

Pohlavné rozdiely v rozptylovom správaní vodnára potočného (*Cinclus cinclus*)

Sex differences in dispersal behaviour of the White-throated Dipper (Cinclus cinclus)

Lucia Hrčková¹ a Michal Baláz²

¹ Katedra zoológie, Prírodovedecká fakulta, Univerzita Komenského, Mlynská dolina, Ilkovičova 6, SK-842 15 Bratislava 4; email: hrckova13@gmail.com

² Katedra biológie a ekológie, Pedagogická fakulta, Katolícka Univerzita v Ružomberku, Hrabovská cesta 1, SK-034 01 Ružomberok; email: michal.balaz@ku.sk

Hrčková L. & Baláz M. 2019: Pohlavné rozdiely v rozptylovom správaní vodnára potočného (*Cinclus cinclus*). *Sylvia* 55: 75–86.

Rozptyl je presun jedinca z miesta narodenia na miesto reprodukcie (natálny rozptyl), alebo medzi miestami reprodukcie v rôznych rokoch (hniezdny rozptyl). Počas hniezdných sezón 2009–2018 sme sledovali natálny a hniezdny rozptyl vodnárov potočných (*Cinclus cinclus*) na cca 65 km dlhej sústave prítokov rieky Váh v regióne Liptov (severné Slovensko). Celkovo bolo označených 632 mláďat v búdkach a 73 dospelých hniezdiacich jedincov (39 samcov, 34 samíc). Samce vykazovali vyššiu mieru natálneho rozptylu (v priemere 18,8 km) v porovnaní so samicami (v priemere 4,9 km). Podiel dospelých samcov odchytených späť pri tej istej búdke v nasledujúcich hniezdných sezónach (17,9 %) bol zhruba polovičný oproti samicam (32,3 %). U vtákov je nižšia miera rozptylu samíc oproti samcom pomerne zriedkavá. Predpokladáme, že zotrvávanie samíc vodnárov na rovnakom mieste niekoľko sezón po sebe môže súvisieť s reprodukčnými výhodami, ktoré poskytujú vyvesené hniezdne búdky.

Dispersal is a movement of an individual from its birthplace to a breeding site (natal dispersal) or from a breeding site in one year to a different breeding site in another year (breeding dispersal). Natal and breeding dispersal of the White-throated Dipper (Cinclus cinclus) were studied during the breeding seasons 2009–2018 at the approximately 65 km long tributary system of the Váh river in the Liptov region (northern Slovakia). Altogether 632 nestlings and 73 breeding adults (39 males, 34 females) were ringed within the nest-box system. Males dispersed further from their natal sites (on average 18.8 km) compared with females (on average 4.9 km). The proportion of adult males (17.9%) that occupied the same nest box in one of the following breeding seasons was about half that of females (32.3%). Comparatively lower dispersal of females is relatively rare in birds. We suppose that this may be a result of breeding in nest boxes, which may provide reproductive benefits.

Keywords: *breeding dispersal, natal dispersal, nest box, nest-site fidelity, reproductive success*

ÚVOD

Rozptyľ je pohyb jednotlivca bez určeneho smeru a vzdialenosti z miesta, kde sa narodil (vyliahol), na miesto, kde sa bude reprodukovať. Vo všeobecnosti rozlišujeme rozptyľ mladých jedincov (*natal dispersal*; ďalej len natálny rozptyľ), ktoré opúšťajú teritórium svojich rodičov s hlavným cieľom osídlenia novej lokality a nájdenia partnerky, rozptyľ dospelých jedincov (*breeding dispersal*; ďalej len hniezdny rozptyľ), ktorý znamená zmenu hniezdnej lokality medzi jednotlivými hniezdnymi sezónami, a napokon pohniezdny rozptyľ migrujúcich druhov medzi zimoviskami (*non-breeding/wintering dispersal*; Newton 2008).

Rozhodnutie jedinca, či sa presídli, alebo zostane verný rodnej (filopatRIA) či hniezdnej (fidelita) lokalite, ovplyvňuje množstvo faktorov, pričom výsledok na populačnej úrovni je kompromisom medzi cenou a benefitom takéhoto správania (Greenwood & Harvey 1982, Newton 2008). Za určitých okolností je výhodné zotrvať na rovnakej lokalite, inokedy je zas výhodnejšie ju zmeniť (Greenwood 1980, Newton 2008). Najpodstatnejšie výhody rozptyľu sú zamedzenie inbreedingu (ktorý znižuje životaschopnosť potomstva) a genetickej izolovanosti populácií. Jedinca tiež môžu získať výhody z rozptyľu keď opustia lokalitu s nevyhovujúcimi podmienkami, napríklad keď v danej lokalite dôjde k obmedzeniu zdrojov, alebo sa v nej zvýši populačná hustota (Johnston 1961, Greenwood et al. 1978, Dale 2001, Newton 2008, Itonaga et al. 2011). Naopak vernosť lokalite predstavuje pre jednotlivcov výhodu v podobe efektívnejšieho využívania zdrojov na už známom území, lepšej znalosti o výskyte a správaní predátorov (a úkrytov pred nimi), parazitov či kompetítorov (Shutler & Clark 2003, Fisher & Wiebe 2006, Hoover & Reetz 2006, Molina-Morales

et al. 2012). Okrem toho jednotlivci tiež usporia čas, ktorý by v prípade rozptyľu minuli na hľadanie nových lokalít, môžu si tak dovoliť hniezdiť skôr a zvýšiť tak svoj reprodukčný potenciál (Hegelbach 2013).

V spojitosti s fidelitou môžeme u vtákov pozorovať prípady, kedy sa jedinca opakovane vracajú hniezdiť dokonca do rovnakého hniezda alebo nové hniezdo postavia na rovnakom mieste (*nest-site fidelity*). Častejšie sa s tým stretávame pri dutinových hniezdičoch (napr. hlaholka severská, *Bucephala clangula* - Dow & Fredga 1983; hlaholka malá, *Bucephala albeola* - Gauthier 1990), ale známa je aj vernosť konkrétnemu stromu u druhov hniezdiacich v korunách (napr. strakoš kolesár, *Lanius minor*; Krištín et al. 2006). Fidelita ku konkrétnemu hniezdu je tiež typická pre dravce (Accipitriiformes; Dravecký et al. 2013), niektoré druhy rúrkonoscov (Procellariiformes; Bried et al. 2003) či brodivcov (Ciconiiformes; Cezilly et al. 2000). Rozhodnutie jednotlivcov opakovane využívať rovnaké hniezda môže ovplyvňovať množstvo faktorov, napr. ich predchádzajúci hniezdny úspech (Hepp & Kennamer 1992, Vergara et al. 2006).

Početné publikácie potvrdzujú, že ako u cicavcov, tak aj u vtákov sa jedno z pohlaví rozptyľuje z rodného miesta alebo z miesta prvého rozmnožovania viac než druhé (napr. Greenwood 1980, Greenwood & Harvey 1982, Waser & Jones 1983, Clarke et al. 1997, Newton 2008). Rozdiely v rozptyľnom správaní jednotlivých pohlaví sú úzko spojené s párovacími stratégiami jednotlivých druhov (Greenwood 1980). U vtákov býva väčšia intenzita natálneho a hniezdného rozptyľu zaznamenávaná u samíc, najmä u druhov s monogamným systémom párovania. V takomto systéme samce bojujú o kvalitné teritória

s cieľom prilákania samice do nich. Majú väčšiu tendenciu zotrvať na hniezdnych lokalitách, pretože využívajú výhody z už známeho prostredia, čím sa zvyšujú ich konkurenčné schopnosti pri obrane teritórií. Opustením známej lokality samce riskujú, že nenájdu ďalšie vhodné teritórium. Samice zase získavajú výhody z rozptylu výberom čo najkvalitnejšieho samca s dobrým teritóriom (Liberg & Schantz 1985, Newton 2008). Pri druhoch so sklonom k polygýnii napopak vykazujú väčšiu intenzitu rozptylu samce, aktívne vyhľadávajúce nové partnerské zväzky (Hinde 1956, Bertram & Murray 1967, De Brooke 1979, Liberg & Schantz 1985). Bez ohľadu na párovacie systémy jednotlivých druhov bývajú, najmä u samíc, rozhodujúcim faktorom hniezdného rozptylu ich predchádzajúce hniezdne skúsenosti. Preto fidelitu vykazujú najmä úspešné hniezdiče, pre ktoré známe lokality spĺňajú požiadavky úspešného vyhniezdenia (napr. Haas 1998, Hoover 2003, Middleton et al. 2006).

Vodnáre (čelad' Cinclidae) ako striktné teritoriálne a zväčša sedentárne druhy vykazujú vo všeobecnosti vysokú vernosť ku hniezdnym lokalitám, ako aj ku konkrétnym hniezdam i partnerom. Natálny rozptyl je u nich rozsiahlejší než hniezdny rozptyl (Tyler et al. 1990, Tyler & Ormerod 1994, Wilson 1996, Kunstmüller 2007, Jelínek 2008) a podobne ako pri väčšine spevavcov (Passeriformes; Greenwood 1980) bol u samíc vodnárov zistený väčší rozptyl než u samcov (Tyler et al. 1990, Tyler & Ormerod 1994). Do dnešného dňa neevidujeme štúdie, ktoré by pojednávali o obrátenej intenzite rozptylu medzi jednotlivými pohlaviami u vodnárov potočných (*Cinclus cinclus*), iba štúdiu príbuzného vodnára tmavého (*Cinclus mexicanus*), v ktorej sa práve samice javili ako pohlavie vernejšie hniezdnemu

teritóriu v priebehu jednotlivých hniezdných sezón (Middleton et al. 2006).

Cieľom nášho príspevku je zhodnotiť rozptylové správanie juvenilných a dospelých samcov a samíc vodnárov potočných v rámci siete horských tokov prostredníctvom porovnania vzdialeností presunov mladých samcov a samíc od rodiska na vlastné hniezdisko, ako aj porovnaním podielu dospelých samcov a samíc, ktoré hniezdia na tom istom mieste opakovane počas viacerých sezón.

METODIKA

Výskum bol realizovaný v oblasti dolného Liptova na tokoch Revúca, Lubochnianka, Lupčianka a priľahlých prítokoch v orografických celkoch Veľká Fatra, Nízke Tatry a Liptovská kotlina (okres Ružomberok a Liptovský Mikuláš, severné Slovensko). Dĺžka uvedených riek spolu s ich prítokmi a hlavnou spojnicou (rieka Váh) predstavuje riečnu sieť s dĺžkou cca 170 km. V rámci tejto siete bolo sledovaných zhruba 65 km vodných tokov tretieho a štvrtého rádu s priemernými prietokmi od menej než 1 po 6 m³/s (Balco 1977). Ich charakteristiky sa menili v rámci jednotlivých častí, nakoľko boli sledované od ústia do Váhu, až po ich horné časti v záveroch horských dolín. Nadmorská výška sa tak pohybovala od zhruba 450 po 1 000 m n. m. V území dominuje vápencové podložie s kamenistým až štrkovo-piesčitým dnom. Študovaná oblasť poskytuje skúmanému druhu optimálne podmienky pre výskyt v podobe vhodných miest na hniezdenie a vyhovujúcich trofických charakteristík tokov (Karaska 2002). Priemerná hniezdná denzita vodnára potočného na väčšine sledovaných tokov bola odhadnutá na 0,8 až 1,1 páru/km toku a v rámci celkovej riečnej siete (spolu s nemonitoro-

vanými úsekmi) sa odhaduje hniezdenie 57–124 hniezdiacich párov tohto druhu (Baláž et al. 2015).

Počas hniezdnych sezón (február–jún) 2009–2018 sme pravidelne minimálne trikrát do týždňa kontrolovali hniezdne búbky ($n = 46$) umiestnené prevažne pod mostami, len zriedkavo na stromoch. Búbky mali rozmer základne 22×18 cm a výšku 20 cm; šírka lišty prekrývajúca prednú stranu predstavovala asi tretinu výšky búbky. Priemerná vzdialenosť medzi jednotlivými búdkami bola 1 390 m. Väčšie vzdialenosti medzi búdkami boli najmä v zastavaných častiach obcí. Minimálna vzdialenosť dvoch súbežne obsadených búdok bola 100 m, maximálne boli dve potvrdené teritória vzdialené 6 900 m. Úseky medzi búdkami neboli skúmané, t. j. v našej vzorke chýbajú jedinice hniezdiace prirodzene v brehových nerovnostiach, skalných puklinách či vyčnievajúcich koreňových systémoch (Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, Tyler & Ormerod 1994), ako aj jedinice hniezdiace na menších prítokoch. V rámci sledovaných úsekov riek však predpokladáme, že sme monitorovali prevažnú väčšinu hniezdiacich párov, nakoľko maloplošná hustota sledovaných aktívnych hniezd v búdkach miestami dosahovala od 1,5 až po takmer 2 páry/km toku (Baláž et al. 2015).

Mláďatá v hniezde boli krúžkované väčšinou vo veku 8 až 11 dní. Rodičia boli odchyťovaní do ornitologických nárazových sietí. V čase odchyty rodičov mali mláďatá v hniezde viac ako 12 a menej ako 20 dní. Odchyty rodičov prebiehali v dopoludňajších hodinách a siete neboli natiahnuté v blízkosti hniezd dlhšie ako 3 h (vo väčšine prípadov nie dlhšie ako 1 h), aby nedošlo k zbytočnému vyhľadovaniu mláďat. Odchytené dospelé jedinice a mláďatá v hniezde boli označené hliníkovými

ornitologickými krúžkami a časť z nich (dospelé aj mláďatá) aj odčítacími farebnými krúžkami s alfanumerickým kódom. Kontrolné odchyty a odčítavanie krúžkov s cieľom zistiť prežívanie a presuny jednotlivých vtákov boli v nasledujúcich hniezdnych sezónach vykonávané na rovnakých lokalitách v okolí tých istých hniezdnych búdok a rovnakým spôsobom ako pri prvom odchyte. Odchyťové úsilie nebolo v jednotlivých sezónach ani v jednotlivých častiach tokov konštantné, napr. vplyvom výrazného rozvodnenia väčších riek v jarnom období. Priemerne bolo za celé obdobie odchytených a okružkovaných (kontrolovaných) 33 % aktuálne hniezdiacich dospelých vtákov v sledovaných búdkach (2,5–53 % ročne). Pri odchytených dospelých jedincoch sme určovali pohlavie na základe hniezdnej holiny, prítomnej len pri samiciach, ako aj porovnávaním morfometrických rozdielov beháka, krídla a chvosta medzi pohlaviami, pričom samce sú väčšie ako samice (Hromádka et al. 1998). Pohlavie jedincov krúžkovaných ako mláďatá na hniezde bolo určené až pri opätovnom odchyte v dospelosti.

Dĺžka presunov medzi jednotlivými hniezdnyimi lokalitami bola stanovená z dostupných mapových podkladov Google Earth a LGIS, pričom do úvahy boli brané vzdialenosti reprezentujúce najkratšie spojnice korytom tokov v rámci študovanej riečnej siete, nie najkratšie vzdušné vzdialenosti. Rozdiel v dĺžke presunu od miesta vyliahnutia po miesto hniezdenia medzi samcami a samicami bol testovaný Mann-Whitneyho U testom. Rozdiel v pomere jedincov opakovane hniezdiacich v tom istom hniezde (v rôznych sezónach) a jedincov, ktoré neboli opätovne zaznamenané medzi samcami a samicami, bol testovaný χ^2 testom. Obe štatistic-

ké analýzy boli vykonané v programe Statistica 7 (StatSoft).

VÝSLEDKY

Počas 10 rokov sledovania sme okružkovali celkovo 705 jedincov vodnára potočného, z toho 632 mláďat na hniezdach a 73 dospelých hniezdiacich vtákov. Spätne sa nám v nasledujúcich hniezdných sezónach podarilo odchytiť alebo odčítať 30 jedincov.

Zo 632 mláďat krúžkovaných na hniezdach sa nám v nasledujúcich sezónach podarilo spätne odchytiť 12 jedincov, pri ktorých sme vedeli určiť umiestnenie ich hniezda – z toho päť jedincov bolo spätne odchytených hneď v nasledujúcej sezóne, tri jedince po dvoch rokoch, tri po troch rokoch a jeden jedinec po štyroch rokoch od vyliahnutia. Vo všetkých prípadoch sa jednalo o jediný kontrolný odchyt. Tri jedince krúžkované ako mláďatá zahniezdili v tých istých hniezdach, kde sa vyliahli. Na druhej strane, najväčšia zaznamenaná vzdialenosť medzi miestom vyliahnutia a miestom hniezdenia bola 63 km. Samce sa od rodného hniezda presídlili priemerne o 18,8 km (0–63 km; medián = 7 km, $n = 7$ samcov), samice o 4,9 km (0–17 km; medián = 3 km, $n = 5$ samíc), rozdiel však nebol štatisticky významný ($z = -1,39$; $p = 0,167$).

Zo 73 v dospelosti krúžkovaných vodnárov sme za celé obdobie kontrolovali 18 jedincov (celkovo 22 kontrol), ktoré aspoň raz za sledované obdobie zopakovali hniezdenie v rovnakých búdkach. Z toho bolo 11 samíc (32,3 % z 34 okružkovaných dospelých samíc) a sedem samcov (17,9 % z 39 okružkovaných dospelých samcov). Ani v jednom prípade sme nezaznamenali presun dospelého vodnára k inej nami kontrolovanej búdke. Napriek mierne vyššiemu počtu okružkovaných samcov ako samíc sme

ako hniezdiace v tom istom hniezde zistili takmer dvojnásobne vyšší počet samíc ako samcov, rozdiel napriek tomu nebol štatisticky významný ($\chi^2 = 2,03$; $df = 1$; $p = 0,154$). Väčšina jedincov, ktoré zopakovali hniezdenie v rovnakých búdkach, bola zaznamenaná len počas dvoch sezón. Štyri samice zahniezdili v rovnakých búdkach počas troch sezón – dve v troch po sebe nasledujúcich rokoch (2013–2015, resp. 2016–2018), jedna v rozpätí štyroch rokov (2012, 2014 a 2016) a jedna v rozpätí šiestich rokov (2013, 2016 a 2018).

DISKUSIA

Zistili sme, že menej (aj keď rozdiel nebol štatisticky významný) sa od svojich rodných búdok vzdalovali mladé samice, u ktorých bol zaznamenaný priemerný presun od rodného hniezda 4,9 km v porovnaní s priemerným presunom samcov 18,8 km. Podobne tak dospelé samice mali silnejšiu tendenciu zotrvať vo svojom teritóriu a opakovane hniezdiť v tej istej búdke – podiel samíc verných búdkam (32,3 %) bol výrazne vyšší než podiel verných samcov (17,9 %). Niektoré samice boli na tom istom mieste kontrolované viackrát.

U väčšiny vtáčích druhov (vrátane spevavcov) sa stretávame s tým, že mladé samice sa rozptyľujú na väčšie vzdialenosti než mladé samce (Greenwood 1980, Newton 2008). Známe je to najmä u druhov s tendenciou k monogamii – v tomto systéme predstavujú potenciálne nebezpečenstvo pre rodičov práve mladé samice, pretože im môžu naklásať svoje vajíčka do hniezda. Mladé samce nie sú nútené vzdalovať sa od rodného hniezda tak ďaleko, pretože nie je vysoká pravdepodobnosť, že synovia budú svojim otcom konkurovať o samicu, keďže samec má v takomto systéme párovania lepšiu kontrolu nad jednou samicou,

pri ktorej trávi viac času. Predpokladá sa tiež, že monogamné samice s veľkou pravdepodobnosťou odmietajú párenie s vlastným synom s cieľom vyhnúť sa inbrednej depresii (Liberg & Schantz 1985). Na druhej strane, poznáme aj druhy, u ktorých obe pohlavia vykazujú približne rovnaké vzdialenosti natálneho rozptyľu, prípadne sa od rodného hniezda vzdalujú viac samce než samice. Na menšie vzdialenosti sa mladé samice v porovnaní s mladými samcami rozptyľujú prevažne u druhov s tendenciou k polygýnii a promiskuite. V takomto prípade sú synovia, ktorí ostanú v rodičovskom teritóriu, potenciálni konkurenti v boji o samice v nasledujúcich hniezdných sezónach a jediným spôsobom, akým samec môže získať prioritu v párení so samicami, je vyhnáť ich z teritória (Liberg & Schantz 1985).

Vodnár potočný však medzi polygýnne druhy nepatrí (Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, Tyler & Ormerod 1994, Del Hoyo et al. 2005). Alternatívnym vysvetlením väčšej miery rozptyľu mladých samcov v našej štúdiu by tak mohla byť vysoká hniezdna hustota. Bolo zistené, že práve tento faktor môže zvyšovať teritorialitu dospelých samcov voči juvenilným na konkrétnom území - napr. mladé samce sýkorky veľkej (*Parus major*) sa rozptyľili na väčšie vzdialenosti práve v prípade vysokej populačnej hustoty (Greenwood et al. 1979). Je preto možné, že aj mladé samce vodnárov sú nútené premiestňovať sa z rodných teritórií na omnoho väčšie vzdialenosti z dôvodu vyššej hustoty hniezdiacich párov. Priemerná denzita v nami sledovanej oblasti bola približne 1 pár/km toku a maloplošne aj 1,5-2 páry/km toku (Baláž et al. 2015), pričom bežne na území Slovenska a okolitých krajín dosahuje denzita hniezdiacich vodnárov polovičné, prípadne ešte nižšie hodnoty (Bělka et al. 1991, Cichocki & Mielczarek 1993,

Urban 1993, Kunstmüller 1996, Pavel et al. 2008, Fulín et al. 2018). Predpokladáme, že vysoké denzity na sledovaných tokoch Liptova sú spôsobené jednak úživnosťou prostredia (Karaska 2002), ale aj dostatkom hniezdných možností v podobe búdok.

Podobne ako v prípade natálneho rozptyľu, aj hniezdny rozptyľ býva u spevavcov intenzívnejší u samíc než u samcov (Greenwood & Harvey 1982, Newton 2008) a aj u vodnárov bola v minulosti častejšia fidelita potvrdená práve u samcov (Tyler & Ormerod 1994), prípadne obe pohlavia vykazovali približne podobnú vernosť hniezdisku (Tyler et al. 1990, Kunstmüller 2007). Jedným zo základných rysov vtákov, pri ktorých je rozptyľ z hniezdných lokalít častejší u samíc, je aktívna obrana zdrojov samcami, ktorá má kľúčový význam pre získanie partnerky a výchovu potomkov (Greenwood 1980, Clarke et al. 1997). Samce prejavujú vyššiu fidelitu k hniezdnym lokalitám, pretože ich opustením podstupujú riziko, že ďalšie nenájdu. Takéto riziko nie je u samíc natoľko podstatné, pretože tie môžu vždy získať nové teritórium, ak sa spária so samcom, ktorý už vlastné teritórium má (Greenwood 1980). Odlišná intenzita rozptyľu od tejto základnej schémy je u vtákov skôr zriedkavá (ale vid' napr. Badayev & Faust 1996, Trnka & Trnka 2014). Výnimku tvoria niektoré druhy bahniakov (Charadriiformes), napr. kalužiačik škvrnitý (*Actitis macularius*), alebo lyskonohy (*Phalaropus* spp.), pri ktorých je známa výmena rodičovských rolí, kedy samica aktívne obhajuje teritórium, zatiaľ čo samec sa podieľa na inkubácii znášky a výchove potomstva (Oring & Lank 1982, Colwell et al. 1988). Takisto samice niektorých druhov kačicovitých (Anatidae) sú verné svojim hniezdnym lokalitám či dokonca konkrétnym hniezdnym miestam. Samce v tomto prí-

pade zastávajú funkciu obrany svojej partnerky a nie teritória. Zotrvávanie na rovnakej lokalite predstavuje výhody pre obe pohlavia, ale vzhľadom na to, že samice kačíc trpia počas hniezdenia všeobecne vyššou mortalitou (Sargeant et al. 1984), predstavujú limitujúce pohlavie v populácii a z toho dôvodu je opakované využívanie rovnakých miest na hniezdenie dôsledkom úspešného hniezdenia v predchádzajúcich sezónach (Alison 1975, Rohwer & Anderson 1988, Hepp & Kennamer 1992). Celkovo majú samice početných vtáčích druhov vysokú tendenciu sa premiestňovať na nové lokality najmä po neúspešných hniezdných pokusoch, pričom reagujú na hniezdny neúspech citlivejšie než samce (Richdale 1957, Catchpole 1972, Sedgwick 2004, Winkler et al. 2004, Bulit & Massoni 2011).

Môžeme teda predpokladať, že samice vodnárov v našej štúdiu by mohli byť (podobne ako niektoré druhy kačíc) viazané priamo na konkrétne hniezdo (umiestnenie hniezda) z dôvodu vyšších reprodukčných benefítov, ktoré ponúka. Búdky, inštalované pod mostami nad vodnou hladinou, poskytujú ochranu pred pozemnými predátormi a vodnára, ktoré ich s obľubou obsadzujú, v nich majú až niekoľkonásobne vyššiu úspešnosť hniezdenia (Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, Von Staedtler & Bremsey 1988, Horváth 1993, Tyler & Ormerod 1994, Smiddy et al. 1995, Kunstmüller 2007). Okrem toho hniezdenie v búdkach umožňuje opakované využívanie starých hniezd (s ich prípadnou prestavbou; Shaw 1978, Del Hoyo et al. 2005), čím páry šetria čas, a preto môžu v sezóne hniezdiť skôr a viackrát, čím sa zvyšuje ich reprodukčný potenciál (Balát 1964, Glutz von Blotzheim & Bauer 1985, Tyler & Ormerod 1994, Benda 1997, Hřčková et al. 2014). Z toho dôvodu môžeme predpokladať, že sa-

mice budú v nasledujúcich hniezdných sezónach uprednostňovať tie teritória či hniezdne miesta (búdky), v ktorých hniezdili úspešne. Malá vzorka v našej štúdiu však neumožnila porovnanie miery opätovného využívania búdok medzi úspešnými a neúspešnými hniezdami.

V prípade natálneho aj hniezdného rozptylu je interpretácia našich výsledkov limitovaná malou vzorkou kontrolovaných jedincov. Nami zaznamenaný nízky počet mladých vodnárov, ktoré na sledovaných lokalitách v nasledujúcich sezónach hniezdili (12 jedincov, čo predstavuje necelé 2 % krúžkovaných mláďat), môže byť spôsobený nižším odchytovým úsilím v niektorých sezónach, resp. v niektorých častiach monitorovaných tokov. Rovnako je ale pravdepodobné, že naša skúmaná oblasť mohla byť menšia v porovnaní s disperznými vzdialenosťami niektorých jedincov. Nie je preto vylúčené, že väčšina z okružkovaných mláďat sa usadila mimo nami sledované toky (alebo mimo úseky s prítomnosťou búdok). Takisto mortalita juvenilných jedincov mohla ovplyvniť nízke zastúpenie mláďat v nasledujúcich sezónach v našej skúmanej lokalite. Je potvrdené, že vodnára potočné majú vysokú úspešnosť hniezdenia (publikované údaje 56–80 %; Tyler & Ormerod 1994, Del Hoyo et al. 2005, Hřčková et al. 2014), čo je ovplyvnené predovšetkým ich bezpečne umiestneným (nad rýchlotečúcimi tokmi), ako aj dobre maskovaným hniezdom. Po vyletení z hniezda sa však prvej zimy vplyvom predácie alebo hladovania nedožije ani tretina juvenilov (Tyler & Ormerod 1994, Baláž et al. 2011, Nováková 2016) a ďalšia časť z nich zomrie v priebehu zimy (Loison et al. 2002). Nízke zastúpenie mláďat vodnárov medzi hniezdičmi v nasledujúcich sezónach zaznamenal aj Kunstmüller (2007), ktorý v povodí Jihlavy a Sázavy zistil hniezdenie len 6,5 % mláďat miestnej populácie.

Podobne Moss (1975) a Hewson (1969) späťne odchytili na skúmaných lokalitách v Škótsku menej ako 8 % z okružkovaných mláďat vodnárov. Podobne tak v prípade hniezdneho rozptyľu môžu byť výsledky ovplyvnené absenciou kontrol párov, ktoré hniezdili v nemonitorovaných častiach riek, prípadne sa nám ich nepodarilo odchytiť. Napriek malému počtu späťne kontrolovaných mláďat však nepredpokladáme, že by rozptyľ za hranice monitorovaného územia či mortalita po vyvedení z hniezda a zimy ovplyvňovali pomer pohlaví odchytených jedincov. Podobne môžeme vylúčiť, že by nami zistený rozdiel v miere fidelity dospelých samcov a samíc vodnárov mohol byť ovplyvnený častejším odchyťávaním samíc, pretože počty okružkovaných dospelých samcov a samíc boli relatívne vyrovnané (samcov bolo dokonca označených mierne viac ako samíc). Domnienku, že vernosť hniezdnej lokalite môže byť pozitívne ovplyvnená úspechom hniezdenia, podporuje štúdia na príbuznom vodnárovi tmavom, kde bola, rovnako ako v našom prípade, zistená väčšia fidelity u samíc (Middleton et al. 2006).

Väčší natálny a hniezdny rozptyľ je u monogamných druhov vtákov nezvyklý a vo väčšine doterajších prác nebol zistený ani u vodnára potočného. Predpokladáme, že hniezdenie samíc na tých istých miestach počas nasledujúcich sezón, môže súvisieť s reprodukčnými výhodami, ktoré poskytujú vyvesené hniezdne búdky. Nakoľko sú ale naše zistenia založené len na malej vzorke, môžeme závery z nich plynúce považovať len za indikatívne. Pre lepšie poznanie konkrétnych faktorov ovplyvňujúcich rozptyľové správanie vodnárov je potrebný cielený výskum s väčším množstvom kontrolovaných jedincov, ktorý by umožnil podrobnejšie analýzy.

POĎAKOVANIE

Jaroslavovi Hrčkovi a Kataríne Hrčkovej ďakujeme za ich ochotu pomôcť v teréne. Recenzentom a editorovi ďakujeme za cenné pripomienky, ktoré prispeli k výraznému zlepšeniu textu. Výskum bol čiastočne podporený grantom UK/183/2016.

SUMMARY

Female-biased natal and breeding dispersal occurs in the majority of bird species, while the main explanation is that territorial males gain more from site fidelity than females (Greenwood 1980). We studied sex differences in natal and breeding dispersal in the White-throated Dipper (Cinclus cinclus) – a sedentary monogamous passerine with biparental care of offspring. Males usually perform higher nest-site fidelity than females as their role is to defend the resources important for successful breeding (Tyler et al. 1990, Tyler & Ormerod 1994). A capture-recapture study in a nest-box population of the White-throated Dipper was performed at a montane/submontane river system in northern Slovakia (Váh river tributaries of Revúca, Lubochnianka, and Eupčianka) in the period 2009–2018. Nest boxes ($n = 46$) were situated mostly under bridges, rarely on trees on the river banks. Juvenile Dippers were ringed (metal and plastic rings with alphanumeric code) at the age of 8–11 days. Adult birds were mist-netted and ringed near their nests approximately at the time of ringing of their nestlings. On average 33% of the monitored adult birds were captured (2.5–53% yearly). Sex determination in adults was based on the presence/absence of brood patches; juveniles were sexed during the recapture in further seasons.

Altogether 705 individuals (632 nestlings and 73 adults breeding in nest boxes) of the White-throated Dipper were ringed during the 10-year study. Only 12 out of 632 ringed nestlings were recaptured in further seasons. Three individuals were found breeding in the same nest boxes in which they hatched. Males showed higher natal dispersal than females with the mean dispersal distance of 18.8 km ($n = 7$ males) and 4.9 km ($n = 5$ females), respectively; however, the difference was not significant ($z = -1.39$, $p = 0.167$). Only seven adult males (17.9% of 39 males ringed as adults) but 11 females (32.3% of 34 females ringed as adults) were found to re-use the same nest box during at least two breeding seasons; however, the difference was not significant ($\chi^2 = 2.03$; $df = 1$; $p = 0.154$).

Higher philopatry and fidelity in females are not usual in birds (Greenwood 1980, Newton 2008). Female-biased philopatry occurs mainly in polygynous species where juvenile females are more tolerated by the territorial adult birds (Liberg & Schantz 1985). However, the White-throated Dipper is monogamous (e.g., Glutz von Blotzheim & Bauer 1985), so the alternative explanation of our findings may be that the higher dispersal of males is caused by high population density at the breeding locality (Greenwood et al. 1979). Similarly rare is the female-biased nest-site fidelity indicated by our results – it occurs e.g. in some duck species where females prefer to breed at the same nest site in the case of previous successful breeding (e.g., Hepp & Kennamer 1992).

Although the number of recaptured birds in our study is small and we have no information about Dippers breeding outside the nest boxes and behind the border of our study sites, we suppose that the re-use of the same nest boxes by females can be linked to benefits provided by nest

boxes which increase nest success. This hypothesis corresponds with the results of the study on the American Dipper (*Cinclus mexicanus*), in which females showed higher fidelity than males and the fidelity was positively correlated with the nest success (Middleton et al. 2006).

LITERATÚRA

- Alison R. M. 1975: Breeding biology and behavior of the Oldsquaw (*Clangula hyemalis* L.). *Ornithological Monographs* 18: 1–52.
- Badyaev A. V. & Faust J. D. 1996: Nest site fidelity in female Wild Turkey: Potential causes and reproductive consequences. *Condor* 98: 589–594.
- Balát F. 1964: Breeding biology and population dynamics in the Dipper. *Zoologické listy* 13: 305–320.
- Baláz M., Hrčková L. & Bureš S. 2011: Príspevok k biológii hniezdenia vodnára potočného (*Cinclus cinclus*) vo vybranej oblasti Liptova. In: Kropil R. & Lešo P. (eds): *Aplikovaná ornitológia 2011*. Zborník abstraktov z 23. stredoslovenskej ornitologickej konferencie, Zvolen, 2. 9. 2011. Technická univerzita, Zvolen: 11.
- Baláz M., Hrčková L. & Flajs T. 2015: Odhad maximálnej veľkosti hniezdnej populácie vodnára potočného (*Cinclus cinclus*) vo vybranej časti severného Slovenska. *Tichodroma* 27: 28–38.
- Balco M. 1977: Príspevok k hydrologii povrchových vôd Liptova. *Liptov. Vlastivedný zborník* 4: 11–57.
- Bělka T., Hromádka M. & Šrejbr O. 1991: Hnízdni rozšíření skorce vodního (*Cinclus cinclus* L.) v Orlických horách. *Panurus* 3: 193–198.
- Benda P. 1997: Hnízdění skorce vodního (*Cinclus cinclus aquaticus*) na třech vybraných vodních tocích Chráněné krajinné oblasti Labské pískovce (České Švýcarsko). *Sylvia* 33: 36–43.
- Bertram G. & Murray J. R. 1967: Dispersal in vertebrates. *Ecology* 48: 975–978.
- Bried J., Pontier D. & Jouventin P. 2003: Mate fidelity in monogamous birds: A re-examination of the Procellariiformes. *Animal Behaviour* 65: 235–246.

- Bulit F. & Massoni V. 2011: Apparent survival and return rate of breeders in the southern temperate White-rumped Swallow *Tachycineta leucorrhoa*. *Ibis* 153: 190–194.
- Catchpole C. K. 1972: A comparative study of territory in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge Warbler (*A. schoenobaenus*). *Journal of Zoology* 166: 213–231.
- Cezilly F., Dubois F. & Pagel M. 2000: Is mate fidelity related to site fidelity? A comparative analysis in Ciconiiforms. *Animal Behaviour* 59: 1143–1152.
- Cichocki W. & Mielczarek P. 1993: Rozmieszczenie i liczebność pluszcza *Cinclus cinclus* i pliszki górskiej *Motacilla cinerea* w Tatrzzańskim Parku Narodowym. *Chrońmy Przyrodę Ojczyznę* 49: 54–61.
- Clarke A. L., Saether B. E. & Roskaft E. 1997: Sex biases in avian dispersal: A reappraisal. *Oikos* 79: 429–438.
- Colwell M. A., Reynolds J. D., Gratto C. L., Schamel D. & Tracy D. M. 1988: Phalarope philopatry. In: Ouellet H. (ed.): *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici*. National Museum of Natural Science, Ottawa: 585–593.
- Dale S. 2001: Female-biased dispersal, low female recruitment, unpaired males, and the extinction of small and isolated bird populations. *Oikos* 92: 344–356.
- De Brooke M. L. 1979: Differences in the quality of territories held by Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Journal of Animal Ecology* 48: 21–32.
- Del Hoyo J., Eliot A. & Christie D. A. (eds) 2005: *Handbook of the Birds of the World. Volume 10: Cuckoo-shrikes to Thrushes*. Lynx Editions, Barcelona.
- Dow H. & Fredga S. 1983: Breeding and natal dispersal of the Goldeneye, *Bucephala clangula*. *Journal of Animal Ecology* 52: 681–695.
- Dravecký M., Danko Š., Hrtan E., Kicko J., Maderič B., Mihók J., Balla M., Bělka T. & Karaska D. 2013: Colour ringing programme of the Lesser Spotted Eagle (*Aquila pomarina*) population in Slovakia and its new results in the period 2009–2012. *Slovak Raptor Journal* 7: 17–36.
- Fisher R. J. & Wiebe K. L. 2006: Breeding dispersal of Northern Flickers *Colaptes auratus* in relation to natural nest predation and experimentally increased perception of predation risk. *Ibis* 148: 772–781.
- Fulín M., Revický M. & Greš S. 2018: Vodnár potočný (*Cinclus cinclus* L.) na hornej Toryse. *Vlastivedný zborník Spiš* 9: 367–374.
- Gauthier G. 1990: Philopatry, nest-site fidelity and reproductive performance in Buffleheads. *Auk* 107: 126–132.
- Glutz von Blotzheim U. N. & Bauer K. 1985: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 10/II: Passeriformes (1. Teil) Motacillidae–Prunellidae*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Greenwood P. J. 1980: Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140–1162.
- Greenwood P. J. & Harvey P. H. 1982: The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13: 1–21.
- Greenwood P. J., Harvey P. H. & Perrins C. M. 1978: Inbreeding and dispersal in the Great Tit. *Nature* 271: 52–54.
- Greenwood P. J., Harvey P. H. & Perrins C. M. 1979: The role of dispersal in the Great Tit (*Parus major*): the causes, consequences, and heritability of natal dispersal. *Journal of Animal Ecology* 48: 123–142.
- Haas C. A. 1998: Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: An experimental approach. *Auk* 115: 929–936.
- Hegelbach J. 2013: Temperaturabhängiger Brutbeginn, Pflanzenphänologie und Zweitbrutanteil bei der Wasseramsel *Cinclus cinclus*. *Ornithologische Beobachter* 110: 453–464.
- Hepp G. R. & Kennamer R. A. 1992: Characteristics and consequences of nest-site fidelity in Wood Ducks. *Auk* 109: 812–818.
- Hewson R. 1969: Roosts and roosting habits of the Dipper. *Bird Study* 16: 89–100.
- Hinde R. A. 1956: The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98: 340–369.
- Hoover J. P. 2003: Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the Prothonotary Warbler. *Ecology* 84: 416–430.
- Hoover J. P. & Reetz M. J. 2006: Brood parasitism increases provisioning rate, and reduces offspring recruitment and adult return rates, in a cowbird host. *Oecologia* 149: 165–173.

- Horváth R. 1993: A Vízirigó (*Cinclus cinclus*) Magyarországon. *Aquila* 100: 225–240.
- Hrčková L., Baláž M. & Kocian L. 2014: Biológia hniezdenia vodnára potočného (*Cinclus cinclus*) počas dvoch teplotne odlišných hniezdných sezón. *Tichodroma* 26: 9–15.
- Hromádko M., Horáček J., Chytil J., Pithart K. & Škopek J. 1998: *Průručka k určování našich pěvců. Část 3 (krkavcovití–strnádovití)*. Invence, Litomyšl.
- Itonaga N., Köppen U., Plath M. & Wallschläger D. 2011: Declines in breeding site fidelity in an increasing population of White Storks *Ciconia ciconia*. *Ibis* 153: 636–639.
- Jelínek M. 2007: Skorec vodní. In: Cepák J., Klvaňa P., Škopek J., Schröpfer L., Jelínek M., Hořák D., Formánek J. & Zárybnický J. (eds): *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*. Aventinum, Praha: 360–361.
- Johnston R. F. 1961: Population movements of birds. *Condor* 63: 386–389.
- Karaska D. 2002: Vodnár potočný (*Cinclus cinclus*). In: Danko Š., Darolová A. & Krištín A. (eds): *Rozšírenie vtákov na Slovensku*. Veda, Bratislava: 450–452.
- Krištín A., Hoi H., Valera F. & Hoi C. 2006: Philopatry, dispersal patterns and nest-site reuse in Lesser Grey Shrikes (*Lanius minor*). *Biodiversity and Conservation* 16: 987–995.
- Kunstmüller I. 1996: Hnízdění rozšíření skorce vodního (*Cinclus cinclus*) na horním toku řeky Jihlavy. *Ptáci kolem nás* 3: 9–13.
- Kunstmüller I. 2007: Stáří, původ a soudržnost hnízdních párů skorce vodního (*Cinclus cinclus aquaticus*). *Sylvia* 43: 67–87.
- Liberg O. & von Schantz T. 1985: Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals: The Oedipus hypothesis. *American Naturalist* 126: 129–135.
- Loison A., Sæther B.-E., Jerstad K. & Røstad O. W. 2002: Disentangling the sources of variation in the survival of the European Dipper. *Journal of Applied Statistics* 29: 289–304.
- Middleton H. A., Morrissey C. A. & Green D. J. 2006: Breeding territory fidelity in partial migrant, the American Dipper *Cinclus mexicanus*. *Journal of Avian Biology* 37: 169–178.
- Molina-Morales M., Martínez J. G., Martín-Gálvez D. & Avilés J. M. 2012: Factors affecting natal and breeding Magpie dispersal in a population parasitized by the Great Spotted Cuckoo. *Animal Behaviour* 83: 671–680.
- Moss D. 1975: Movements and sexing of roosting Dippers. *Edinburgh Ringing Group Report* 3: 8–1.
- Newton I. 2008: *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press, London.
- Nováková D. 2016: *Rozptyl a prežívání vyvedených mláďat vodnára potočného*. Diplomová práce. Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci.
- Oring L. W. & Lank D. B. 1982: Sexual selection, arrival times, philopatry and site fidelity in the polyandrous Spotted Sandpiper. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 185–191.
- Pavel V., Bělka T., Dubová Z. & Havlíčková K. 2008: Rozšíření a hnízdění skorce vodního (*Cinclus cinclus*) na Králickém Sněžníku. *Panurus* 17: 3–14.
- Richdale L. E. 1957: *A Population Study of Penguins*. Oxford University Press, Oxford.
- Rohwer F. C. & Anderson M. G. 1988: Female-biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. *Current Ornithology* 5: 187–221.
- Sargeant A. B., Allen S. H. & Eberhardt R. T. 1984: *Red Fox Predation on Breeding Ducks in Midcontinent North America*. Wildlife Monographs no. 89. The Wildlife Society, Bethesda.
- Sedgwick J. A. 2004: Site fidelity, territory fidelity, and natal philopatry in Willow Flycatcher (*Empidonax traillii*). *Auk* 121: 1103–1121.
- Shaw G. 1978: The Breeding Biology of the Dipper. *Bird Study* 25: 149–160.
- Shutler D. & Clark R. G. 2003: Causes and consequences of Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) dispersal in Saskatchewan. *Auk* 120: 619–631.
- Smiddy P., O' Halloran J., O' Mahony B. & Taylor A. J. 1995: The breeding biology of the Dipper *Cinclus cinclus* in south-west Ireland. *Bird Study* 42: 76–81.
- Trnka A. & Trnka M. 2014: K miere návratnosti a vernosti hniezdnemu teritóriu u trsteniarika škriekavého (*Acrocephalus arundinaceus*)

- dinaceus*) na juhozápadnom Slovensku. *Tichodroma* 26: 63–66.
- Tyler S. J. & Ormerod S. J. 1994: *The Dippers*. T & AD Poyser, London.
- Tyler S. J., Ormerod S. J. & Lewis J. M. S. 1990: The post-natal and breeding dispersal of Welsh Dippers *Cinclus cinclus*. *Bird Study* 37: 18–22.
- Urban P. 1993: Poznámky k hniezdeniu vodnára obyčajného (*Cinclus cinclus* L.) na niektorých vodných tokoch Slovenska. *Tichodroma* 5: 49–54.
- Vergara P., Aguirre I. J., Fargallo J. A. & Dávila J. A. 2006: Nest-site fidelity and breeding success in White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis* 148: 672–677.
- Von Staedtler K. & Bremshey K. 1988: Bestandsentwicklung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) durch Nisthilfen im Raum Schwerte/Ruhr. *Egretta* 31: 38–41.
- Waser P. M. & Jones W. T. 1983: Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology* 58: 355–390.
- Winkler D. W., Wrege P. H., Allen P. E., Kast T. L., Senesac P., Wasson M. F., Llambías P. E., Ferretti V. & Sullivan P. J. 2004: Breeding dispersal and philopatry in the Tree Swallow. *Condor* 106: 768–776.
- Wilson J. D. 1996: The breeding biology and population history of the Dipper *Cinclus cinclus* on a Scottish river system. *Bird Study* 43: 108–118.
- Došlo 26. listopadu 2018, prijato 23. května 2019.
Received 26 November 2018, accepted 23 May 2019.