-saharských migrantech zjistila, že

delší alely CLOCK genů koreluje s rozmnožováním ve vyšších latitudách, což odráží i delší migraci, zároveň však odmítá tvrzení, že delší alela CLOCK genů pozitivně koreluje s pozdější migrací (Bazzi et al., 2016). Tento rozpor naznačuje, že délka alel CLOCK genů nemá stejné univerzální působení u všech dálkových migrantů, ale může působit stejně v rámci řádů. Tato hypotéza však dosud nebyla potvrzena a zasluhuje bližší výzkum.

Vyšší sklon k migraci u populací pěnic černohlavých je podmiňován delším genem ADCYAP1 (Mueller, Pulido and Kempenaers, 2011) totéž platí i u amerického drozda západního (*Catharus ustulatus*; Ruegg et al., 2014). Na základě polymorfismu jednotlivých genů nelze odlišit migrující druh od nemigrujícího (Lugo Ramos, Delmore and Liedvogel, 2017; Le Clercq et al., 2023) jedná se však o dobrý prediktor ve srovnávání populací mezi sebou. Podle nejnovějších studií však existuje soubor genů, který je spojován s migrací a může pomoci v odlišování migrujících a sedentárních druhů. Tato místa nazývané MARB (*migration associated repeat block* – blok repetice asociovaných s migrací) vysvětlují odlišná migrační chování u různých poddruhů budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*; Caballero-Lopez & Bensch, 2024; Sokolovskis et al., 2023). Potvrzení, zda se jedná o geneticky konzervovanou část genomu, napříč migrujícími druhy, ale musí být ještě prokázáno.

### 3.5 Životní strategie (life-history)

Migrant a rezident se odlišují ve svých životních strategiích. Jeden z hlavních rozdílů spočívá v tom, jak se druhy vypořádávají se zimním obdobím v mírném pásu. Sedentární jedinec připravuje své tělo na chladové podmínky (Dawson, Marsh and Yacoe, 1983) na rozdíl od migranta, který si utváří zásoby pro náročný přelet do zimoviště. Sedentární druhy tráví na svém stanovišti celý život, jsou dobře přizpůsobeny lokálním podmínkám. Z tohoto důvodu je pro ně výhodnější prosazovat tzv. K-strategii, kdy investují do kvality svého potomstva, aby bylo schopné konkurenci v celoročně obývané lokalitě a dosahovali vysokého fitness. Migrující druhy naopak využívají spíše r-strategii, přičemž investují více do počtu potomků a jejich mobility (O'Connor 1981). Dle konceptů K a r-strategie vyplývá, že migrující druhy mají více mláďat ve snůšce, čímž kompenzují vyšší mortalitu mladých jedinců spojenou s náročností migrace (Nagy, Végvári and Varga, 2017) zato rezidentní druhy investující spíše do kvality potomků, kteří mají vyšší fitness.

#### 3.5.1 Velikost snůšky

Velikost snůšky ptáka je life-history znak, který je ovlivňován různými faktory, jako je typ mláďat (prekociální či altriciální), velikost ptáka, potrava, latituda a migrační strategie. Migrující druhy mají ve svých snůškách vyšší počet vajec, což potvrzují studie na dravcích (Nagy, Végvári and Varga, 2017), pěvcích (Barve and Mason 2015) a altriciálních migrantech (Jetz, Sekercioglu, and Böhning-Gaese 2008), ale studie od Böhning-Gaese and Halbeho (2000) zabývající se tím, jak určité faktory ovlivňují velikost snůšek, tvrdila, že migrující druhy mají počet vajec ve snůšce nižší. Pro tvrzení, že větší snůšky jsou záležitostí migrujících druhů, by mohly nasvědčovat okolnosti s kompenzací mortality mláďat při

migraci. Velikost snůšky je ale z velké části vysvětlována efektem latitudy. Pozitivní korelaci vyšší zeměpisné šířky s velikostí snůšky ukazuje například studie od Jahna and Cueta (2012). Což platí pro migrující i rezidentní druhy. Je na místě předpokládat, že druhy a populace migrující na delší vzdálenosti a hnízdí ve vyšších latitudách, budou mít větší snůšky než ti, kteří absolvují kratší vzdálenosti a hnízdí v nižších zeměpisných šířkách (Sousa, Heming, and Marini 2024). Pouhá migrace není dostatečným prediktorem pro velikost snůšky, mnohem více je vysvětlováno latitudou, ale díky tomu, že dalecí migranti často okupují právě vyšší latitudy, disponují vyšším počtem vajec ve snůšce.

### 3.5.2 Rytmus života

Okolnosti migrace, jako jsou energetické požadavky, přestavby orgánů a vysoká mortalita mláďat v důsledku tahu, jsou zřejmě promítnuty do rychlejších životních pochodů (pace of life) u migrantů (Soriano-Redondo et al. 2020). To by znamenalo, že migranti budou mít vyšší roční fekunditu, kratší dobu dožití, rychlejší dospívání než druhy nemigrující. To ale rozporují studie týkající se například stárnutí migrujících druhů, která ukazovala na negativní korelaci rychlosti stárnutí na zvětšující se vzdálenosti migrace (Møller, 2007). Jinými slovy ptáci, kteří migrují dál, stárnou pomaleji, zřejmě v důsledku dobré adaptace dálkových migrantů na oxidativní stres (Møller, 2007). To naznačuje spíše hypotéze pomalejšího pace of life u migrujících druhů podpořené dalšími studiemi na tropických migrantech (Wiersma et al. 2007) a pěvcích z Evropy i Ameriky (Mönkkönen, 1992). Některé z životních událostí a fyziologických aspektů nasvědčují, že migrující druhy budou mít rychlejší pace of life, ale například pomalejší stárnutí, vysoká odolnost vůči stresu či vyšší míra dožití dospělců tomuto odporuje. Nelze tedy zcela jasně rozhodnout, zda mají migranti rychlejší či pomalejší celkový životní rytmus, můžeme se však zaměřit na jednotlivé aspekty těchto záležitostí. K rozřešení této problematiky bude třeba více studií.

## 4 Závěr

Tato bakalářská práce je shrnutím studií týkajících se různých přizpůsobení na migraci. Porovnávání jednotlivých adaptací bylo zkoumáno na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni. Není pochyb o tom, že migrující druhy a populace disponují speciálními rysy, které jim umožňují překonávání náročných tahových cest. Značná část prací byla zaměřena především na morfologické adaptace a fyziologii.

Migrující druhy se od rezidentních odlišují kratšími ocasy, delšími, špičatějšími a štíhlejšími křídly, což ukazuje na přednost šetření energie proti rychlosti letu. Migranti disponují mohutnějším hřebenem prsní kostí a delší krkavčí kostí, společně s tím i většími létacími svaly.

Zkoumanými rysy jsou i velikosti lebek a s tím související velikosti mozku. Migrující druhy disponují menší mozkovnou s protaženou rostrální částí. Velikost koncového mozku je menší u migrujících druhů. Naopak je u nich dobře rozvinuta hipokampální formace s hustšími sítěmi neuronů. Což odráží lepší schopnost orientace.

Migrace se dotýká i vnitřních procesů jako je úroveň metabolismu. U migrujících druhů jsou pozorovány vyšší průměry BMR, kdy značný nárůst přichází ve spojitosti s přestavbou orgánů před migrací.

Migrující druhy se vyznačují dobrou regulací hormonu kortikosteronu, jehož působení jako stresového hormonu způsobuje energetické ztráty, což je pro migranta nežádoucí. Hladiny kortikosteronu jsou i při běžných stresových situacích u migrujících druhů drženy na nízkých hladinách, aby nedocházelo k nadměrnému katabolismu tuků a proteinů.

Pro dlouhou migraci je potřeba dobré zásobení kyslíkem, který je rozváděn krví. Migranti mají ve své krvi vyšší počet červených krvinek a také hladinu hemoglobinu napříč všemi životními pochody.

Směr, délka a načasování migrace je podmíněno CLOCK geny a ADCYAP1, které ale nejsou typické pouze pro migranty. Nové výzkumy však identifikovaly genové bloky MARB, které mohou pomoci odlišit migrující druh od rezidentního, to však vyžaduje bližší ověření.

U migrujících druhů v důsledku vysoké mortality mláďat a umístění hnízdišť ve vyšších latitudách dochází k preferenci větších snůšek. Dospělci migrantů se dožívají déle než rezidentní jedinci, kvůli pomalejšímu stárnutí a lepšímu zvládnutí oxidativního stresu, což nasvědčuje pomalejšímu životnímu tempu.

Je patrné, že nejlépe prozkoumanými adaptacemi na migraci, jsou poměrně dobře měřitelné morfologické a fyziologické rysy. Mnohem složitější určování společných migračních syndromů je na genetické úrovni nebo při zkoumání rychlostí životních pochodů, z důvodů velké rozmanitosti strategií a různých vlivů okolí. Na úrovni morfologie, vnitřní anatomie a fyziologie byly společné rysy migrace dobře prozkoumány a potvrzeny jako migrační syndromy. Nicméně, pro lepší pochopení komplexnosti migračního chování a odhalení dalších migračních syndromů je nezbytné provést podrobnější výzkum

v oblasti genetiky a jednotlivých událostí v životních strategiích. Tato problematika je vhodným tématem pro další, podrobnější studium v rámci diplomové práce.



## Reference

- Alerstam, T., Hedenström, A. and Åkesson, S. (2003) 'Long-distance migration: Evolution and determinants', *Oikos*, 103, pp. 247–260. Available at: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x>.
- Astheimer, L.B., Buttemer, W.A. and Wingfield, J.C. (1992) 'Interactions of Corticosterone with Feeding, Activity and Metabolism in Passerine Birds', *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*, 23(3), pp. 355–365. Available at: <https://doi.org/10.2307/3676661>.
- Barkan, S., Yom-Tov, Y. and Barnea, A. (2014) 'A possible relation between new neuronal recruitment and migratory behavior in *Acrocephalus* warblers', *Developmental Neurobiology*, 74(12), pp. 1194–1209. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/dneu.22198>.
- Barve, S. and Mason, N.A. (2015) 'Interspecific competition affects evolutionary links between cavity nesting, migration and clutch size in Old World flycatchers (*Muscicapidae*)', *Ibis*, 157(2), pp. 299–311. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ibi.12233>.
- Battley, P.F. et al. (2000) 'Empirical Evidence for Differential Organ Reductions during Trans-Oceanic Bird Flight', *Proceedings: Biological Sciences*, 267(1439), pp. 191–195. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2665866>.
- Battley, P.F. et al. (2001) 'Basal Metabolic Rate Declines During Long-Distance Migratory Flight in Great Knots', *The Condor*, 103(4), pp. 838–845. Available at: <https://doi.org/10.1093/condor/103.4.838>.
- Bauchinger, U. and Biebach, H. (1998) The role of protein during migration in passerine birds.
- Bauchinger, U. and Biebach, H. (2005) 'Phenotypic Flexibility of Skeletal Muscles during Long-Distance Migration of Garden Warblers: Muscle Changes Are Differentially Related to Body Mass', *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046(1), pp. 271–281. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1196/annals.1343.025>.
- Bazzi, G. et al. (2015) 'Clock gene polymorphism and scheduling of migration: a geolocator study of the barn swallow *Hirundo rustica*', *Scientific Reports*, 5(1), p. 12443. Available at: <https://doi.org/10.1038/srep12443>.

- Bazzi, G. et al. (2016) 'Clock gene polymorphism, migratory behaviour and geographic distribution: a comparative study of trans-Saharan migratory birds', *Molecular Ecology*, 25(24), pp. 6077–6091. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/mec.13913>.
- Berthold, P. (1999) 'A comprehensive theory for the evolution, control and adaptability of avian migration', *Ostrich*, 70(1), pp. 1–11. Available at: <https://doi.org/10.1080/00306525.1999.9639744>.
- Böhning-Gaese, K. and Halbe, B. (2000) 'Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds', *Evolutionary Ecology Research* [Preprint]. Available at: BÖHNING-GAESE, Katrin, et al. Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds. *Evolutionary Ecology Research*, 2000, 2.7: 823-839. (Accessed: 5 July 2024).
- Briedis, M. et al. (2018) 'Loop migration, induced by seasonally different flyway use, in Northern European Barn Swallows', *Journal of Ornithology*, 159(4), pp. 885–891. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1560-1>.
- Broggi, J. et al. (2019) 'Mass or pace? Seasonal energy management in wintering boreal passerines', *Oecologia*, 189(2), pp. 339–351. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00442-018-04332-6>.
- Caballero-Lopez, V. and Bensch, S. (2024) 'The regulatory basis of migratory behaviour in birds: different paths to similar outcomes', *Journal of Avian Biology*, n/a(n/a), p. e03238. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jav.03238>.
- Calmaestra, R. and Moreno, E. (2001) 'A phylogenetically-based analysis on the relationship between wing morphology and migratory behaviour in Passeriformes', *Ardea -Wageningen-*, 89, pp. 405–414.
- Calmaestra, R.G. and Moreno, E. (2000) 'Ecomorphological patterns related to migration: a comparative osteological study with passerines', *Journal of Zoology*, 252(4), pp. 495–501. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb01232.x>.
- Chappell, M.A., Bech, C. and Buttemer, W.A. (1999) 'The relationship of central and peripheral organ masses to aerobic performance variation in house sparrows', *Journal of Experimental Biology*, 202(17), pp. 2269–2279. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.202.17.2269>.

- Le Clercq, L.-S. et al. (2023) 'Time trees and clock genes: a systematic review and comparative analysis of contemporary avian migration genetics', *Biological Reviews*, 98(4), pp. 1051–1080. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/brv.12943>.
- Cristol, D.A. et al. (2003) 'Migratory dark-eyed juncos, *Junco hyemalis*, have better spatial memory and denser hippocampal neurons than nonmigratory conspecifics', *Animal Behaviour*, 66(2), pp. 317–328. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2194>.
- Daan, S., Masman, D. and Groenewold, A. (1990) 'Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature', *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 259(2), pp. R333–R340. Available at: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1990.259.2.R333>.
- Dawson, W.R., Marsh, R.L. and Yacoe, M.E. (1983) 'Metabolic adjustments of small passerine birds for migration and cold', *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 245(6), pp. R755–R767. Available at: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1983.245.6.R755>.
- Delmore, K. et al. (2020) 'The evolutionary history and genomics of European blackcap migration', *eLife*. Edited by E. Scordato and P.J. Wittkopp, 9, p. e54462. Available at: <https://doi.org/10.7554/eLife.54462>.
- Eikenaar, C. et al. (2014) 'Corticosterone, food intake and refueling in a long-distance migrant', *Hormones and Behavior*, 65(5), pp. 480–487. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.03.015>.
- Eikenaar, C. et al. (2015) 'Baseline corticosterone levels are higher in migrating than sedentary common blackbirds in autumn, but not in spring', *General and Comparative Endocrinology*, 224, pp. 121–125. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.07.003>.
- Eikenaar, C. (2017) 'Endocrine regulation of fueling by hyperphagia in migratory birds', *Journal of Comparative Physiology A*, 203(6), pp. 439–445. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1152-1>.
- Evans, P.R. (1969) 'Ecological Aspects of Migration, and Pre-Migratory Fat Deposition in the Lesser Redpoll, *Carduelis flammea cabaret*', *The Condor*, 71(3), pp. 316–330. Available at: <https://doi.org/10.2307/1366307>.

- Förschler, M.I. and Bairlein, F. (2011) 'Morphological Shifts of the External Flight Apparatus across the Range of a Passerine (Northern Wheatear) with Diverging Migratory Behaviour', PLOS ONE, 6(4), pp. e18732-. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018732>.
- Fry, C.H., Ferguson-Lees, I.J. and Dowsett, R.J. (1972) 'Flight muscle hypertrophy and ecophysiological variation of Yellow wagtail *Motacilla flava* races at Lake Chad', Journal of Zoology, 167(3), pp. 293–306. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1972.tb03113.x>.
- Fudickar, A.M. et al. (2016) 'Differential gene expression in seasonal sympatry: mechanisms involved in diverging life histories', Biology Letters, 12(3), p. 20160069. Available at: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0069>.
- Garamszegi, L.Z. et al. (2008) 'Latitudinal Distribution, Migration, and Testosterone Levels in Birds.', The American Naturalist, 172(4), pp. 533–546. Available at: <https://doi.org/10.1086/590955>.
- Guglielmo, C. et al. (2002) 'Seasonal dynamics of flight muscle fatty acid binding protein and catabolic enzymes in a migratory shorebird', American journal of physiology. Regulatory, integrative and comparative physiology, 282, pp. R1405-13. Available at: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00267.2001>.
- Gwinner, E. (1990) Bird Migration. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. Available at: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-74542-3>.
- Gwinner, E. et al. (1992) 'Corticosterone levels of passerine birds during migratory flight ', Naturwissenschaften , 79. Available at: [https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/45753097/bf0117539620160518-2261-tno7i-libre.pdf?1463601605=&response-content-disposition=inline%3B+filename%3DCorticosterone\\_levels\\_of\\_passerine\\_birds.pdf&Expires=1722374816&Signature=W5KrsPIbE~4DeHGxO5ofB6O6XR5D6iKJ88qB~GbDmMY05yFjwdX989vSAZ05qeHIJmHzPtYMA7biWFh~BC3IkDVilvGiy6Y7FvqxhXdHy~owqeGhJOc0KV05aAFOED-K0GK5IxpAbrCcqeP8rgcOuOA7YRg3TDHqjjZWgUDrKABY1c69JWmduUzdzluretHHggWvZ7xj01EwpFaNOnqhNf0aR-StSR2ItVcuhWQAKr7qeiq4Ejnb6czBA3gbmXHXHp~EQxa8a-nW4AXawwTCnl-asnl-VZc06VImSRBlmx6T7hHYFkWaGN~r-IJZJI3uSke-2D2q-KOe4MIEsoT~Q\\_\\_&Key-Pair-Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA](https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/45753097/bf0117539620160518-2261-tno7i-libre.pdf?1463601605=&response-content-disposition=inline%3B+filename%3DCorticosterone_levels_of_passerine_birds.pdf&Expires=1722374816&Signature=W5KrsPIbE~4DeHGxO5ofB6O6XR5D6iKJ88qB~GbDmMY05yFjwdX989vSAZ05qeHIJmHzPtYMA7biWFh~BC3IkDVilvGiy6Y7FvqxhXdHy~owqeGhJOc0KV05aAFOED-K0GK5IxpAbrCcqeP8rgcOuOA7YRg3TDHqjjZWgUDrKABY1c69JWmduUzdzluretHHggWvZ7xj01EwpFaNOnqhNf0aR-StSR2ItVcuhWQAKr7qeiq4Ejnb6czBA3gbmXHXHp~EQxa8a-nW4AXawwTCnl-asnl-VZc06VImSRBlmx6T7hHYFkWaGN~r-IJZJI3uSke-2D2q-KOe4MIEsoT~Q__&Key-Pair-Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA) (Accessed: 30 July 2024).

- Hack, M.A. and Rubenstein, D.I. (2001) 'Migration', in S.A. Levin (ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. New York: Elsevier, pp. 221–233. Available at: <https://doi.org/10.1016/B0-12-226865-2/00199-1>.
- Hahn, S. et al. (2022) 'Short- and long-distance avian migrants differ in exercise endurance but not aerobic capacity', *BMC Zoology*, 7(1), p. 29. Available at: <https://doi.org/10.1186/s40850-022-00134-9>.
- Healy, S.D., Gwinner, E. and Krebs, J.R. (1996) 'Hippocampal volume in migratory and non-migratory warblers: effects of age and experience', *Behavioural Brain Research*, 81(1), pp. 61–68. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(96\)00044-7](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(96)00044-7).
- Hedenström, A. (2003) 'Scaling migration speed in animals that run, swim and fly', *Journal of Zoology*, 259(2), pp. 155–160. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0952836902003096>.
- Holberton, R. and et al. (2005) 'Hormones and variation in life history strategies of migratory and nonmigratory birds.', *Hormones and variation in life history strategies of migratory and nonmigratory birds*. [Preprint]. Available at: [https://www.researchgate.net/profile/Rebecca-Holberton/publication/256498585\\_Hormones\\_and\\_variation\\_in\\_life\\_history\\_strategies\\_of\\_migratory\\_and\\_nonmigratory\\_birds/links/0c960523229555a809000000/Hormones-and-variation-in-life-history-strategies-of-migratory-and-nonmigratory-birds.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Rebecca-Holberton/publication/256498585_Hormones_and_variation_in_life_history_strategies_of_migratory_and_nonmigratory_birds/links/0c960523229555a809000000/Hormones-and-variation-in-life-history-strategies-of-migratory-and-nonmigratory-birds.pdf) (Accessed: 6 March 2024).
- Holberton, R.L., Parrish, J.D. and Wingfield, J.C. (1996) 'Modulation of the Adrenocortical Stress Response in Neotropical Migrants during Autumn Migration', *The Auk*, 113(3), pp. 558–564. Available at: <https://doi.org/10.2307/4088976>.
- Hume, I.D. and Biebach, H. (1996) 'Digestive tract function in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*', *Journal of Comparative Physiology B*, 166(6), pp. 388–395. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02336922>.
- Hunt, E.S.E. et al. (2023) 'Ecological and life-history drivers of avian skull evolution', *Evolution*, 77(7), pp. 1720–1729. Available at: <https://doi.org/10.1093/evolut/qpad079>.
- Hussell, D.J.T. and Lambert, A.B. (1980) 'New Estimates of Weight Loss in Birds during Nocturnal Migration', *The Auk*, 97(3), pp. 547–558. Available at: <https://doi.org/10.1093/auk/97.3.547>.

- Jahn, A. and Cueto, V. (2012) 'The potential for comparative research across New World bird migration systems', *Journal of Ornithology*, 153. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0849-8>.
- Jenni, L. et al. (2000) 'Regulation of protein breakdown and adrenocortical response to stress in birds during migratory flight', *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 278(5), pp. R1182–R1189. Available at: <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.5.R1182>.
- Jenni, L. and Jenni-Eiermann, S. (1992) 'Metabolic Patterns of Feeding, Overnight Fasted and Flying Night Migrants during Autumn Migration', *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*, 23(3), pp. 251–259. Available at: <https://doi.org/10.2307/3676646>.
- Jenni, L. and Jenni-Eiermann, S. (1998) 'Fuel Supply and Metabolic Constraints in Migrating Birds', *Journal of Avian Biology*, 29(4), pp. 521–528. Available at: <https://doi.org/10.2307/3677171>.
- Jetz, W., Freckleton, R.P. and McKechnie, A.E. (2008) 'Environment, Migratory Tendency, Phylogeny and Basal Metabolic Rate in Birds', *PLOS ONE*, 3(9), pp. e3261-. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003261>.
- Jetz, W., Sekercioglu, C.H. and Böhning-Gaese, K. (2008) 'The Worldwide Variation in Avian Clutch Size across Species and Space', *PLOS Biology*, 6(12), pp. e303-. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060303>.
- Johnston, D.W. (1966) 'A Review of the Vernal Fat Deposition Picture in Overland Migrant Birds', *Bird-Banding*, 37(3), pp. 172–183. Available at: <https://doi.org/10.2307/4511284>.
- Kaboli, M. et al. (2007) 'Ecomorphology of the wheatears (genus *Oenanthe*)', *Ibis*, 149(4), pp. 792–805. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00714.x>.
- Klaassen, M. (1996) 'Metabolic Constraints on Long-Distance Migration in Birds', *Journal of Experimental Biology*, 199(1), pp. 57–64. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.57>.
- Klaassen, R.H.G. et al. (2008) 'Flexibility in daily travel routines causes regional variation in bird migration speed', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(9), pp. 1427–1432. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0572-x>.

- Kölzsch, A. et al. (2016) 'Towards a new understanding of migration timing: slower spring than autumn migration in geese reflects different decision rules for stopover use and departure', *Oikos*, 125(10), pp. 1496–1507. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/oik.03121>.
- Krause, J.S. et al. (2016) 'Annual Hematocrit Profiles in Two Subspecies of White-Crowned Sparrow: A Migrant and a Resident Comparison', *Physiological and Biochemical Zoology*, 89(1), pp. 51–60. Available at: <https://doi.org/10.1086/684612>.
- Kvist, A. and Lindström, Å. (2001) 'Basal Metabolic Rate in Migratory Waders: Intra-Individual, Intraspecific, Interspecific and Seasonal Variation', *Functional Ecology*, 15(4), pp. 465–473. Available at: <http://www.jstor.org/stable/826667>.
- LaDage, L.D., Roth, T.C. and Pravosudov, V. V (2010) 'Hippocampal neurogenesis is associated with migratory behaviour in adult but not juvenile sparrows (*Zonotrichia leucophrys* ssp.)', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1702), pp. 138–143. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0861>.
- Landys-Ciannelli, M.M., Piersma, T. and Jukema, J. (2003) 'Strategic size changes of internal organs and muscle tissue in the Bar-tailed Godwit during fat storage on a spring stopover site', *Functional Ecology*, 17(2), pp. 151–159. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00715.x>.
- Leisler, B. and Winkler, H. (2003) 'Morphological Consequences of Migration in Passerines', in P. Berthold, E. Gwinner, and E. Sonnenschein (eds) *Avian Migration*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 175–186.
- Liedvogel, M. et al. (2009) 'Phenotypic correlates of Clock gene variation in a wild blue tit population: evidence for a role in seasonal timing of reproduction', *Molecular Ecology*, 18(11), pp. 2444–2456. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04204.x>.
- Liedvogel, M. and Sheldon, B.C. (2010) 'Low variability and absence of phenotypic correlates of Clock gene variation in a great tit *Parus major* population', *Journal of Avian Biology*, 41(5), pp. 543–550. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05055.x>.
- Liknes, E.T. and Swanson, D.L. (1996) 'Seasonal Variation in Cold Tolerance, Basal Metabolic Rate, and Maximal Capacity for Thermogenesis in White-Breasted Nuthatches *Sitta carolinensis* and

- Downy Woodpeckers *Picoides pubescens*, Two Unrelated Arboreal Temperate Residents', *Journal of Avian Biology*, 27(4), pp. 279–288. Available at: <https://doi.org/10.2307/3677259>.
- Lindström, Å. and Klaassen, M. (2003) 'High Basal Metabolic Rates of Shorebirds While in the Arctic: A Circumpolar View', *The Condor*, 105(3), pp. 420–427. Available at: <https://doi.org/10.1093/condor/105.3.420>.
- Louis, L.D., Bowie, R.C.K. and Dudley, R. (2022) 'Wing and leg bone microstructure reflects migratory demands in resident and migrant populations of the Dark-eyed Junco (*Junco hyemalis*)', *Ibis*, 164(1), pp. 132–150. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/ibi.13008>.
- Lugo Ramos, J.S., Delmore, K.E. and Liedvogel, M. (2017) 'Candidate genes for migration do not distinguish migratory and non-migratory birds', *Journal of Comparative Physiology A*, 203(6), pp. 383–397. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1184-6>.
- Lundgren, B.O. (1988) 'Catabolic Enzyme Activities in the Pectoralis Muscle of Migratory and Non-Migratory Goldcrests, Great Tits, and Yellowhammers', *Ornis Scandinavica (Scandinavian Journal of Ornithology)*, 19(3), pp. 190–194. Available at: <https://doi.org/10.2307/3676557>.
- Marti, C. (2016) 'Aristotle and the migrating birds – What he wrote and what he did not', 113, pp. 309–320.
- McFarlan, J.T., Bonen, A. and Guglielmo, C.G. (2009) 'Seasonal upregulation of fatty acid transporters in flight muscles of migratory white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*)', *Journal of Experimental Biology*, 212(18), pp. 2934–2940. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.031682>.
- McNab, B.K. (2009) 'Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR', *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152(1), pp. 22–45. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.08.021>.
- McWilliams, S.R. and Whitman, M. (2013) 'Non-destructive techniques to assess body composition of birds: a review and validation study', *Journal of Ornithology*, 154(3), pp. 597–618. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10336-013-0946-3>.
- Mellone, U. et al. (2015) 'Seasonal differences in migration patterns of a soaring bird in relation to environmental conditions: a multi-scale approach', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(1), pp. 75–82. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1818-4>.



- Mettke-Hofmann, C. and Gwinner, E. (2003) 'Long-term memory for a life on the move', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(10), pp. 5863–5866. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.1037505100>.
- Minias, P. et al. (2013) 'Hemoglobin concentrations in waders vary with their strategies of migration: A comparative analysis', *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 165(1), pp. 7–12. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.02.008>.
- Minias, P. et al. (2014) 'Ecological, Physiological, and Morphological Correlates of Blood Hemoglobin Concentration in a Migratory Shorebird', *Physiological and Biochemical Zoology*, 87(6), pp. 771–781. Available at: <https://doi.org/10.1086/678213>.
- Minias, P. (2015) 'The use of haemoglobin concentrations to assess physiological condition in birds: a review', *Conservation Physiology*, 3(1), p. cov007. Available at: <https://doi.org/10.1093/conphys/cov007>.
- Møller, A.P. (2007) 'Senescence in relation to latitude and migration in birds', *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2), pp. 750–757. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01236.x>.
- Mönkkönen, M. (1992) 'Life history traits of Palaearctic and Nearctic migrant passerines', *Ornis Fennica*, 69(4), pp. 161–172. Available at: <https://ornisfennica.journal.fi/article/view/133352>.
- Mueller, J.C., Pulido, F. and Kempnaers, B. (2011) 'Identification of a gene associated with avian migratory behaviour', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1719), pp. 2848–2856. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2567>.
- Nagy, J., Végvári, Z. and Varga, Z. (2017) 'Life history traits, bio-climate and migratory systems of accipitrid birds of prey (Aves: Accipitriformes)', *Biological Journal of the Linnean Society*, 121, pp. 63–71. Available at: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw021>.
- Newton, I. (2023) *The migration ecology of bird*. 2nd edn. Available at: [https://books.google.cz/books?id=ZH\\_JEAAAQBAJ&printsec=copyright&hl=cs&source=gbs\\_pub\\_info\\_r#v=onepage&q&f=false](https://books.google.cz/books?id=ZH_JEAAAQBAJ&printsec=copyright&hl=cs&source=gbs_pub_info_r#v=onepage&q&f=false) (Accessed: 22 March 2024).

- Nilsson, C., Klaassen, R.H.G. and Alerstam, T. (2013) ‘Differences in Speed and Duration of Bird Migration between Spring and Autumn.’, *The American Naturalist*, 181(6), pp. 837–845. Available at: <https://doi.org/10.1086/670335>.
- O’Connor, R. (1981) ‘Animal\_Migration’, in. Available at: [https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=wCE4AAAAIAAJ&oi=fnd&pg=PA167&dq=comparative+study+clutch+size+migratory+and+residents&ots=8d6ltGJBBv&sig=jKQ5qsUbgEcIw4ZmdTA1GzcieDo&redir\\_esc=y#v=onepage&q&f=false](https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=wCE4AAAAIAAJ&oi=fnd&pg=PA167&dq=comparative+study+clutch+size+migratory+and+residents&ots=8d6ltGJBBv&sig=jKQ5qsUbgEcIw4ZmdTA1GzcieDo&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false) (Accessed: 18 July 2024).
- Ożarowska, A., Zaniewicz, G. and Meissner, W. (2016) ‘Blackcaps *Sylvia atricapilla* on Migration: A Link between Long-Term Population Trends and Migratory Behaviour Revealed by the Changes in Wing Length’, *Acta Ornithologica*, 51(2), pp. 211–219. Available at: <https://doi.org/10.3161/00016454AO2016.51.2.007>.
- P. Bell, C. (2000) ‘Process in the evolution of bird migration and pattern in avian ecogeography’, *Journal of Avian Biology*, 31(2), pp. 258–265. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2000.310218.x>.
- Pérez-Tris, J. and Tellería, J.L. (2002) ‘Migratory and sedentary blackcaps in sympatric non-breeding grounds: implications for the evolution of avian migration’, *Journal of Animal Ecology*, 71(2), pp. 211–224. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00590.x>.
- Phillips, A.G. et al. (2018) ‘Evidence for distinct evolutionary optima in the morphology of migratory and resident birds’, *Journal of Avian Biology*, 49(10), p. e01807. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/jav.01807>.
- Piersma, T. et al. (1996) ‘Variability in Basal Metabolic Rate of a Long-Distance Migrant Shorebird (Red Knot, *Calidris canutus*) Reflects Shifts in Organ Sizes’, *Physiological Zoology*, 69(1), pp. 191–217. Available at: <http://www.jstor.org.ezproxy.is.cuni.cz/stable/30164207>.
- Piersma, T. (1998) ‘Phenotypic Flexibility during Migration: Optimization of Organ Size Contingent on the Risks and Rewards of Fueling and Flight?’, *Journal of Avian Biology*, 29(4), pp. 511–520. Available at: <https://doi.org/10.2307/3677170>.
- Piersma, T. et al. (2005) ‘Is There a “Migratory Syndrome” Common to All Migrant Birds?’, *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1046(1), pp. 282–293. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1196/annals.1343.026>.

- Piersma, T., Everaarts, J.M. and Jukema, J. (1996) 'Build-up of Red Blood Cells in Refuelling Bar-Tailed Godwits in Relation to Individual Migratory Quality', *The Condor*, 98(2), pp. 363–370. Available at: <https://doi.org/10.2307/1369154>.
- Prats, M.-T. et al. (1996) 'Blood Oxygen Transport Properties during Migration to Higher Altitude of Wild Quail, *Coturnix coturnix coturnix*', *Physiological Zoology*, 69(4), pp. 912–929. Available at: <https://doi.org/10.1086/physzool.69.4.30164235>.
- Pravosudov, V. V., Kitaysky, A.S. and Omanska, A. (2006) 'The relationship between migratory behaviour, memory and the hippocampus: an intraspecific comparison', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1601), pp. 2641–2649. Available at: <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3624>.
- Pulido, F. (2007) 'The Genetics and Evolution of Avian Migration', *BioScience*, 57(2), pp. 165–174. Available at: <https://doi.org/10.1641/B570211>.
- Qing-Gang, Q. et al. (2016) 'Interspecific variation of thermoregulation between small migratory and resident passerines in Wenzhou'. Available at: <https://doi.org/10.13918/j.issn.2095-8137.2016.3.167>.
- Ralston, J. et al. (2019) 'Length polymorphisms at two candidate genes explain variation of migratory behaviors in blackpoll warblers (*Setophaga striata*)', *Ecology and Evolution*, 9(15), pp. 8840–8855. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/ece3.5436>.
- Ramenofsky, M., Piersma, T. and Jukema, J. (1995) 'Plasma Corticosterone in Bar-Tailed Godwits at a Major Stop-over Site during Spring Migration', *The Condor*, 97(2), pp. 580–585. Available at: <https://doi.org/10.2307/1369045>.
- Rogers, D.T. and Odum, E.P. (1964) 'Effect of Age, Sex, and Level of Fat Deposition on Major Body Components in Some Wood Warblers', *The Auk*, 81(4), pp. 505–513. Available at: <https://doi.org/10.2307/4082733>.
- Rubolini, D. et al. (2002) 'Ecological barriers shaping fat stores in barn swallows *Hirundo rustica* following the central and western Mediterranean flyways', *Journal of Avian Biology*, 33, pp. 15–22. Available at: <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2002.330104.x>.

- Ruegg, K. et al. (2014) 'A role for migration-linked genes and genomic islands in divergence of a songbird', *Molecular Ecology*, 23(19), pp. 4757–4769. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/mec.12842>.
- Saino, N. et al. (2015) 'Polymorphism at the Clock gene predicts phenology of long-distance migration in birds', *Molecular Ecology*, 24(8), pp. 1758–1773. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/mec.13159>.
- Sangster, G. et al. (2022) 'Phylogenetic definitions for 25 higher-level clade names of birds', *Avian Research*, 13, p. 100027. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.avrs.2022.100027>.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M. and Munck, A.U. (2000) 'How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions\*', *Endocrine Reviews*, 21(1), pp. 55–89. Available at: <https://doi.org/10.1210/edrv.21.1.0389>.
- Schwabl, H., Bairlein, F. and Gwinner, E. (1991) 'Basal and stress-induced corticosterone levels of garden warblers, *Sylvia borin*, during migration', *Journal of Comparative Physiology B*, 161(6), pp. 576–580. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF00260747>.
- Schwilch, R. et al. (2002) 'Protein loss during long-distance migratory flight in passerine birds: adaptation and constraint', *Journal of Experimental Biology*, 205(5), pp. 687–695. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.205.5.687>.
- Singh, N.S. et al. (2015) 'Structural variations and their adaptive significances in the bones of some migratory and resident birds', *The Journal of Basic & Applied Zoology*, 70, pp. 33–40. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jobaz.2015.06.003>.
- Sokolovskis, K. et al. (2023) 'Migration direction in a songbird explained by two loci', *Nature Communications*, 14(1), p. 165. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41467-023-35788-7>.
- Sol, D. et al. (2010) 'Evolutionary Divergence in Brain Size between Migratory and Resident Birds', *PLOS ONE*, 5(3), pp. e9617-. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009617>.
- Soriano-Redondo, A. et al. (2020) 'Migrant birds and mammals live faster than residents', *Nature Communications*, 11(1), p. 5719. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19256-0>.

- Sousa, N.O. de M., Heming, N.M. and Marini, M.Â. (2024) 'Clutch size but not egg size associates with migration distance in South American land birds', *Journal of Ornithology* [Preprint]. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10336-024-02186-9>.
- Swanson, D.L. (1991) 'Seasonal Adjustments in Metabolism and Insulation in the Dark-Eyed Junco', *The Condor*, 93(3), pp. 538–545. Available at: <https://doi.org/10.2307/1368185>.
- Swanson, D.L. (2010) 'Seasonal Metabolic Variation in Birds: Functional and Mechanistic Correlates', in C.F. Thompson (ed.) *Current Ornithology Volume 17*. New York, NY: Springer New York, pp. 75–129. Available at: [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6421-2\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6421-2_3).
- Swanson, D.L. and Olmstead, K.L. (1999) 'Evidence for a Proximate Influence of Winter Temperature on Metabolism in Passerine Birds', *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(5), pp. 566–575. Available at: <https://doi.org/10.1086/316696>.
- Tryjanowski, P. and Yosef, R. (2002) 'Differences Between the Spring and Autumn Migration of the Red-Backed Shrike *Lanius collurio*: Record from the Eilat Stopover (Israel)', *Acta Ornithologica*, 37(2), pp. 85–90. Available at: <https://doi.org/10.3161/068.037.0204>.
- Vágási, C.I. et al. (2016) 'Morphological Adaptations to Migration in Birds', *Evolutionary Biology*, 43(1), pp. 48–59. Available at: <https://doi.org/10.1007/s11692-015-9349-0>.
- Valvo, F., Verde, G. and Lo Valvo, M. (1988) 'Relationships among wing length, wing shape and migration in Blackcap *Sylvia atricapilla* populations', *Ringling & Migration*, 9, pp. 51–54. Available at: <https://doi.org/10.1080/03078698.1988.9673923>.
- Vézina, F. et al. (2006) 'Acclimation to different thermal conditions in a northerly wintering shorebird is driven by body mass-related changes in organ size', *Journal of Experimental Biology*, 209(16), pp. 3141–3154. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.02338>.
- Vincze, O. et al. (2015) 'Brain regions associated with visual cues are important for bird migration', *Biology Letters*, 11(11), p. 20150678. Available at: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0678>.
- Voelker, G. (2001) 'Morphological correlates of migratory distance and flight display in the avian genus *Anthus*', *Biological Journal of the Linnean Society*, 73(4), pp. 425–435. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01371.x>.

Wiersma, P. et al. (2007) 'Tropical birds have slow pace of life', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, pp. 9340–9345. Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.0702212104>.

Winkler, H. and Leisler, B. (1992) 'On the ecomorphology of migrants', *Ibis*, 134(s1), pp. 21–28. Available at: <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb04729.x>.

Winkler, H. and Leisler, B. (2008) 'On the ecomorphology of migrants', *Ibis*, 134, pp. 21–28. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1992.tb04729.x>.

Yap, K.N., Tsai, O.H.-I. and Williams, T.D. (2019) 'Haematological traits co-vary with migratory status, altitude and energy expenditure: a phylogenetic, comparative analysis', *Scientific Reports*, 9(1), p. 6351. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42921-4>.