

Univerzita Karlova  
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie



Adam Stoklasa

Využití rychlosti růstu a kvality peří při studiu biologie ptačích populací a jejich ochraně

The use of feather growth rate and quality in the study of bird biology, ecology, and  
population conservation

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: prof. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha, 2025

Prohlášení:

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

V Praze, 29.04.2025

Podpis:

Adam Stoklasa

## Abstrakt

Peří ptáků představuje cenný zdroj informací pro studium ptačích populací. Kromě tradičně sledovaných parametrů, jako je hmotnost nebo délka pera, lze na peří analyzovat i růstové proužky a výskyt kazových proužků. Růstové proužky umožňují určit rychlost růstu peří, která odráží výživu jedince a spíše dlouhodobou kondici ptáka. Tuto rychlost však ovlivňuje celá řada dalších faktorů – jak na úrovni jednotlivců v rámci druhu (stres, pohlaví, věk aj.), tak mezi různými druhy (životní strategie aj.). Kazové proužky naopak představují krátkodobý záznam o stresových událostech v životě ptáka. Vznikají v důsledku intenzivního stresu a oslabují strukturu pera, což zvyšuje pravděpodobnost jeho zlomení. Tato bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky o rychlosti růstu a kvalitě peří se zaměřením na kazové proužky a na faktory, které je ovlivňují.

Klíčová slova: Kazové proužky, Rychlost růstu peří, Růstové proužky, Keratin, Latituda, Evoluce životních strategií, Výživa, Sexuální selekce, Ocasní pera, Prsní pera

## Abstract

Bird feathers are a valuable source of information for the study of bird populations. In addition to the traditionally monitored parameters such as feather weight or length, feathers can also be analyzed for growth bands and the occurrence of fault bars. Growth bands allow determining the feather growth rate, which reflects the nutrition of an individual and rather the long-term condition of the bird. However, this speed is influenced by a number of other factors - both at the level of individuals within a species (stress, sex, age, etc.) and between different species (life strategies, etc.). On the other hand, fault bars represent a short-term record of stressful events in a bird's life. They arise as a result of intense stress and weaken the structure of the pen, which increases the likelihood of its breakage. This bachelor's thesis summarizes the current knowledge on feather growth rate and quality of the feathers with focus on fault bars and on the factors that influence them.

Key words: Fault bars; Feather growth rates; Growth bars; Keratin; Latitude; Life history evolution; Nutrition; Sexual selection; Tail feathers; Wing feathers

## Obsah

1.	Úvod .....	1
2.	Biologie růstu peří .....	2
2.1	Struktura peří .....	2
3.	Růstové proužky .....	2
4.	Metodologie analýzy růstových proužků .....	3
5.	Faktory ovlivňující růst peří .....	4
5.1	Vnitrodruhová variabilita v růstu peří .....	4
5.2	Mezidruhová a mezipopulační variabilita v růstu peří .....	6
6.	Kvalita peří stanovená pomocí kazových proužků .....	9
6.1	Vznik kazových proužků .....	10
6.2	Faktory ovlivňující vznik kazových proužků .....	11
6.2.1	Alokační hypotéza .....	12
7.	Aplikace ptilochronologie .....	13
7.1	Migrace .....	13
7.2	Reprodukce .....	15
7.2.1	Péče o potomstvo .....	15
7.2.2	Kvalita samců .....	17
7.3	Odraz kvality biotopu v peří .....	18
8.	Závěr .....	20
9.	Seznam literatury .....	22



# 1. Úvod

Peří je pro ptáky nezastupitelnou výbavou ve všech aspektech života. Zajišťuje ptákům schopnost létat, díky čemuž mohou obratně lovit (Rosen *et al.*, 1999) a krmit svá mláďata, ulétnout predátorovi nebo migrovat na dlouhé vzdálenosti (Battley *et al.*, 2012). Mimo to jim také poskytuje izolaci od vody (Rijke, 1967), může nést důležité sexuální znaky (Höglund *et al.*, 1990) nebo kryptické zbarvení k obraně před predátorem (Merilaita a Lind, 2005).

Peří, jakožto inertní struktura, dlouhodobě zachovává a ukládá informace o fyziologii ptáků (Bortolotti *et al.*, 2009). Mezi tyto informace patří například koncentrace hormonů (Bortolotti *et al.*, 2008), koncentrace těžkých kovů a dalších prvků (Picone *et al.*, 2019) a izotopy různých prvků (Hobson a Kardynal, 2023). V neposlední řadě lze pozorovat rychlost růstu peří pomocí měření růstových proužků a zkoumat kazové proužky jako ukazatele kvality peří. Právě na tyto dva faktory se zaměřím ve své bakalářské práci.

Rychlostí růstu peří se zabývá ptilochronologie (Grubb, 1989). Ptilochronologie získává informace o rychlosti růstu pera měřením růstových proužků, které jsou na letkách ptáků (Riddle, 1907). Je možné se tak dozvědět o míře výživy jedince v době, kdy mu peří dorůstalo nebo změřit, jak dlouho jedinec pelichal a získat další užitečné informace o kondici jedince v době růstu pera (Grubb, 1989). Peří funguje jako trvale uložený seznam informací o daném jedinci, který se dá číst zpětně, a lze tak analyzovat i staré vzorky z muzeí (Clarkson, 2011; Terrill, 2018). Se starými pery se může zacházet jako s novými, a je tak možné srovnat stav populací žijící dnes s populacemi z minulosti (Carlson, 1998).

Dalším parametrem peří, kterému bude v rámci práce věnována pozornost, jsou kazové proužky (z angl. „fault bars“). Kazové proužky jsou místa abnormální regenerace peří, která vznikají během růstu peří ve stresových podmínkách (Riddle, 1908). Pera s kazovými proužky jsou náchylnější k dalšímu poškození a zlomení zvláště ve chvíli vyšší zátěže na pero, což má zásadní negativní vliv na kvalitu pera a letové či únikové schopnosti jedince (Navarro a González-Solís, 2007; Eggers a Low, 2014). Je proto možné sledovat adaptace ptáků na zmírnění efektů kazových proužků (Serrano a Jovani, 2005) či zkoumat příčiny stresu, které mají na ptáky největší vliv.

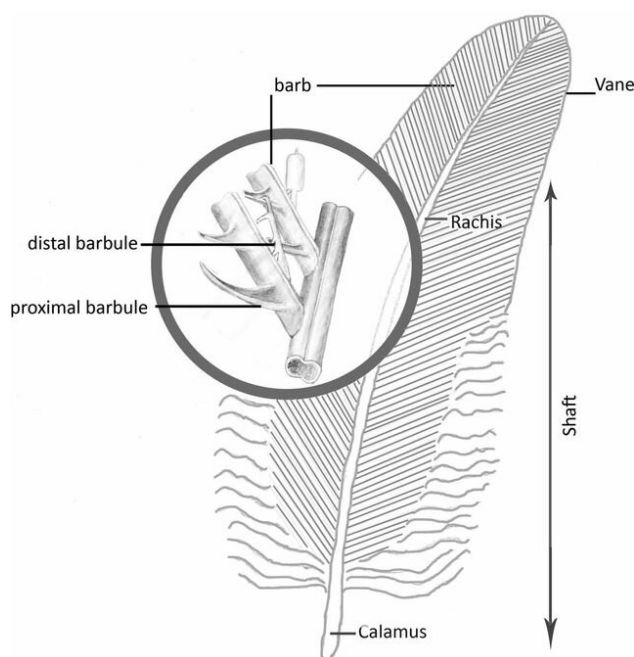
Základním a hojně citovaným stavebním kamenem moderní ptilochronologie je práce Thomase C. Grubba Jr. (Grubb, 2006). Cílem této bakalářské práce je navázat na výše zmiňovanou publikaci, podat přehled o faktorech ovlivňující vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitu v růstu peří, shrnout a popsat nejnovější poznatky týkající se ptilochronologie a jejím využití při studiu biologie, ekologie a ochraně ptačích populací. Práce by tak měla

reflektovat posun učiněný na poli ptilochronologie za posledních 20 let. Mimo ptilochronologii by práce měla podat ucelený přehled o biologii kazových proužků a jejich využití při studiu ekologie ptačích populací.

## 2. Biologie růstu peří

### 2.1 Struktura peří

Peří je inertní keratinózní struktura, která, ač na začátku svého vzniku nesloužila k letu (Prum, 1999), umožnila ptákům létat. Skládá se z brka, ostnu, duté osy uprostřed a větví, které tvoří pružné výběžky z ostnu. Ty jsou spojeny háčky – barbulemi, díky kterým jsou jednotlivé větve přilehlé k sobě a tvoří tak prapor (*vexillum*), celistvou plochu pera (Obrázek 1; Riedler *et al.*, 2014).



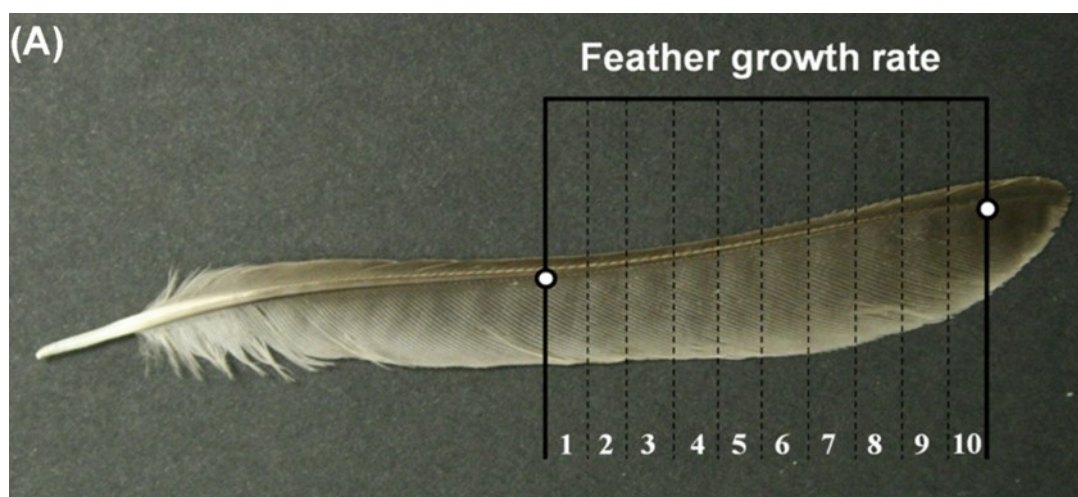
Obrázek 1 – Anatomie pera. Brk (*calamus*), ostn (*rachis*), větev (*barb*)  
(Riedler *et al.*, 2014)

## 3. Růstové proužky

Při růstu peří vznikají na peru několik milimetrů dlouhé růstové proužky, které odrážejí denní přírůstek pera (Riddle, 1907; Wood, 1950). Jeden růstový proužek vzniká zhruba 24 hodin (Obrázek 2; De La Hera *et al.*, 2022) a skládá se z tmavé části, která vzniká během dne, a

světlé části, která vzniká v noci (Riddle, 1908; Michener, 1938; Brodin, 1993; Jovani et al., 2011). Právě díky takovému dennímu záznamu je možno zpětně datovat denní přírůstek peří a využívat jej ke studiu fyziologie ptáků.

Rozdílné optické vlastnosti zabudovaného pigmentu, způsobené vystavení peří (jedince) světelnému záření (dne, resp. noci), byly považovány jako hlavní příčinou vzniku proužků (Grubb, 2006). Novější experimentální studie ale vyvrátila vliv světelného záření na tvorbu tmavých a světlých proužků (Jovani et al., 2011). Potvrdila tak starší hypotézu, že za střídáním tmavých a světlých proužků stojí patrně především změna krevního tlaku ptáků během spánku a bdění, tedy během dne a noci. Díky tomu se k růstovému folikulu dostává rozdílné množství živin a vznikají tak rozdílně ztmavené proužky (Riddle, 1907, 1908).



Obrázek 2 – Zobrazení 10denního záznamu růstu peří pomocí růstových proužků (De La Hera et al., 2022).

#### 4. Metodologie analýzy růstových proužků

Vzorky žijících ptáků se získávají vyškubnutím jedné z krajních letek jedince. Při opakovaných odběrech je nezbytné odebírat pero ze stejného folikulu, aby se vyřadila možnost zkreslených výsledků způsobených rozdílnou kvalitou folikulů (Grubb, 2006). Pokud jsou viditelné, mohou být růstové proužky změřeny bez dalších zobrazovacích technik. Jinak lze využít rozdílných optických vlastností světlých a tmavých proužků a prosvícením se pokusit je zviditelnit (Wood, 1950; Clarkson, 2011) nebo využít gelového dokumentačního systému (Shawkey et al., 2003; Mora-Rubio et al., 2024). Mimo to, pokud ptáky nakrmíme zrním s radioaktivní aminokyselinou, která se podílí na stavbě peří, je možné

stopovat výskyt této aminokyseliny v peru, a určit tak délku růstových proužků, aniž bychom je samotné měřili (Brodin, 1993).

K měření délky růstových proužků se nejčastěji používá počítačový software ImageJ (Catfolis *et al.*, 2023; Mora-Rubio *et al.*, 2024) nebo se růstové proužky měří ručně pomocí posuvných měřítek (Horák *et al.*, 2022). Drtivá většina studií vyhodnocuje délku růstových proužků změřením letky (nebo její části) a dělí její délku počtem růstových proužků, které se vyskytují v měřené oblasti letky (Grubb, 1989; Saino *et al.*, 2012; Mora-Rubio *et al.*, 2024). Méně častým způsobem je měření jednotlivých růstových proužků na individuální bázi a práce s jejich průměrem (Møller, 1994). Při každém měření by měly být brány v potaz i zkušenosti měřitele a jeho postup (Frasz *et al.*, 2014).

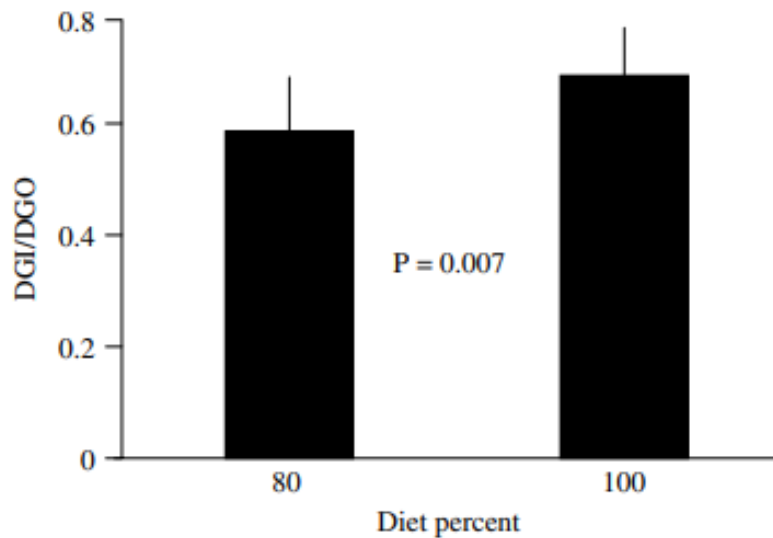
Ke zpracování dat se někdy využívají tzv. velmi úzké proužky (z angl. „very narrow bars“). Místo počítání průměru délek růstových proužků se hledají tyto velmi úzké proužky a počítá se pravděpodobnost jejich výskytu (Catfolis *et al.*, 2023). Čím větší je jejich výskyt, tím v horších podmínkách daný jedinec byl.

## 5. Faktory ovlivňující růst peří

### 5.1 Vnitrodruhová variabilita v růstu peří

Za vnitrodruhovou variabilitu v růstu peří je zejména zodpovědná výživa, dále dědičnost znaku, věk, pohlaví jedince a s tím související sociální interakce, patogeny, hormony a stres. Jak již bylo zmíněno v úvodu, peří je pro ptáky důležitou součástí v jejich životech a pokud se poničí, snižuje se efektivita jejich letu a klesá kondice jedince. Lze z toho odvodit, že selekce musela upřednostnit v evoluci ty jedince a druhy, kteří maximalizovali výdej energie do obnovy a růstu ztraceného peří, aby jejich kondice byla co nejvyšší (Grubb, 2006). Z toho je odvozeno, že rychlost růstu peří reflektuje množství výživy.

Experimentálních výsledky potvrzují vliv výživy na rychlost růstu peří. Při úbytku dostupné potravy se rychlost růstu peří skutečně zpomaluje a nejvyšší je při konzumaci ad libitum (Obrázek 3; Grubb, 1991). Tento vztah je podložený dále výsledky prací, které našly vztah mezi rychlostí růstu peří a dalšími fyziologickými faktory jedince. Mezi takové důkazy patří pozitivní vztah mezi celkovou váhou a rychlostí růstu peří jedince (Catfolis *et al.*, 2023) Je tak možné považovat rychlost růstu peří za přímý odraz výživy.



Obrázek 3 – Poměr denního růstu indukovaného (DGI) a původního (DGO) peří jedinců chovaných v zajetí krmených buď 80 % nebo 100 % ad libitum. Data z (Grubb, 1991), graf z (Grubb, 2006)

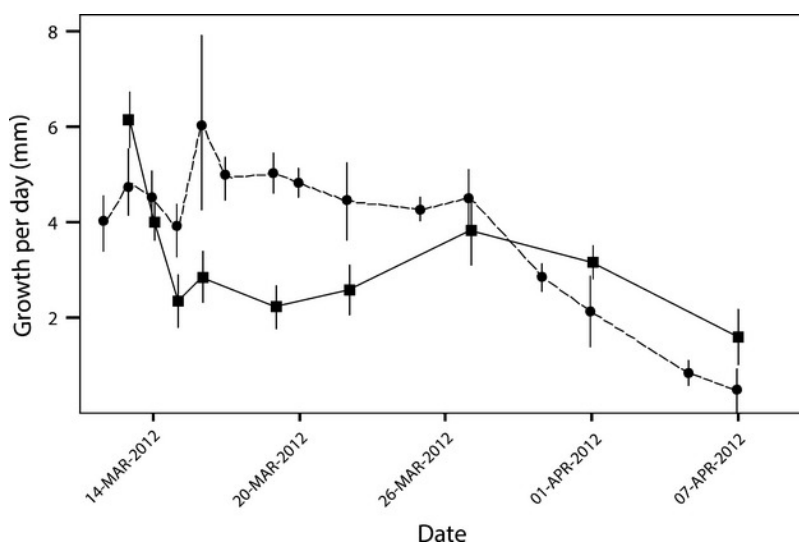
Variabilita v růstu peří mezi jedinci naznačuje genetickou dědičnost, ale nevylučuje vliv prostředí. Dědičnost širších nebo užších růstových proužků, tedy pomalejšího nebo rychlejšího růstu peří, se do jisté míry ( $h^2 = 0.10 \pm 0.05$ ) prokázala u sojky zlověstné (*Perisoreus infaustus*) (Gienapp a Merilä, 2010). I u dalších druhů je potvrzen genetický základ rychlosti růstu peří (Ma *et al.*, 2023), a k tomu i hmotnosti per (De La Hera *et al.*, 2022). Nicméně studie zdůrazňují, že dědičnost šířek růstových proužků je částečná a hlavním faktorem ovlivňující šířku růstových proužků zůstávají enviromentální podmínky.

Hybateli rychlosti růstu peří jsou i pohlaví a věk jedince a s tím i související jeho celková velikost a sociální dominance (Saino *et al.*, 2013; Grubb *et al.*, 1991), kdy dominantnější jedinci jsou schopni více využívat zdroje i na úkor ostatních. Může se tak například stát, že i ve stejném biotopu mají samci a samice velice odlišnou rychlost růstu peří (Schaefer *et al.*, 2005). Mimo to, mezi samicemi a samci stejného druhu bylo pozorováno odlišné načasování migrace i pelichání, díky čemuž se setkávají s odlišnými okolními podmínkami (Rubolini *et al.*, 2002).

Infekce parazity nebo jinými působiteli nemocí mají jednoznačně negativní vliv na kondici svých hostitelů. Jinak tomu není i u ptáků a je důležité to zmínit, protože se u různých infekcí potvrdilo zpomalení růstu rychlosti peří a snížení kvality peří. Mezi takové negativní faktory patří infekce ektoparazity z čeledí *Menoponidae* a *Hippoboscidae* nebo infekce krevními parazity, způsobující malárii, z rodů *Plasmodium* a *Haemoproteus* (Saino *et al.*, 2012; Coon *et al.*, 2016). Jedincům nakaženým dvěma krevními parazity naráz roste peří

pomaleji, než jedincům s jedním parazitem (Marzal *et al.*, 2013a) a snižuje se jejich reprodukční úspěch (Marzal *et al.*, 2013b)

Z dostupných výzkumů vyplývá, že na růst peří mají vliv hormony a stres. Kortikosteron neboli stresový hormon, je glukokortikoidní hormon, který se u ptáků vyplavuje ve stresových podmínkách (Jenni-Eiermann *et al.*, 2015). Experimentálně se dokázalo, že zvýšená hladina kortikosteronu prudce zpomaluje rychlost růstu peří a snižuje jeho kvalitu (Adámová *et al.*, 2019; Obrázek 4; Jenni-Eiermann *et al.*, 2015). Další hormony, které sice mají jinou roli v celkové fyziologii ptáků, ale také působí na růst peří, jsou pohlavní hormony testosteron a estrogeny. Nicméně výsledky působení pohlavních hormonů, především testosteronu, se mezi studiemi liší. Buď nemění šířku růstových proužků a místo toho zmenšují počet dnů, kdy peří roste, čímž způsobují celkové zkrácení pera (White a Kennedy, 1992), nebo podobně jako kortikosteron způsobují zpomalení rychlosti růstu pera (De Ridder *et al.*, 2002; Day *et al.*, 2006). Během období reprodukce, kdy jsou koncentrace pohlavních hormonů zvýšené (Bhavna *et al.*, 2010), je tak potřeba brát v potaz omezení růstu peří dospělých jedinců vlivem pohlavních hormonů.



Obrázek 4 – Srovnání rychlosti růstu peří ptáků s přidáním kortikosteronem (nepřerušovaná linka, čtverce) a bez kortikosteronu (přerušovaná linka, kolečka) (Jenni-Eiermann *et al.*, 2015).

## 5.2 Mezidruhová a mezipopulační variabilita v růstu peří

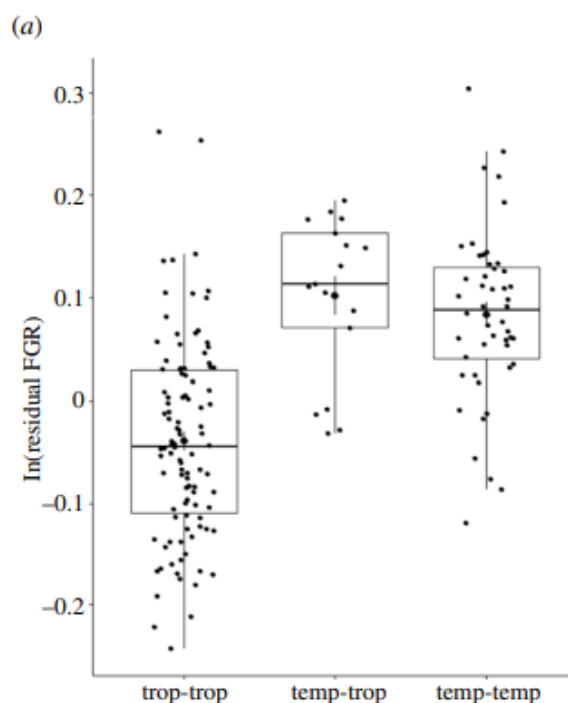
Za mezidruhovou variabilitu v růstu peří jsou zodpovědné rozdílné podmínky v areálech výskytu jednotlivých druhů a s tím související různé životní strategie ptáků, které se projevují

při jejich pelichání, migraci a reprodukci. Jsou případy, kdy populace v rámci jednoho druhu volí taktéž rozdílné životní strategie, čímž vytváří i vnitrodruhovou variabilitu. Komparačních studií, které popisují mezidruhovou variabilitu v růstu peří, je ve srovnání se studií popisující vnitrodruhovou variabilitu v růstu peří sice málo, ale přesto nějaké jsou. Každopádně jde o vhodnou oblast pro další studium

Pokud se areály výskytu populací jednoho druhu liší mezi sebou v nadmořské výšce, liší se i rychlost růstu peří těchto populací. Populace žijící ve vyšší nadmořské výšce, kde jsou větší sezónní rozdíly v klimatu, mají rychleji rostoucí peří oproti těm z nižší nadmořské výšky a pelichají kratší dobu (Hernández-Téllez *et al.*, 2021, 2024). Tito jedinci se setkávají s kratší dobou klimatického optima pro pelichání a rozmnožování, přičemž fakt, že kromě rychlejšího růstu peří se u nich potvrdila i zkrácená doba pelichání a minimální rozdíl v hmotnosti peří ukazuje, že jde o adaptaci na horské podmínky, a nejen odraz menšího množství dostupné potravy. Nadmořská výška by měla hrát roli i v mezidruhové variabilitě, nicméně chybí studie potvrzující tuto hypotézu.

Nejmarkantnější rozdíly v růstu peří lze najít mezi tropickými druhy a druhy ptáků z mírného pásma (temperátní). Tropické druhy ve srovnání s temperátními druhy jsou charakteristické pomalým tempem života (z angl. „pace of life”) (Wiersma *et al.*, 2007). Kromě delší délky života jsou pro ně typické menší snůšky vajec, pomalejší rychlost růstu mláďat a pomalejší rychlost růstu peří (Obrázek 5; Horák *et al.*, 2022). V tomto vztahu s rychlostí růstu peří je ovšem zásadní, kde se druhy rozmnožují. Druhy hnízdící i pelichající v temperátních podmínkách mají podobně rychle rostoucí peří jako druhy, které také hnízdí v temperátu, ale pelichají v tropech (např. vlaštovka obecná). Razantní pokles v rychlosti růstu peří nastává u druhů, které se v tropech rozmnožují a i pelichají (Horák *et al.*, 2022). S rostoucí zeměpisnou šířkou roste rychlost peří i mezi populacemi jednoho druhu. Jde tedy o faktor i mezipopulační variability, pokud areál druhu zasahuje do různých zeměpisných šířek (Terrill, 2018).

V tropických podmínkách neprobíhá stejná sezonalita jako v mírném podnebném pásmu. U temperátních druhů bylo pozorováno zpomalení rychlosti růstu peří během zimních a podzimních měsíců (Grubb *et al.*, 1991). Nebyl ale prokázán přímý vliv nízkých teplot a větru na rychlost růstu peří (Zuberbier a Grubb, 1992), tudíž příčinou je pokles dostupné potravy. Je tedy nutné pracovat i s ročním obdobím v lokalitě, ve které studie probíhá, a nelze srovnávat růstové proužky z různých ročních období.



Obrázek 5 – Míra rychlosti růstu peří ptáků. Druhy (1 bod v grafu = 1 druh) jsou rozděleny do tří skupin podle místa rozmnožování a pelichání. První slovo v popisu značí místo rozmnožování, následující slovo je místo pelichání. trop = tropické podmínky, temp = podmínky mírného pásma (Horák *et al.*, 2022)

Ptáci se během svého ročního životního cyklu musí zpravidla vypořádat s pelicháním, reprodukcí a případně i migrací. Pelichání je energeticky extrémně náročný proces (Murphy a King, 1992), během kterého ptáci obměňují veškeré své peří, které může představovat víc jak jednu čtvrtinu jejich proteinové hmotnosti (Murphy a King, 1984). Malí ptáci (do 1 kg) takto činní každoročně, velcí ptáci dokončují pelichání během dvou až tří let. Většina ptačích druhů se proto pelichání snaží absolvovat mimo období reprodukce a migrace (Jenni a Winkler, 1994).

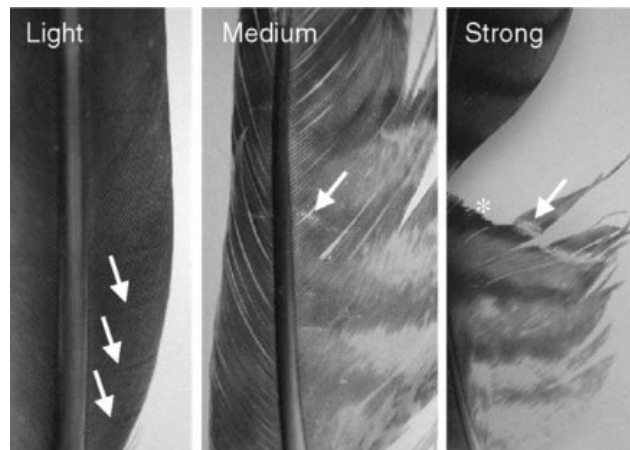
Ovšem i migrace sama o sobě je zdrojem mezidruhové variability v rychlosti růstu peří. Migrující druhy ptáků čelí totiž jako ostatní ptáci kompromisu mezi kvalitou a rychlostí růstu peří, což znamená, že jim může peří růst rychle a nekvalitní nebo pomalu a kvalitní (Møller a Nielsen, 2018; Jenni a Winkler, 1994). Dálkoví migranti jsou ale pod větším časovým tlakem, aby zvládli pelichání rychleji. Potřebují totiž opustit stanoviště včas, než se klima změní na nepříznivé a k tomu se snaží doletět jako první do lepších teritorií, čímž získávají selekční výhodu v oblasti hnízdění (Saino *et al.*, 2013). Protože vyšší rychlost růstu peří znamená kratší dobu trvání pelichání napříč druhy (De La Hera *et al.*, 2011), tak není

překvapivé, že migrující ptáci mají kvůli úspoře času rychleji rostoucí peří (Horák *et al.*, 2022). Dle jiné studie si ptáci ale délku přepeření zkracují zejména větším počtem per rostoucích naráz, nicméně i tak s jistou variabilitou v rychlosti růstu peří (Rohwer a Rohwer, 2013). Nejde tedy jen o rychlost růstu peří, ale i o intenzitu přepeřování. I v rámci jednoho druhu je možné se vzácně setkat s populacemi které se mezi sebou liší v tom, jestli migrují či ne. Příkladem může být pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*). (De La Hera *et al.*, 2009). U tohoto druhu bylo zjištěno, že migrující ptáci vykazují vyšší rychlost růstu peří ale jeho nižší kvalitu oproti nemigrujícím. Což je v souladu i s mezidruhovým srovnáním (viz Obrázek 5)

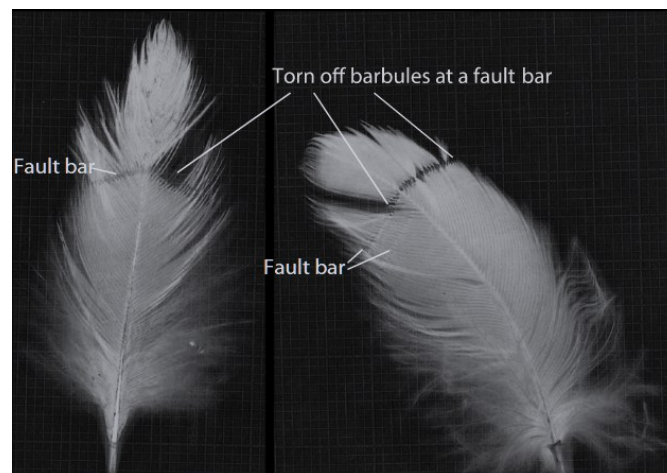
Během období, kdy se ptáci starají o svá mláďata, musí rodiče svůj příjem energie dělit mezi sebe a mláďata. Podle množství investovaného času do inkubace a krmení mláďat, tedy i podle velikosti snůšky, zpravidla platí, že během této doby klesá investice energie do údržby rodičů a zpomaluje se růst peří (White *et al.*, 1991). V závislosti na životním tempu druhu se liší velikost snůšky i míra investice do potomstva, což může být dalším zdrojem mezidruhové variability v růstu peří. Například u tropických druhů se stává, že se překrývá doba, kdy pelichají s péčí o mláďata, což způsobuje výrazný pokles v rychlosti růstu i kvalitě peří oproti těm, kteří se během pelichání nestarali o mláďata (Echeverry-Galvis a Hau, 2012, 2013).

## 6. Kvalita peří stanovená pomocí kazových proužků

Pojmem kazový proužek jsou označovány úzké proužky orientované kolmo k ostnu pera, kde během růstu došlo ke snížené distribuci keratinu oslabující tak pero (Riddle, 1908; Murphy *et al.*, 1989). S různou mírou pravděpodobnosti zvyšují kazové proužky šance na zlomení pera a zhoršení letových schopností ptáka. Bývají tak rozdělovány podle velikosti a závažnosti na lehké, kde chybí jen pár barbulí, střední do 1 mm a silné, které mají přes 1 mm a už často způsobují zlomy (Jovani a Diaz-Real, 2012; Obrázek 6; Sarasola a Jovani, 2006). Nejzmiňovanějším efektem kazových proužků jsou chybějící barbule (Obrázek 7; Boonekamp *et al.*, 2017) (Murphy *et al.*, 1989).



Obrázek 6 – Rozdělení kazových proužků na lehké (*light*), střední (*medium*) a silné (*strong*) (Sarasola a Jovani, 2006)



Obrázek 7 – Kazové proužky (*fault bars*) s rozpojenými barbulemi (Boonekamp *et al.*, 2017)

## 6.1 Vznik kazových proužků

Už od začátku, kdy byly kazové proužky popsány, se předpokládalo, že příčinou jejich vzniku je stres. Moderní studie, která zjistila souvislost mezi výskytem stresového hormonu ptáků – kortikosteronu – a kazových proužků, tento předpoklad potvrdila (Bortolotti *et al.*, 2009). Z čeho ale mají ptáci stres, který jim ničí peří?

Mezi první hypotézy patřila podvýživa (Riddle, 1908; Michener, 1938). Tu ovšem pozdější studie vyvrátily a místo toho prosadily jako hlavní příčinu akutní psychický stres. Ukázalo se totiž, že odchycení jedinci měli kazové proužky ze dne odchyty, tedy když byli ve velkém stresu (Murphy a King, 1982; Murphy *et al.*, 1989). Podobně by se mohl projevovat stres z pokusu o predaci. Důležité je, že kazové proužky odráží akutní krátkodobé

podmínky, respektive spíše konkrétní chvíle, zatímco růstové proužky ukazují dlouhodobý záznam.

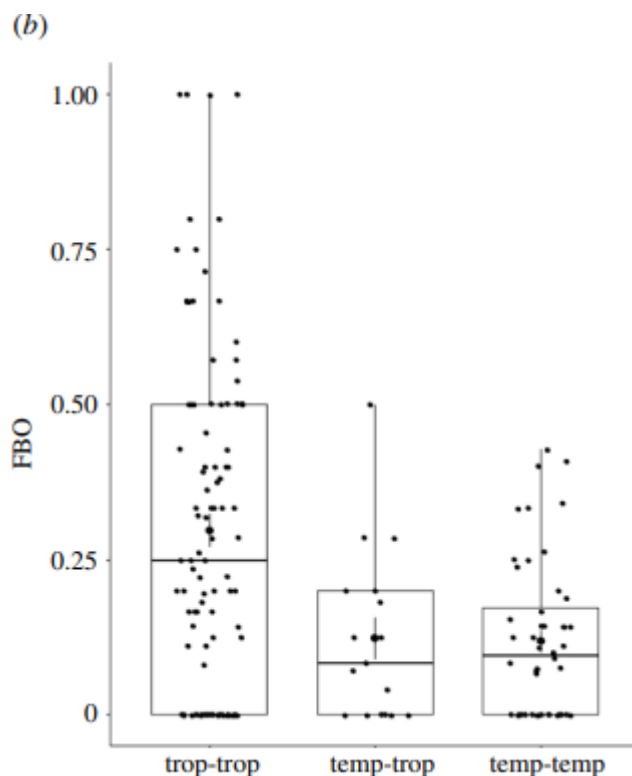
## 6.2 Faktory ovlivňující vznik kazových proužků

Kazové proužky vznikají následkem intenzivního stresu, který se ale svojí příčinou může mezi jedinci i druhy lišit. Dle asi nejobsáhlejšího přehledu (Jovani a Rohwer, 2017) je obsahem studií zkoumající vlivy na výskyt kazových proužků 5 témat: kondice, věk, nemoci, kortikosteron a kvalita biotopu. Vyšší výskyt kazových proužků je spojen s horší kondicí. A to ať kondice byla měřená jako tělesná kondice, reprodukční úspěch nebo pravděpodobnost přežití do dalšího roku, vyšší počet kazových proužků odpovídá vždy horší kondici. Dále jsou kazové proužky častější u jedinců s dalšími defekty na peří. Je tedy možné, že kazové proužky ukazují nižší kvalitu jedinců. U mladších jedinců jsou kazové proužky častější než u starších. Během růstu mláďat dochází k exponenciálnímu poklesu tvorby kazových proužků, což souvisí s tím, jak se s věkem zvyšuje jejich šance na přežití – mladší a méně odolní jedinci jsou náchylnější k tvorbě kazových proužků při stresu. Dopad na vyšší frekvenci výskytu kazových proužků mají klasičtí ektoparazité ptáků, ale i bakteriální infekce jako je například *Campylobacter*.

Některé studie ukazují, že vyšší hladiny kortikosteronu zpomalují růst peří a zhoršují jeho kvalitu, což by mohlo přispívat ke vzniku kazových proužků, zejména při velkém stresu nebo nepravidelném přísunu potravy. Jiné studie ale naznačují, že kortikosteron může podporovat lepší získávání potravy a tím zlepšovat růst peří. Celkově je kortikosteron považován za možného původce tvorby kazových proužků, ale k úplnému pochopení tohoto vztahu je potřeba další výzkum.

Poslední faktor, o kterém se přehled zmiňuje, je kvalita biotopů. Dle experimentů bylo zjištěno, že jedinci umístění do klecí bez vegetačního krytu měli více kazových proužků, pravděpodobně kvůli zvýšenému psychologickému stresu z vnímaného rizika predace. Podobné výsledky přinesly i observační studie, kde více kazových nacházeli u ptáků žijících v regenerujících se lesích, ve fragmentovaných krajinách nebo v oblastech s nižším pokrytím vegetací. Tyto nálezy naznačují, že psychologické faktory, jako je stres z nedostatku úkrytu, hrají významnější roli než samotná dostupnost potravy. Na mezidruhové úrovni se ukazuje, že více kazových proužků je mezi tropickými druhy (Obrázek 8; Horák *et al.*, 2022). K objasnění tohoto trendu je zapotřebí dalšího výzkumu. Autoři ale diskutují, že může jít o

větší konkurenci mezi druhy nebo jedinci v tropech, větší tlak predace nebo o větší infekci parazity.



Obrázek 8 – Míra výskytu kazových proužků na peří ptáků. Druhy (1 bod v grafu = 1 druh) jsou rozděleny do tří skupin podle místa rozmnožování a pelichání. První slovo v popisu značí místo rozmnožování, následující slovo je místo pelichání. trop = tropické podmínky, temp = podmínky mírného pásma (Horák et al., 2022)

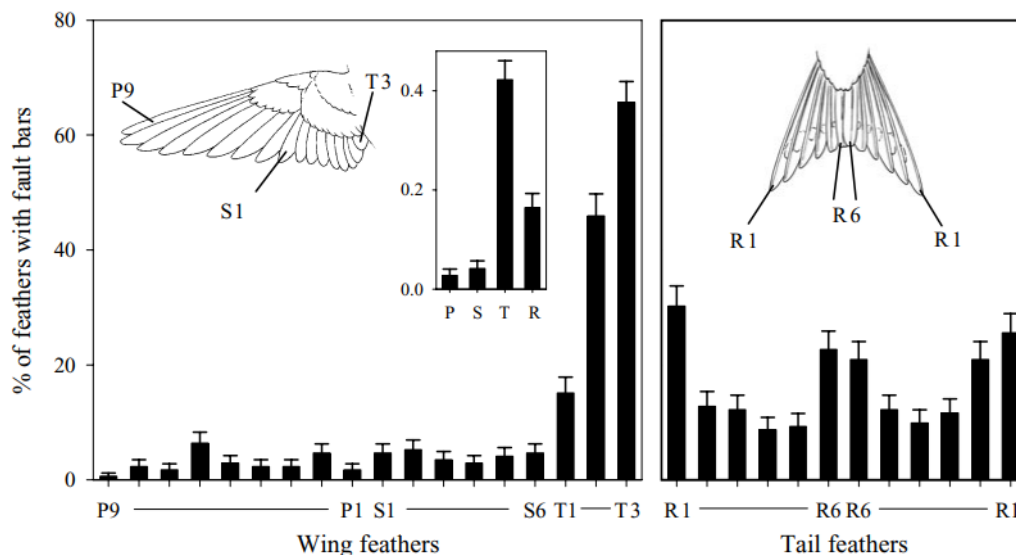
### 6.2.1 Alokační hypotéza

Poničená nebo dokonce zlomená pera značně snižují letové schopnosti ptáků (Navarro and González-Solís, 2007). Jedinci se zvýšeným počtem kazových proužků tedy častěji vykazují horší letové schopnosti, což se může projevit zvýšenou mortalitou, například z důvodu predace (Eggers a Low, 2014). Může se snižovat i jejich reprodukční úspěch (Mauck a Grubb, 1995), nicméně tyto studie zkoumají vliv zhoršených letových schopností na kondici jedince. Studie potvrzující přímý vztah mezi zvýšeným výskytem kazových proužků a sníženým reprodukčním úspěchem zatím nebyla publikována.

Pokud jsou kazové proužky tak důležitým negativním faktorem, dává smysl, aby vznikl mechanismus, který by jejich závažnost minimalizoval. Tímto mechanismem se zdá být nepravidelné rozložení růstových proužků, které vysvětluje alokační hypotéza (Jovani a Blas, 2004). Důležitější pera pro let, jako jsou krajní ruční letky, vykazují menší množství

kazových proužků než ostatní pera (Obrázek 9; Serrano a Jovani, 2005; Boonekamp *et al.*, 2017). Důležité letky jsou tak chráněné před negativními efekty kazových proužků.

Dalším faktem, který naznačuje, že je tato hypotéza pravdivá, je náhodný a vyšší výskyt kazových proužků u nelétavých ptáků, pro které nejsou kazové proužky tak fatální (Duerden, 1909).



Obrázek 9 – Průměrná procenta četnosti ručních a ocasních per, na kterých se vyskytují kazové proužky (Serrano a Jovani, 2005)

## 7. Aplikace ptilochronologie

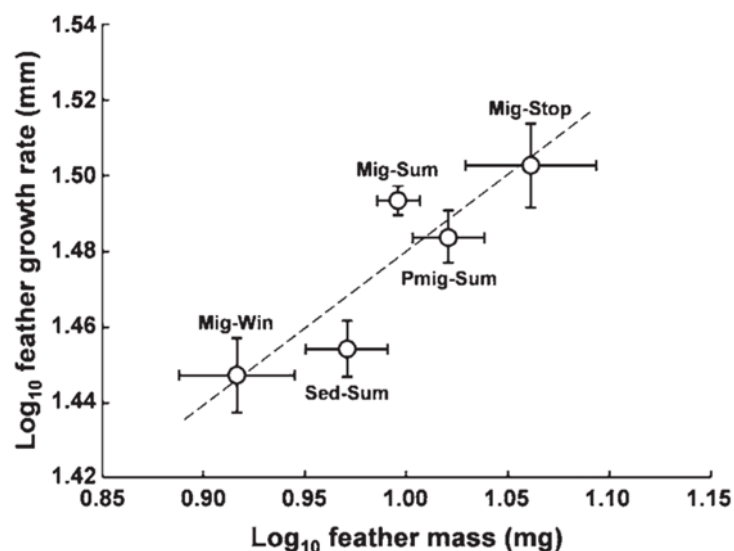
### 7.1 Migrace

Sezónní migrace je velice rozšířený fenomén, a to nejen u ptáků, ale i u dalších skupin živočichů. Jde o přesun jednotlivců k ostatním jedincům a přesun populací za příznivějšími klimatickými podmínkami, bohatšími zdroji potravy nebo i za lepšími možnostmi úkrytu (Dingle and Drake, 2007). Měření rychlosti růstu peří pomocí růstových proužků přispívá ke studiu ekologie migrujících ptáků jako další indikátor jejich kondice. Spolehlivost ptilochronologie byla testována ve vztazích s dalšími faktory indukující kondici jedince před nebo po migraci jako jsou tělesná kondice, množství bílých krvinek (Ruhs *et al.*, 2019) nebo hmotnost prsního svalu (Saino *et al.*, 2013). Dále se u jedinců s pomaleji rostoucím peřím prokázala menší pravděpodobnost přežití cest do stanoviště (Brown *et al.*, 2002). Velmi často se totiž následky aktuální zátěže (například nedostatek potravy) projeví u jedince až v pozdější době (například menší velikost snůšky) (Saino *et al.*, 2012). Jde o tzv. „carry-over“

efekty, kterým je věnováno více pozornosti v kapitole „Péče o potomstvo“. Díky takové spolehlivosti a neinvazivnímu charakteru, na rozdíl třeba od krevních testů, se zkoumání peří stává důležitým nástrojem při studiu ptáků (Grubb, 1989; Ruhs *et al.*, 2019).

Jak už bylo zmíněno, ptilochronologie je retrospektivní metoda a lze se tak podívat na záznam ze dnů, kdy ptáci pelichali, aniž bychom v té době museli být na stejném místě. Migrace je pro spoustu druhů ptáků vyčerpávajícím obdobím, kvůli kterému musí volit rozdílné strategie kdy a jak rychle mohou pelichat a obnovit své peří (Barta *et al.*, 2008). 18,5 % druhů ptáků je řazeno mezi migranty (Rolland *et al.*, 2014), pro které je pelichání ještě větší výzvou než pro ostatní ptáky (viz Meziidruhová variabilita v růstu peří). Lze datovat, jak dlouho pelichali a porovnat, jaká strategie pelichání se zdá být nejlepší. Pro migrující druhy ptáků je totiž typické, že se mezi sebou liší v načasování pelichání. Většina ptáků migrujících na dlouhé vzdálenosti pelichají v zimních měsících, zatímco ptáci migrující na kratší vzdálenosti pelichají v letních měsících anebo volí další odlišné strategie (Barta *et al.*, 2008).

Tou nejlepší strategií ve vybrané skupině 98 druhů nearktických pěvců je zastávka na pelichání během migrace v oblasti mexických monsunů, tedy na severozápadě Mexika. Ptáci s touto strategií měli nejrychleji rostoucí a nejtěžší peří ze všech skupin (Obrázek 10; De La Hera *et al.*, 2012). Autoři diskutují, že ptáci čerpají z výhod regionu bohatého na zdroje, které jsou během pelichání důležité. Fakt, že jedinci pelichající v severnějších regionech mají nejpomaleji rostoucí a méně kvalitní peří, tuto teorii potvrzuje (De La Hera *et al.*, 2012). Nicméně novější studie ukázala, že na kvalitu a rychlost růstu peří má spíš vliv lokalita hnízdiště než místa, kde pták přepeřuje (Horák *et al.*, 2022). Zůstává tedy otázkou, proč je strategie migrace se zastávkou na pelichání nejlepší. K úplnému porozumění podmínkám při migraci v souvislosti s přepeřováním je zapotřebí víc dat z meziidruhových studií a z více geografických oblastí (De La Hera *et al.*, 2012; Horák *et al.*, 2022).



Obrázek 10 – variace skupin pěvců v hmotnosti a rychlosti růstu peří dle životních strategií pelichání a migrace: stálé druhy pelichající v létě (Sed-Sum), částečně migrující druhy pelichající v létě (Pmig-Sum), kompletně migrující druhy pelichající v létě (Mig-Sum), kompletně migrující druhy se zastávkou na pelichání během migrace (Mig-Stop) a kompletně migrující druhy pelichající v zimě (De La Hera *et al.*, 2012)

## 7.2 Reprodukce

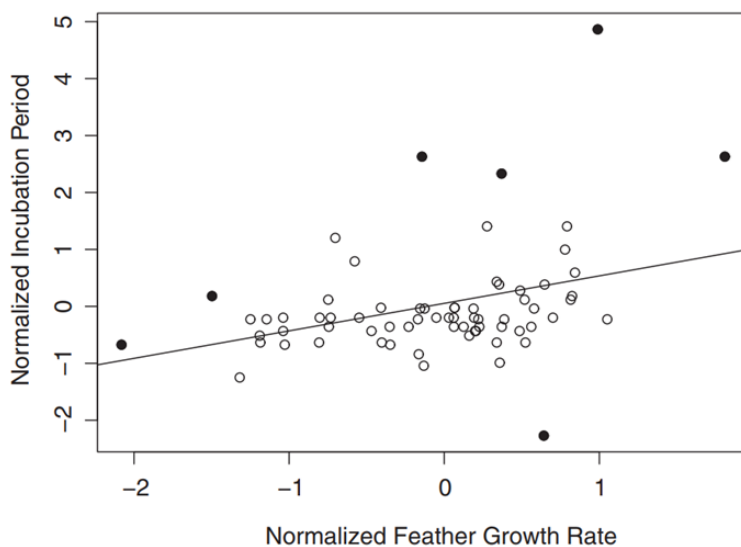
### 7.2.1 Péče o potomstvo

Napříč skupinami organismů je s většími výdaji energie spojeno i rozmnožování (Bell, 1980). U ptáků jsou s takovými výdaji spojeny tři fáze: produkce vajec, inkubace vajec a krmení mláďat. (Monaghan a Nager, 1997). Tato zátěž se pochopitelně projevuje mimo jiné i na jejich peří. V souvislosti s reprodukcí je důležité zmínit hypotézu o tzv. „carry-over“ efektech. Podle ní jsou podmínky v jedné životní fázi odpovědné za kondici i v nadcházejících fázích (Harrison *et al.*, 2011). To například znamená, že pokud má pták větší snůšku než obvykle, která představuje sice více potomků ale i více námahy při krmení, bude moci zahájit pelichání a následně i migrovat později (Siikamaki *et al.*, 1994). To, že vynaložil více energie má za následek zpoždění v další fázi životního cyklu a znevýhodnění oproti ostatním, přestože měl jedinec výhodu ve formě větší snůšky. Nebo naopak, pokud je jedinec úspěšný na zimovišti ve shánění potravy, podepíše se jeho dobrá kondice na větším reprodukčním úspěchu (Saino *et al.*, 2012). Právě tato hypotéza je aktuálně častým tématem prací zkoumající peří. S informacemi z peří lze předvídat jakým způsobem bude tzv. „carry-over“ efekt mít vliv. Do jaké míry bude mít reprodukce vliv na pozdější fáze životního cyklu

ptáka se odvíjí i od délky života druhu. Krátce žijící druhy investují do péče o potomstvo co nejvíce, zatímco dlouhověké druhy svoji energii více rozdělují mezi jednotlivé snůšky a věnují větší část energie do sebe (Tinbergen a Williams, 2002, citováno v Elliott *et al.*, 2024). To se potvrzuje i u studií pracujících s peřím.

U krátkověkého druhu, jako je vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*), bylo prokázáno, že samice sedící na vejcích měly užší růstové proužky než ostatní samice a hnízdícím samcům i samicím narostlo během inkubace vajec výrazně kratší pero, než bylo jejich původní, které jim bylo vyškubnuto. Významné je, že u samic šířka růstových proužků i délka pera negativně korespondovala s velikostí snůšky, zejména u nadprůměrně velkých snůšek a pokud bylo pero vyškubnuto ihned po zahájení inkubace vajec (Saino *et al.*, 2014).

Opačná situace nastává u dlouhověkých druhů, jako je třeba buřňáček dlouhokřídlý (*Oceanodroma leucorhoa*). Nejenže se na rychlosti růstu peří u tohoto druhu neprojevuje pokles v příjmu energie rodičů během péče o mláďata, ale dokonce rodičům s rychleji rostoucím peřím se naopak prodlužuje délka inkubace vajec (Obrázek 11; Elliott *et al.*, 2021). Takové prodloužení inkubace může způsobit, že se mláďata nevylíhnou vůbec (Boersma a Wheelwright, 1979). Navíc z experimentálně doložených dat se ukázalo, že při navýšení výdajů energie rodičů (zkrácením křídel) se úbytek energie neprojevuje na zpomalení rychlosti růstu jejich peří, ale projevuje se ve zpomalení rychlosti růstu mláďat (Mauck a Grubb, 1995).

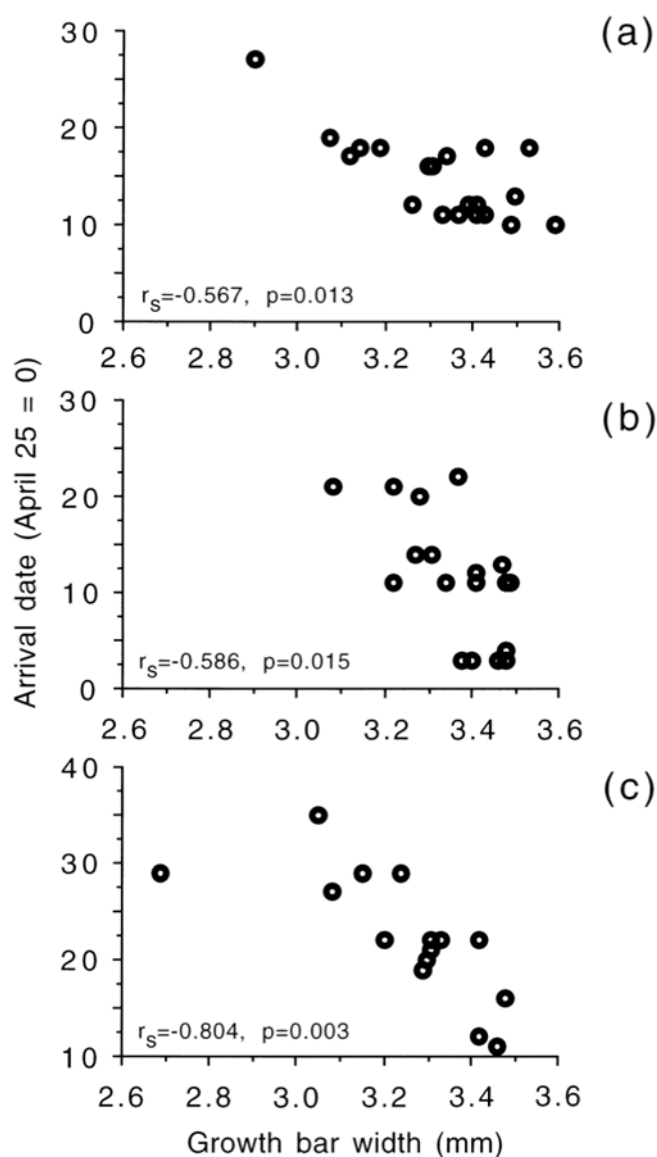


Obrázek 11 – Závislost mezi rychlostí růstu peří a délkou inkubace vajec. Černé tečky značí extrémní hodnoty mimo standardní odchylku, které ale dle autorů jsou biologicky významné (Elliott *et al.*, 2021)

### 7.2.2 Kvalita samců

Využití peří v souvislosti s reprodukcí lze uplatnit i jako indikátor genetické kvality samců. Jsou sledovány faktory, které odráží kondici samce. Kondice je s kvalitou propojena, protože vypovídá o jeho šancích na přežití (Kempnaers *et al.*, 1992), zdravotním stavu nebo sociální dominanci (Pryke *et al.*, 2001). Znaky kvality odrážející kondici jedince zvyšují šance samců k reprodukci během pohlavního výběru samic (Hill, 1990).

Tradičně je na peří v souvislosti s kvalitou samců studována velikost ornamentů (Møller, 1989) nebo zbarvení a světlost peří (Dias *et al.*, 2016, Hamilton a Zuk, 1982). Méně tradičním ukazatelem kvality samců ale může být i samotná rychlost růstu peří. Výhoda této metody se projevuje hlavně u druhů bez pohlavního dimorfismu, kdy je těžké určit kvalitu jednotlivců z jiných neinvazivních metod. Jak už bylo zmíněno v kapitole o migraci, migrující samci se snaží dorazit na stanoviště dříve než ostatní, ale jsou omezeni časem, který musí nejprve investovat do růstu peří. Ukázalo se, že u cvrčilky japonské (*Locustella pleskei*) samci i samice dokončující migraci jako první mají širší růstové proužky než ostatní jedinci (Obrázek 12; Takaki *et al.*, 2001). A nejen to, mezi samci se širšími růstovými proužky je více jedinců, kteří přežili do dalšího roku. Z takových výsledků lze vyvodit, že šířka růstových proužků může odrážet i jak je samec schopný si udržet dlouhodobě dobrou kondici, tedy jak je kvalitní (Takaki *et al.*, 2001).



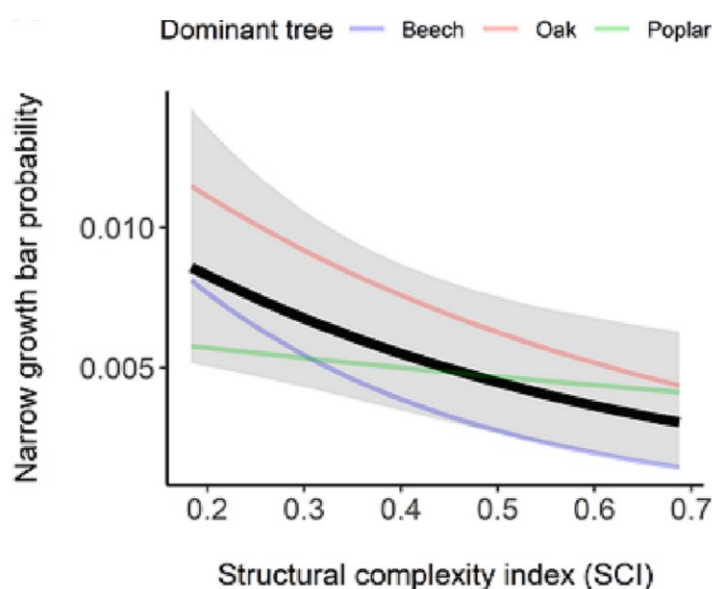
Obrázek 12 – Vztahy mezi šířkou růstových proužků a datem návratu z migrace cvrčilky japonské (*Locustella pleskei*). (a) samci v 1997, (b) samci v 1998, (c) samice v 1998 (Takaki *et al.*, 2001)

### 7.3 Odraz kvality biotopu v peří

Využívání půdy k hospodářským účelům znečišťuje a fragmentuje biotopy a ničí populace organismů napříč světem. Zasažené biotopy tvoří dlouhý seznam, na kterém jsou mimo jiné i lesy, které lidé buďto zcela kácí a vypalují nebo mění na jednodruhové (Foley *et al.*, 2005). V heterogenních biotopech je velký počet druhů různých skupin živočichů (Fauteux *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2019), včetně ptáků (Basile *et al.*, 2021). Komplexní lesy udržují vysokou biodiverzitu a jsou schopny lépe odolávat klimatickým extrémům spojenými s probíhajícími klimatickými změnami (Seidl *et al.*, 2017). S omezeným prostorem, který zabírají lidé, je

důležité znát způsob, jakým rozlišit, který typ lesa (i dalších biotopů) je nejprospěšnější a mít dostupnou metodu, kterou takové stanovisko lze dokázat.

Studium peří je spolehlivou cestou, kterou je možné hodnotit kvalitu biotopu a říct tak, kde se ptákům nejvíce daří. Délka růstových proužků totiž odpovídá míře komplexity biotopu, čímž se prokazuje vztah mezi nutričním stavem ptáků a komplexitou stanoviště. V méně komplexních lesích je vyšší pravděpodobnost, že jedinec bude mít užší růstové proužky (Obrázek 13; Catfolis *et al.*, 2023). K tomu navíc lze na peří ukázat i vztah ke druhům stromů, které mají dominantní roli ve změnách nutričního stavu jedinců (Catfolis *et al.*, 2023).



Obrázek 13 – Vztah mezi indexem strukturní komplexity (SCI) lesů podle dominantního druhu strom a pravděpodobností výskytu velmi úzkého růstového proužku (do 2,082mm). Beech = buk, Oak = dub, Poplar = topol, (Catfolis *et al.*, 2023)

Zvláště účinné je srovnávání dvou blízkých biotopů, kde ptilochronologie slouží jako citlivý nástroj. Lidskou činností vznikají nové typy stanovišť, u kterých se obecně předpokládá pokles komplexity od původního prostředí. Nicméně i v takových nepůvodních biotopech, jako je kávovníková stínová plantáž (z angl. „shade-grown coffee“) nebo vodní kanál, se může ptákům dařit nečekaně dobře (Gebremichael *et al.*, 2019; Yosef, 1997). Rozdíl v rychlosti růstu peří mezi původním biotopem a uměle vytvořeným stanovištěm může být minimální nebo dokonce ve prospěch umělého.

Takové studie jsou zásadní zdroje informací při přeměnách původního prostředí a šetrné správě lesů. Nicméně v místech, kde takové ohleduplné zacházení s biotopy se nekoná,

je nezbytná práce konservační biologie o hledání důkazů škodlivosti lidské činnosti, což není vždy jednoduché. Kvalita a rychlost růstu peří reflektují nejen komplexitu stanoviště, ale naopak i míru zátěže vytvořenou fragmentací biotopu (Hernández-Palma a Stouffer, 2018), hlukem (Amjad *et al.*, 2024) nebo znečištěním vod (Clarkson a Riscassi, 2011). Ve všech zmíněných případech pomalejší rychlost růstu peří nebo i kvalita peří signalizují zhoršené podmínky ptáků. Pro podporu ochrany nejen ptáků, ale i dalších organismů, jsou taková data nezbytná k podložení škodlivosti lidské činnosti na kvalitu biotopů.

## 8. Závěr

Tato bakalářská práce si kladla za cíl představit potenciál studia rychlosti růstu peří a kazových proužků jako nástrojů pro hlubší porozumění biologie a ekologie ptáků. Růstové proužky, jakožto ukazatelé rychlosti růstu peří a záznam výživy jedince, mohou poskytnout informace o dlouhodobém stavu jedince. Metoda využívající tento vztah se nazývá ptilochronologie. Nicméně protože růst peří není ovlivněn pouze výživou, je možné nejen na úrovni jednotlivců, ale i na úrovni druhů pozorovat značnou variabilitu v rychlosti růstu peří a v jeho kvalitě.

Vnitrodruhová variabilita v růstu peří je zapříčiněna rozdíly mezi jednotlivci. Kromě různé míry výživy jedinců je tato variabilita způsobena dědičností rychlosti růstu peří, variacemi růstu mezi různě starými jedinci, mezi samci a samicemi a jakou mírou jsou ptáci pod vlivem hormonů a zátěží patogenů nebo stresu.

Mezidruhová variabilita v růstu peří je o něco komplexnější. Vzniká v důsledku rozdílných životních strategiích ptačích druhů. Nejde jen o tento příklad, každopádně nejvýraznější rozdíly lze pozorovat mezi tropickými a temperátními druhy ptáků. Rozdílný růst peří je pod vlivem mnoha faktorů, které vychází z pomalejšího životního tempa tropických druhů, jako je areál výskytu druhu nebo rozdílné strategie při pelichání, reprodukci a migraci. Mimo to některé populace v rámci druhu volí rozdílné životní strategie taktéž produkující variabilitu v růstu peří. Nenáhodný výskyt kazových proužků u létajících ptáků je adaptací ptáků, kterou popisuje alokační hypotéza. Tento jev podtrhuje evoluční adaptace ptáků minimalizovat negativní dopady stresu na letové schopnosti.

Z praktického hlediska může ptilochronologie přispět k monitoringu kvality prostředí, popisu ekologie ptačích druhů, ochraně ohrožených druhů a posouzení dopadu lidské činnosti na ptačí populace. Ptilochronologie a analýza kazových proužků představují silné nástroje ve zkoumání ptačích populací. Výzkum v této oblasti má potenciál přinášet nové poznatky

nejen o ptácích samotných, ale i o stavu ekosystémů, které obývají. Další rozvoj této metody, podložený širšími mezidruhovými a geografickými srovnáními, bude klíčový pro její plné zapojení do moderní vědecké praxe.

Z bakalářské práce vyplývá, jak se posunul výzkum peří od (Grubb, 2006), i kde jsou dodnes nedostatky. Přibyly práce kombinující informace o hormonálních hladinách, především kortikosteronu, s informacemi o růstu a kvalitě peří. Současně s tím je více studií srovnávající jednotlivé druhy. Nicméně i tak jich je doposud k pochopení všech souvislostí ekologie ptáků málo. Do budoucna by se výzkum měl zaměřit na další komparační studie a využít více metod, jako je třeba sledování izotopů v kombinaci s analýzou stresových hormonů.

## 9. Seznam literatury

- Adámková, Marie, Zuzana Bílková, Oldřich Tomášek, Zdeněk Šimek, a Tomáš Albrecht. 2019. „Feather Steroid Hormone Concentrations in Relation to Age, Sex, and Molting Time in a Long-distance Migratory Passerine". *Ecology and Evolution* 9(16): 9018–26. doi:10.1002/ece3.5447.
- Amjad, Rida, Tahira Ruby, Kashif Ali, Muhammad Asad, Ayesha Imtiaz, Samra Masood, Muhammad Qamar Saeed, et al. 2024. „Exploring the Effects of Noise Pollution on Physiology and Ptilochronology of Birds" ed. Lamiaa Mostafa Radwan. *PLOS ONE* 19(6): e0305091. doi:10.1371/journal.pone.0305091.
- Barta, Zoltán, John M McNamara, Alasdair I Houston, Thomas P Weber, Anders Hedenström, a Orsolya Feró. 2008. „Optimal Moulting Strategies in Migratory Birds". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1490): 211–29. doi:10.1098/rstb.2007.2136.
- Basile, Marco, Ilse Storch, a Grzegorz Mikusiński. 2021. „Abundance, Species Richness and Diversity of Forest Bird Assemblages – The Relative Importance of Habitat Structures and Landscape Context". *Ecological Indicators* 133: 108402. doi:10.1016/j.ecolind.2021.108402.
- Battley, Phil F., Nils Warnock, T. Lee Tibbitts, Robert E. Gill, Theunis Piersma, Chris J. Hassell, David C. Douglas, et al. 2012. „Contrasting Extreme Long-distance Migration Patterns in Bar-tailed Godwits *Limosa Lapponica*". *Journal of Avian Biology* 43(1): 21–32. doi:10.1111/j.1600-048X.2011.05473.x.
- Bell, Graham. 1980. „The Costs of Reproduction and Their Consequences". *The American Naturalist* 116(1): 45–76. doi:10.1086/283611.
- Bhavna, Bharucha, Surendran Sapna, a Padate Geeta. 2010. „Seasonal Fluctuation in Concentration of Progesterone and Testosterone in Three Avian Species *Acridotheres ginginianus* (*Sturnidae*), *Sturnus pagodarum* (*Sturnidae*) and *Turdoides striatus* (*Muscicapidae*), with Diverse Breeding Strategies". *Acta Zoologica Bulgarica* 62(3):339–50
- Blas, Julio, Lidia López, Alessandro Tanferna, Fabrizio Sergio, a Fernando Hiraldo. 2010. „Reproductive Endocrinology of Wild, Long-Lived Raptors". *General and Comparative Endocrinology* 168(1): 22–28. doi:10.1016/j.ygcen.2010.03.020.
- Boersma, P. Dee, a Nathaniel T. Wheelwright. 1979. „Egg Neglect in the Procellariiformes: Reproductive Adaptations in the Fork-Tailed Storm-Petrel". *The Condor* 81(2): 157–65. doi:10.2307/1367282.
- Boonekamp, Jelle J., Rutger Dijkstra, Cor Dijkstra, a Simon Verhulst. 2017. „Canalization of Development Reduces the Utility of Traits as Fitness Biomarkers: Feather Fault Bars in Nestling Birds" ed. Wolf Blanckenhorn. *Functional Ecology* 31(3): 719–27. doi:10.1111/1365-2435.12765.
- Bortolotti, G. R., T. A. Marchant, J. Blas, a T. German. 2008. „Corticosterone in Feathers Is a Long-term, Integrated Measure of Avian Stress Physiology". *Functional Ecology* 22(3): 494–500. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01387.x.
- Bortolotti, Gary R., Tracy Marchant, Julio Blas, a Sonia Cabezas. 2009. „Tracking Stress: Localisation, Deposition and Stability of Corticosterone in Feathers". *Journal of Experimental Biology* 212(10): 1477–82. doi:10.1242/jeb.022152.
- Brodin, Anders. 1993. „Radio-Ptilochronology: Tracing Radioactively Labelled Food in Feathers". *Ornis Scandinavica* 24(3): 167–73. doi:10.2307/3676732.
- Brown, David R., Cheryl M. Strong, a Philip C. Stouffer. 2002. „Demographic Effects of Habitat Selection by Hermit Thrushes Wintering in a Pine Plantation Landscape". *The Journal of Wildlife Management* 66(2): 407–416. doi:10.2307/3803173.
- Carlson, Allan. 1998. „Territory Quality and Feather Growth in the White-Backed Woodpecker *Dendrocopos Leucotos*". *Journal of Avian Biology* 29(2): 205–207. doi:10.2307/3677201.
- Catfolis, Bram, Tosca Vanroy, Kris Verheyen, Lander Baeten, An Martel, Frank Pasmans, Diederik Strubbe, a Luc Lens. 2023. „Avian Nutritional Condition Increases with Forest Structural Complexity". *Ecological Indicators* 154: 110536. doi:10.1016/j.ecolind.2023.110536.
- Clarkson, Charles E. 2011. „Applicability of Ptilochronology as a Conservation Tool in Waterbird Studies". *Ecological Indicators* 11(6): 1707–9. doi:10.1016/j.ecolind.2011.04.019.

- Clarkson, Charles E, a Ami Riscassi. 2011. „Using Ptilochronology to Determine Daily Mercury Deposition in Feathers of Nestling Waterbirds". *Environmental Toxicology and Chemistry* 30(9): 2081–83. doi:10.1002/etc.591.
- Coon, Courtney A. C., Luz Garcia-Longoria, Lynn B. Martin, Sergio Magallanes, Florentino De Lope, a Alfonso Marzal. 2016. „Malaria Infection Negatively Affects Feather Growth Rate in the House Sparrow *Passer Domesticus*". *Journal of Avian Biology* 47(6): 779–87. doi:10.1111/jav.00942.
- Day, Lainy B., Jennifer T. McBroom, a Barney A. Schlinger. 2006. „Testosterone Increases Display Behaviors but Does Not Stimulate Growth of Adult Plumage in Male Golden-Collared Manakins (*Manacus Vitellinus*)". *Hormones and Behavior* 49(2): 223–32. doi:10.1016/j.yhbeh.2005.07.006.
- De La Hera, Iván, David F. DeSante, a Borja Milá. 2012. „Feather Growth Rate and Mass in Nearctic Passerines with Variable Migratory Behavior and Molt Pattern". *The Auk* 129(2): 222–30. doi:10.1525/auk.2012.11212.
- De La Hera, Iván, Javier Pérez-Tris, a José Luis Tellería. 2009. „Migratory Behaviour Affects the Trade-off between Feather Growth Rate and Feather Quality in a Passerine Bird: BIRD MIGRATION AND MOULT TRADE-OFFS". *Biological Journal of the Linnean Society* 97(1): 98–105. doi:10.1111/j.1095-8312.2008.01189.x.
- De La Hera, Iván, Michael S. Reichert, Gabrielle L. Davidson, a John L. Quinn. 2022. „A Longitudinal Analysis of the Growth Rate and Mass of Tail Feathers in a Great Tit Population: Ontogeny, Genetic Effects and Relationship between Both Traits". *Journal of Avian Biology* 2022(5): e02894. doi:10.1111/jav.02894.
- De La Hera, Iván, Sonja V. Schaper, José A. Díaz, Javier Pérez-Tris, Staffan Bensch, a José Luis Tellería. 2011. „How Much Variation in the Molt Duration of Passerines Can Be Explained by the Growth Rate of Tail Feathers?" *The Auk* 128(2): 321–29. doi:10.1525/auk.2011.10181.
- De Ridder, Elke, Rianne Pinxten, Veerle Mees, a Marcel Eens. 2002. „Short- and Long-Term Effects of Male-Like Concentrations of Testosterone on Female European Starlings (*Sturnus Vulgaris*)" ed. M. Murphy. *The Auk* 119(2): 487–97. doi:10.1093/auk/119.2.487.
- Dias, R.I., L.T. Manica, D. Gressler, J.A. Bell, a A. Fecchio. 2016. „Plumage Coloration, Body Condition and Immunological Status in Yellow-Billed Cardinals (*Paroaria Capitata*)". *Ethology Ecology & Evolution* 28(4): 462–76. doi:10.1080/03949370.2015.1077892.
- Dietz, Maurine W., Serge Daan, a Dirkjan Masman. 1992. „Energy Requirements for Molt in the Kestrel *Falco Tinnunculus*". *Physiological Zoology* 65(6): 1217–35. doi:10.1086/physzool.65.6.30158276.
- Dingle, Hugh, a V. Alistair Drake. 2007. „What Is Migration?" *BioScience* 57(2): 113–21. doi:10.1641/B570206.
- Duerden, J.E. 1909. „Experiments with ostriches – X. How the bars in ostrich feathers are produced" *Agric. J. Cape Good Hope* 35: 474–484.
- Echeverry-Galvis, Maria A., a Michaela Hau. 2012. „Molt–Breeding Overlap Alters Molt Dynamics and Behavior in Zebra Finches, *Taeniopygia Guttata Castanotis*". *Journal of Experimental Biology* 215(11): 1957–64. doi:10.1242/jeb.065474.
- Echeverry-Galvis, Maria Angela, a Michaela Hau. 2013. „Flight Performance and Feather Quality: Paying the Price of Overlapping Molt and Breeding in a Tropical Highland Bird" ed. Nicola Saino. *PLoS ONE* 8(5): e61106. doi:10.1371/journal.pone.0061106.
- Eggers, Sönke, a Matthew Low. 2014. „Differential Demographic Responses of Sympatric Parids to Vegetation Management in Boreal Forest". *Forest Ecology and Management* 319: 169–75. doi:10.1016/j.foreco.2014.02.019.
- Elliott, Lisa H., Jennifer Grady, Jack Cerchiara, Mark F. Haussmann, a Robert A. Mauck. 2021. „Evidence of Incubation Trade-offs in Leach’s Storm-Petrel (*Oceanodroma Leucorhoa*): Ptilochronology as a Measure of Reproductive Investment in a Long-lived Seabird". *Ibis* 163(3): 1004–16. doi:10.1111/ibi.12912.
- Fauteux, Dominique, Louis Imbeau, Pierre Drapeau, a Marc J. Mazerolle. 2012. „Small Mammal Responses to Coarse Woody Debris Distribution at Different Spatial Scales in Managed and Unmanaged Boreal Forests". *Forest Ecology and Management* 266: 194–205. doi:10.1016/j.foreco.2011.11.020.
- Foley, Jonathan A., Ruth DeFries, Gregory P. Asner, Carol Barford, Gordon Bonan, Stephen R. Carpenter, F. Stuart Chapin, et al. 2005. „Global Consequences of Land Use". *Science* 309(5734): 570–74. doi:10.1126/science.1111772.

- Frasz, Laura M., Jason D. Fischer, a James R. Miller. 2014. „Effects of Experience and a Visual Aid on Ptilochronology". *Journal of Ornithology* 155(1): 319–22. doi:10.1007/s10336-013-1030-8.
- Gebremichael, Gelaye, Diress Tsegaye, Nils Bunnefeld, Dietmar Zinner, a Anagaw Atickem. 2019. „Fluctuating Asymmetry and Feather Growth Bars as Biomarkers to Assess the Habitat Quality of Shade Coffee Farming for Avian Diversity Conservation". *Royal Society Open Science* 6(8): 190013. doi:10.1098/rsos.190013.
- Gienapp, P., a J. Merilä. 2010. „Genetic and Environmental Effects on a Condition-dependent Trait: Feather Growth in Siberian Jays". *Journal of Evolutionary Biology* 23(4): 715–23. doi:10.1111/j.1420-9101.2010.01949.x.
- Grubb, Thomas C. 1989. „ Ptilochronology: Feather Growth Bars as Indicators of Nutritional Status". *The Auk* 106(2): 314–20 <http://www.jstor.org/stable/4087726>
- Grubb, Thomas C. 1991. „A Deficient Diet Narrows Growth Bars on Induced Feathers". *The Auk* 108(3): 725–27. doi:10.2307/4088120.
- Grubb, Thomas C. 2006. 15 *Ptilochronology: Feather Time and the Biology of Birds*. 15. vyd. Oxford: Oxford University Press.
- Grubb, Thomas C., Thomas A. Waite a Arthur J. Wiseman. 1991. „Ptilochronology: Induced Feather Growth in Northern Cardinals Varies with Age, Sex, Ambient Temperature, and Day Length". *Wilson Bull* 103(3): 435–245 <https://www.jstor.org/stable/4163047>
- Hamilton, William D., a Marlene Zuk. 1982. „Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites?" *Science* 218(4570): 384–87. doi:10.1126/science.7123238.
- Harrison, Xavier A., Jonathan D. Blount, Richard Inger, D. Ryan Norris, a Stuart Bearhop. 2011. „Carry-over Effects as Drivers of Fitness Differences in Animals: Carry-over Effects in Animal Populations". *Journal of Animal Ecology* 80(1): 4–18. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01740.x.
- Hernández-Palma, Angélica, a Philip C Stouffer. 2018. „Matrix and Area Effects on the Nutritional Condition of Understory Birds in Amazonian Rainforest Fragments". *Perspectives in Ecology and Conservation* 16(3): 139–45. doi:10.1016/j.pecon.2018.06.003.
- Hernández-Téllez, Irene, José I. Aguirre, Iván De La Hera, Alejandro Onrubia, a José Luis Tellería. 2021. „Feather Traits in Four Southern Populations of the Eurasian Blackcap *Sylvia atricapilla*: Do Altitudinal Movements Explain the Differences?" *Journal of Avian Biology* 52(12): jav.02832. doi:10.1111/jav.02832.
- Hernández-Téllez, Irene, José Ignacio Aguirre, Iván De La Hera, Alejandro Onrubia, a José Luis Tellería. 2024. „Highland and Lowland Forest Birds Differ in Their Feather Growth Rates: A Multispecies Test in the Southwestern Palearctic". *Ibis* 166(3): 909–24. doi:10.1111/ibi.13286.
- Hill, Geoffrey E. 1990. „Female House Finches Prefer Colourful Males: Sexual Selection for a Condition-Dependent Trait". *Animal Behaviour* 40(3): 563–72. doi:10.1016/S0003-3472(05)80537-8.
- Hobson, Keith A., a Kevin J. Kardynal. 2023. „Multi-Isotope ( $\delta^2\text{H}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) Feather Profiles and Morphometrics Inform Patterns of Migratory Connectivity in Three Species of North American Swallows". *Movement Ecology* 11(1): 48. doi:10.1186/s40462-023-00412-2.
- Höglund, Jacob, Mats Eriksson, a Lars Erik Lindell. 1990. „Females of the Lek-Breeding Great Snipe, *Gallinago media*, Prefer Males with White Tails". *Animal Behaviour* 40(1): 23–32. doi:10.1016/S0003-3472(05)80662-1.
- Horák, Kryštof, Lukáš Bobek, Marie Adámková, Ondřej Kauzál, Tereza Kauzálová, Judith Pouadjeu Manialeu, Téléphore Benoît Nguielefack, et al. 2022. „Feather Growth and Quality across Passerines Is Explained by Breeding Rather than Moulting Latitude". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289(1970): 20212404. doi:10.1098/rspb.2021.2404.
- Jenni, L. and R. Winkler. (1994) „Moult and ageing of European passerines". Academic Press, London.
- Jenni-Eiermann, Susanne, Fabrice Helfenstein, Armelle Vallat, Gaétan Glauser, a Lukas Jenni. 2015. „Corticosterone: Effects on Feather Quality and Deposition into Feathers" ed. Diana Fisher. *Methods in Ecology and Evolution* 6(2): 237–46. doi:10.1111/2041-210X.12314.
- Jovani, R., a J. Blas. 2004. „Adaptive Allocation of Stress-Induced Deformities on Bird Feathers". *Journal of Evolutionary Biology* 17(2): 294–301. doi:10.1111/j.1420-9101.2003.00680.x.
- Jovani, Roger, Julio Blas, Carlos Navarro, a François Mougeot. 2011. „Feather Growth Bands and Photoperiod". *Journal of Avian Biology* 42(1): 1–4. doi:10.1111/j.1600-048X.2010.05175.x.

- Jovani, Roger, a Javier Diaz-Real. 2012. „Fault Bars Timing and Duration: The Power of Studying Feather Fault Bars and Growth Bands Together". *Journal of Avian Biology* 43(2): 97–101. doi:10.1111/j.1600-048X.2012.05583.x.
- Jovani, Roger, a Sievert Rohwer. 2017. „Fault Bars in Bird Feathers: Mechanisms, and Ecological and Evolutionary Causes and Consequences". *Biological Reviews* 92(2): 1113–27. doi:10.1111/brv.12273.
- Kempnaers, B., Verheyen, G., den Broeck, M. *et al.*, (1992) „Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit". *Nature* 357: 494–496. doi:10.1038/357494a0
- Ma, Shengchao, Pengcheng Li, Hehe Liu, Yang Xi, Qian Xu, Jingjing Qi, Jianmei Wang, et al. 2023. „Genome-Wide Association Analysis of the Primary Feather Growth Traits of Duck: Identification of Potential Loci for Growth Regulation". *Poultry Science* 102(1): 102243. doi:10.1016/j.psj.2022.102243.
- Marzal, Alfonso, Muhammad Asghar, Laura Rodríguez, Maribel Reviriego, Ignacio G. Hermosell, Javier Balbontín, Luz Garcia-Longoria, Florentino De Lope, a Staffan Bensch. 2013. „Co-infections by Malaria Parasites Decrease Feather Growth but Not Feather Quality in House Martin". *Journal of Avian Biology* 44(5): 437–44. doi:10.1111/j.1600-048X.2013.00178.x.
- Marzal, Alfonso, Maribel Reviriego, Ignacio G. Hermosell, Javier Balbontín, Staffan Bensch, Carmen Relinque, Laura Rodríguez, Luz Garcia-Longoria, a Florentino De Lope. 2013. „Malaria Infection and Feather Growth Rate Predict Reproductive Success in House Martins". *Oecologia* 171(4): 853–61. doi:10.1007/s00442-012-2444-3.
- Mauck, R.A., a T.C. Grubb, Jr. 1995. „Petrel Parents Shunt All Experimentally Increased Reproductive Costs to Their Offspring". *Animal Behaviour* 49(4): 999–1008. doi:10.1006/anbe.1995.0129.
- Merilaita, Sami, a Johan Lind. 2005. „Background-Matching and Disruptive Coloration, and the Evolution of Cryptic Coloration". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1563): 665–70. doi:10.1098/rspb.2004.3000.
- Michener, H. a J. R. Michener. 1938. „Bars in Flight Feather". *Condor* 40: 149–60.
- Møller, A. P. 1989. „Population Dynamics of a Declining Swallow *Hirundo Rustica* Population". *The Journal of Animal Ecology* 58(3): 1051. doi:10.2307/5141.
- Møller, A. P. 1994. „Sexual selection and the Barn Swallow". Oxford University Press, Oxford, UK.
- Møller, A. P., a J. T. Nielsen. 2018. „The Trade-off between Rapid Feather Growth and Impaired Feather Quality Increases Risk of Predation". *Journal of Ornithology* 159(1): 165–71. doi:10.1007/s10336-017-1483-2.
- Monaghan P, Nager RG. 1997 „Why don't birds lay more eggs? " *Trends Ecol Evol.* 12(7):270–4. doi: 10.1016/s0169-5347(97)01094-x.
- Mora-Rubio, Carlos, Luz Garcia-Longoria, Martina Ferraguti, Sergio Magallanes, João T. Cruz, Florentino De Lope, a Alfonso Marzal. 2024. „The Impact of Avian Haemosporidian Infection on Feather Quality and Feather Growth Rate of Migratory Passerines". *Animals* 14(12): 1772. doi:10.3390/ani14121772.
- Murphy, Mary E., a James R. King. 1982. „Semi-Synthetic Diets as a Tool for Nutritional Ecology". *The Auk* 99(1): 165–67. doi:10.2307/4086033.
- Murphy, Mary E., a James R. King. 1984. „Sulfur Amino Acid Nutrition during Molt in the White-Crowned Sparrow. 2. Nitrogen and Sulfur Balance in Birds Fed Graded Levels of the Sulfur-Containing Amino Acids". *The Condor* 86(3): 324–32. doi:10.2307/1367003.
- Murphy, Mary E., a James R. King. 1992. „Energy and Nutrient Use during Moulting by White-Crowned Sparrows *Zonotrichia Leucophrys Gambelii*". *Ornis Scandinavica* 23(3): 304–13. doi:10.2307/3676654.
- Murphy, Mary E., Brian T. Miller, a James R. King. 1989. „A Structural Comparison of Fault Bars with Feather Defects Known to Be Nutritionally Induced". *Canadian Journal of Zoology* 67(5): 1311–17. doi:10.1139/z89-185.
- Navarro, Joan, a Jacob González-Solís. 2007. „Experimental Increase of Flying Costs in a Pelagic Seabird: Effects on Foraging Strategies, Nutritional State and Chick Condition". *Oecologia* 151(1): 150–60. doi:10.1007/s00442-006-0559-0.

- Picone, Marco, Fabiana Corami, Carlo Gaetan, Marco Basso, Alberto Battiston, Lucio Panzarin, a Annamaria Volpi Ghirardini. 2019. „Accumulation of Trace Elements in Feathers of the Kentish Plover *Charadrius Alexandrinus*". *Ecotoxicology and Environmental Safety* 179: 62–70. doi:10.1016/j.ecoenv.2019.04.051.
- Prum, Richard O. 1999. „Development and Evolutionary Origin of Feathers". *Journal Of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 285:291–306. doi:10.1002/(SICI)1097-010X(19991215)285:4<291::AID-JEZ1>3.0.CO;2-9
- Pryke, Sarah R., Michael J. Lawes, a Staffan Andersson. 2001. „Agonistic Carotenoid Signalling in Male Red-Collared Widowbirds: Aggression Related to the Colour Signal of Both the Territory Owner and Model Intruder". *Animal Behaviour* 62(4): 695–704. doi:10.1006/anbe.2001.1804.
- Riddle, Oscar. 1907. „A Study Of Fundamental Bars In Feathers". *The Biological Bulletin* 12(3): 165–74. doi:10.2307/1535865.
- Riddle, Oscar. 1908. „The Genesis Of Fault-Bars In Feathers And The Cause Of Alternation Of Light And Dark Fundamental Bars". *The Biological Bulletin* 14(6): 328-[370]-1. doi:10.2307/1535869.
- Riedler, Renée, Christel Pesme, James Druzik, Molly Gleeson, a Ellen Pearlstein. 2014. „A Review Of Color-Producing Mechanisms In Feathers And Their Influence On Preventive Conservation Strategies". *Journal of the American Institute for Conservation* 53(1): 44–65. doi:10.1179/1945233013Y.0000000020.
- Rijke, A. M. 1967. „The Water Repellency and Feather Structure of Cormorants, *Phalacrocoracidae*". *Ostrich* 38(3): 163–65. doi:10.1080/00306525.1967.9634262.
- Rohwer, Vanya G., a Sievert Rohwer. 2013. „How Do Birds Adjust the Time Required to Replace Their Flight Feathers?" *The Auk* 130(4): 699–707. doi:10.1525/auk.2013.13042.
- Rolland, Jonathan, Frédéric Jiguet, Knud Andreas Jønsson, Fabien L. Condamine, a Hélène Morlon. 2014. „Settling down of Seasonal Migrants Promotes Bird Diversification". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1784): 20140473. doi:10.1098/rspb.2014.0473.
- Rosen, Mikael, Anders Hedenstrom, Alberto Badami, Fernando Spina, a Susanne Akesson. 1999. „Hunting Flight Behaviour of the Eleonora’s Falcon *Falco Eleonora*". *Journal of Avian Biology* 30(4): 342–50. doi:10.2307/3677006.
- Rubolini, Diego, Alberto Massi, a Fernando Spina. 2002. „Replacement of Body Feathers Is Associated with Low Pre-migratory Energy Stores in a Long-distance Migratory Bird, the Barn Swallow (*Hirundo Rustica*)". *Journal of Zoology* 258(4): 441–47. doi:10.1017/S0952836902001590.
- Ruhs, Emily Cornelius, Diane M. Borden, Tad Dallas, a Evan Pitman. 2019. „Do Feather Traits Convey Information about Bird Condition during Fall Migration?" *The Wilson Journal of Ornithology* 131(3): 693–701. doi:10.1676/18-174.
- Saino, N., D. Rubolini, L. Serra, M. Caprioli, M. Morganti, R. Ambrosini, a F. Spina. 2010. „Sex-related Variation in Migration Phenology in Relation to Sexual Dimorphism: A Test of Competing Hypotheses for the Evolution of Protandry". *Journal of Evolutionary Biology* 23(10): 2054–65. doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02068.x.
- Saino, Nicola, Maria Romano, Manuela Caprioli, Roberto Ambrosini, Diego Rubolini, Chiara Scandolara, a Andrea Romano. 2012. „A Ptilochronological Study of Carry-over Effects of Conditions during Wintering on Breeding Performance in the Barn Swallow *Hirundo Rustica*". *Journal of Avian Biology* 43(6): 513–24. doi:10.1111/j.1600-048X.2012.05622.x.
- Saino, Nicola, Maria Romano, Manuela Caprioli, Roberto Lardelli, Pierfrancesco Micheloni, Chiara Scandolara, Diego Rubolini, a Mauro Fasola. 2013. „Molt, Feather Growth Rate and Body Condition of Male and Female Barn Swallows". *Journal of Ornithology* 154(2): 537–47. doi:10.1007/s10336-012-0924-1.
- Saino, Nicola, Maria Romano, Diego Rubolini, Roberto Ambrosini, Andrea Romano, Manuela Caprioli, Alessandra Costanzo, a Gaia Bazzi. 2014. „A Trade-Off between Reproduction and Feather Growth in the Barn Swallow (*Hirundo Rustica*)" ed. Alexandre Roulin. *PLoS ONE* 9(5): e96428. doi:10.1371/journal.pone.0096428.
- Sarasola, José H., a Roger Jovani. 2006. „Risk of Feather Damage Explains Fault Bar Occurrence in a Migrant Hawk, the Swainson’s Hawk *Buteo Swainsoni*". *Journal of Avian Biology* 37(1): 29–35. doi:10.1111/j.2006.0908-8857.03693.x.

- Schaefer, Richard R, Craig Rudolph, Richard N Conner, a Daniel Saenz. 2004. „Red-Cockaded Woodpecker Nutritional Status in Relation to Habitat: Evidence From Ptilochronology and Body Mass". In: Costa, Ralph; Daniels, Susan J., eds. Red-cockaded woodpecker: Road to recovery. Blaine, WA: *Hancock House Publishers*: 562-566
- Seidl, Rupert, Dominik Thom, Markus Kautz, Dario Martin-Benito, Mikko Peltoniemi, Giorgio Vacchiano, Jan Wild, et al. 2017. „Forest Disturbances under Climate Change". *Nature Climate Change* 7(6): 395–402. doi:10.1038/nclimate3303.
- Serrano, David, a Roger Jovani. 2005. „Adaptive Fault Bar Distribution in a Long-Distance Migratory, Aerial Forager Passerine?: FAULT BAR DISTRIBUTION AND FEATHER FUNCTION". *Biological Journal of the Linnean Society* 85(4): 455–61. doi:10.1111/j.1095-8312.2005.00509.x.
- Shawkey, Matthew D., Michelle L. Beck, a Geoffrey E. Hill. 2003. „Use of a Gel Documentation System to Measure Feather Growth Bars". *Journal of Field Ornithology* 74(2): 125–28. doi:10.1648/0273-8570-74.2.125.
- Siikamaki, P., M. Hovi, a O. Ratti. 1994. „A Trade-Off Between Current Reproduction and Moulting in the Pied Flycatcher- an Experiment". *Functional Ecology* 8(5): 587–93. doi:10.2307/2389919.
- Takaki, Yoshihide, Kazuhiro Eguchi, a Hisashi Nagata. 2001. „The Growth Bars on Tail Feathers in the Male Styan's Grasshopper Warbler May Indicate Quality". *Journal of Avian Biology* 32(4): 319–25. doi:10.1111/j.0908-8857.2001.320405.x.
- Terrill, Ryan S. 2018. „Feather Growth Rate Increases with Latitude in Four Species of Widespread Resident Neotropical Birds". *The Auk* 135(4): 1055–63. doi:10.1642/AUK-17-176.1.
- Tinbergen, J.M. & Williams, J.B. 2002. „Energetics of incubation". In Deeming, D.C. (ed) *Avian Incubation Behaviour, Environment and Evolution*: 299–313. Oxford: Oxford University Press.
- Wang, Binli, Chengming Tian, a Jianlong Sun. 2019. „Effects of Landscape Complexity and Stand Factors on Arthropod Communities in Poplar Forests". *Ecology and Evolution* 9(12): 7143–56. doi:10.1002/ece3.5285.
- White, Douglas W. a E. Dale Kennedy. 1992. „Growth of Induced Feathers in Photostimulated American Tree Sparrows". *The Condor* 94(2): 543–45. doi:10.2307/1369230.
- White, Douglas W., E. Dale Kennedy a Philip C. Stouffer. 1991. „Feather Regrowth in Female European Starlings Rearing Broods of Different Sizes". *The Auk* 108(17): 889–95 <https://www.jstor.org/stable/4088318>
- Wiersma, Popko, Agustí Muñoz-García, Amy Walker, a Joseph B. Williams. 2007. „Tropical Birds Have a Slow Pace of Life". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(22): 9340–45. doi:10.1073/pnas.0702212104.
- Wood, Harold Bacon. 1950. „Growth Bars in Feathers". *The Auk* 67(4): 486–91
- Yosef, R. 1997. „On Habitat-specific Nutritional Condition in Graceful Warblers *Prinia gracilis*: Evidence from Ptilochronology". *Journal of Ornithology* 138(3): 309–13. doi:10.1007/BF01651556
- Zuberbier, Gregg M., a Thomas C. Grubb. 1992. „Ptilochronology: Wind and Cold Temperatures Fail to Slow Induced Feather Growth in Captive White-Breasted Nuthatches *Sitta Carolinensis* Maintained on Ad Libitum Food". *Ornis Scandinavica* 23(2): 139–42. doi:10.2307/3676441.