

Wpływ temperatury środowiska i czynników wewnątrzgatunkowych na terminy migracji śpiewaka *Turdus philomelos* przez południowe wybrzeże Bałtyku

Michał Redlisiak

Wstęp

Wędrowki ptaków, jako cykliczny fenomen przyrody, są przedmiotem badań naukowych od początków nauk przyrodniczych. Wiele czynników, zarówno wewnętrznych jak i zewnętrznych, ma wpływ na migrację ptaków^{1,2}. Czynniki te wpływają na parametry migracji takie jak jej termin, tempo, odległość czy kierunek¹. Czynniki wewnętrzne mają głównie podłoże genetyczne i charakter wrodzonego „programu” regulującego terminy, kierunek czy odległość migracji^{1,3,4}. Ten „program” może być jednakowy dla wszystkich osobników danego gatunku, ale może też różnić się między populacjami⁴. Inne wewnętrzne czynniki wpływające na migracje są związane z cechami migrujących osobników, jak ich płeć lub wiek^{5,6}. Przykładem takiego wpływu jest zjawisko protandrii, czyli wcześniejszego wiosennego powrotu samców niż samic z zimowisk na obszary lęgowe^{6,7,8,9}. Czynniki zewnętrzne wpływające na migrację ptaków to przede wszystkim rozmaite parametry środowiska w którym przebywają ptaki, takie jak długość dnia, pogoda (np. temperatura, opady), grubość pokrywy śnieżnej, dostępność pokarmu itp.^{10,11,12,13,14,15}. Przykładem wpływu tych czynników na migrację ptaków jest zjawisko coraz wcześniejszych terminów wiosennej wędrowki i powrotów na lęgowiska obserwowane u wielu gatunków, związane ze wzrostem temperatur w Europie i z globalnym ociepleniem^{16,17,18}. Ze względu na wpływ czynników wewnętrznych, czynniki zewnętrzne mogą mieć różny wpływ na migracje ptaków z różnych grup wiekowych i płciowych^{2,19}. Przykładem jest silniejszy wpływ temperatur na wiosenną migrację samców niż samic^{2,20,21}.

W niniejszej rozprawie badano wpływ czynników zewnętrznych (temperatury na trasie wędrowki, obszarach lęgowych oraz zimowiskach) oraz wewnętrznych (płeć) na terminy wiosennej i jesiennej migracji śpiewaka (*Turdus philomelos*) przez południowe wybrzeże Bałtyku, w okresie 1960–2019. Śpiewak to średniej wielkości przedstawiciel ptaków wróblowych *Passeriformes* pospolity w całej zachodniej Palearktyce^{22,23}. Populacje tego gatunku migrujące przez południowe wybrzeże Bałtyku, pochodzące z populacji gniazdujących na obszarze Fennoskandii i północnej Rosji^{24,25}, to migranty średniodystansowe o dystansie wędrowki przeciętnie około 2500 km²⁶. Dotychczas wykazano przyspieszenie terminów wiosennego przelotu śpiewaków w północnej i środkowej Europie^{18,26,27}. Natomiast potencjalne różnice w migracji obu płci i zjawisko protandrii nie były dotąd badane u tego gatunku. Było to wynikiem trudności w oznaczeniu płci u tego gatunku w terenie, ponieważ u śpiewaka nie występuje dymorfizm w wyglądzie samców i samic^{28,29}. Niewielki dymorfizm występuje w wielkości osobników²⁹. Jest on zbyt mały aby umożliwić oznaczenie płci ptaków według wielkości jednego z pomiarów morfologii, jak te zbieranych podczas obrączkowania ptaków. Daje natomiast podstawę do zastosowania analizy dyskryminacyjnej i opracowania równań dyskryminacyjnych, które umożliwią oznaczanie płci śpiewaków na podstawie kombinacji kilku cech biometrii³⁰.

Cele i hipotezy

Celem niniejszej rozprawy było określenie wpływu wybranych czynników zewnętrznych (temperatura na trasie migracji, zimowiskach i lęgowiskach) oraz wewnętrznych (płeć) na terminy przelotu śpiewaków przez południowe wybrzeże Bałtyku.

W pierwszej kolejności (Artykuł nr 1) sprawdzono czy istnieją wieloletnie trendy w terminach wiosennego i jesiennego przelotu śpiewaka przez polskie wybrzeże Bałtyku, a także czy terminy te mają związek z wieloletnimi zmianami temperatur na trasach wędrówki i obszarach lęgowych, w latach 1975–2014. Trendy wieloletnie polegające na przyspieszeniu wiosennej migracji u śpiewaka były wcześniej stwierdzone w innych rejonach wybrzeża Bałtyku^{18, 26, 27}. Przyspieszenie początku jesiennego migracji stwierdzono jedynie w stacji obrączkowania ptaków na wyspie Christiansø na Bałtyku, w pobliżu Bornholmu³¹. Jednak trendy te, zarówno dla wędrówki wiosennej jak i jesiennego, nie zostały dotąd powiązane z temperaturami na konkretnych obszarach lęgowych i trasach migracji śpiewaków. Takie zależności stwierdzono jednak u innych wędrownych gatunków ptaków wróblowych^{15, 32}. Dlatego można oczekiwać wystąpienia wieloletnich trendów w terminach zarówno wiosennego jak i jesiennego przelotu śpiewaka przez południowe wybrzeże Bałtyku oraz związku tych trendów z wieloletnimi zmianami temperatur w różnych częściach zasięgu tego gatunku.

W drugim etapie (Artykuł nr 2) zbadano występowanie dymorfizmu płciowego rozmiarów ciała śpiewaków oraz podjęto próbę opracowania równań dyskryminacyjnych pozwalających na oznaczanie płci śpiewaków na podstawie ich biometrii. Dostępne dane literaturowe wskazują na istnienie pewnego dymorfizmu płciowego w wielkości osobników śpiewaka^{29, 33}. Są to jednak wyniki uzyskane z niewielkiej liczby osobników pochodzących z populacji lęgowej z Hiszpanii³³, daleko od badanego rejonu Morza Bałtyckiego. Z tego powodu można się spodziewać, że dymorfizm płciowy w wielkości będzie również występował u osobników migrujących przez rejon Bałtyku, mimo iż wartości konkretnych wymiarów ciała mogą się różnić od śpiewaków z Hiszpanii, ze względu na międzypopulacyjne zróżnicowanie wielkości osobników³³. Można więc oczekiwać, że zróżnicowanie biometryczne samców i samic śpiewaka migrujących przez rejon Bałtyku będzie wystarczające do opracowania skutecznych równań dyskryminacyjnych pozwalających oznaczać płeć u tego gatunku.

W trzecim etapie (Artykuł nr 3) zastosowano równania opracowane w Artykule nr 2 do zweryfikowania hipotez o różnicach w terminach wiosennej migracji samców i samic, oraz o różnym wpływie temperatur na zimowiskach na terminy wiosennego przelotu samców i samic. Protandria to powszechne zjawisko u ptaków wróblowych^{9, 19, 21, 34, 35}, można więc oczekiwać jej wystąpienia również u śpiewaka. Ponieważ u wielu gatunków nastąpiło przyspieszenie wiosennej migracji przez Europę^{16, 17, 18}, można się spodziewać, że również u śpiewaka wyższe temperatury na zimowiskach będą wpływać na ich wcześniejszą wiosenną wędrówkę w danym roku. Warunki pogodowe podczas wiosennej migracji najsilniej wpływają na frakcję populacji migrującą najwcześniej², można więc oczekiwać, że jeśli u tego gatunku występuje protandria, to temperatury te będą silniej wpływać na samce, które wędrują wcześniej, niż na samice.

Materiały i metody

Badania składające się na rozprawę przeprowadzono w oparciu o wieloletnie dane programu badawczego Akcja Bałtycka, prowadzonego przez Stację Badania Wędrówek Ptaków UG, oraz udostępnione dane z innych źródeł.

Do przygotowania niniejszej rozprawy wykorzystano następujące zbiory danych:

1. Baza danych obrączkowania i biometrii z lat 1968–2019 ze stacji obrączkowania ptaków „Hel” oraz „Mierzeja Wiślana” działających w ramach programu badawczego Akcja Bałtycka. Źródło: Stacja Badania Wędrówek Ptaków UG.
2. Baza danych klimatycznych European Climate Assessment and Dataset udostępniona przez Holenderski Królewski Instytut Meteorologiczny. Źródło: www.ecad.eu.
3. Wyniki molekularnego oznaczania płci śpiewaków chwypanych w trakcie wiosennej i jesiennej wędrówki w stacjach obrączkowania ptaków Akcji Bałtyckiej „Hel” i „Mierzeja Wiślana” w latach 2015–2016. Źródło: badania własne.
4. Dodatkowo, do wizualizacji tras migracji, zimowisk i lęgówisk śpiewaków migrujących przez rejon Bałtyku wykorzystano bazę wiadomości powrotnych o śpiewakach obrączkowanych w rejonie Bałtyku w latach 1960–2010, w tym w 14 stacjach obrączkowania ptaków. Źródła: EURING, Akcja Bałtycka, Polska Centrala Obrączkowania Ptaków, Litewska Centrala Obrączkowania Ptaków, Łotewska Centrala Obrączkowania Ptaków, Falsterbo Bird Observatory.

W Artykule nr 1 wyznaczono wieloletnie trendy terminów przelotu i temperatur z użyciem uogólnionych modeli addytywnych (*Generalised Additive Models, GAM*)^{36,37}. Istotność uzyskanych trendów sprawdzono za pomocą testu permutacji³⁸, a tempo wieloletnich zmian określono wykorzystując współczynnik nachylenia β z regresji liniowej³⁹. Związek terminów wędrówki z temperaturami zbadano za pomocą współczynnika korelacji Pearsona³⁹. W celu określenia czynników wpływających na zmianę terminów migracji zastosowano regresję liniową z wieloma zmiennymi objaśniającymi^{39,40}. Analizy statystyczne przeprowadzono w programach Statistica 13.1⁴¹ oraz R 3.3.2⁴².

W Artykule nr 2 W celu molekularnego oznaczenia płci śpiewaków najpierw przeprowadzono izolację DNA z krwi pobranej od śpiewaków schwypanych i zmierzonych w stacjach obrączkowania ptaków Akcji Bałtyckiej w trakcie migracji w latach 2015 i 2016. Następnie zastosowano metodę PCR⁴³ w celu amplifikacji genów CHD które u ptaków są zlokalizowane na chromosomach płci i występują w dwóch wariantach: CHD-Z i CHD-W, zlokalizowanych odpowiednio na chromosomach płci Z i W⁴⁴. Ponieważ osobniki z różnych populacji mogły różnić się genetycznie^{45,46}, w celu zwiększenia skuteczności oznaczenia płci wykorzystano dwie pary primerów: P2/P8⁴⁴ oraz F2/R1⁴⁷. Następnie rozdzielono produkty reakcji PCR za pomocą elektroforezy w żelu agarozowym. Płeć osobników określano na podstawie obecności amplifikowanych genów CHD. Dla samców obecny był tylko wariant CHD-Z, który dawał jeden prążek na żelu, natomiast u samic stwierdzano oba warianty CHD-Z i CHD-W, co było widoczne na żelu po elektroforezie jako dwa prążki⁴⁴. Po molekularnym oznaczeniu płci śpiewaków od których pobrano próbki krwi, połączono wyniki tych oznaczeń z pomiarami osobników wykonanymi w terenie. Do tak przygotowanych danych zastosowano analizę dyskryminacyjną, w celu opracowania równań dyskryminacyjnych pozwalających oznaczać płeć śpiewaków na podstawie kombinacji kilku pomiarów ich morfologii³⁰.

W Artykule nr 3 zastosowano równania dyskryminacyjne opracowane w Artykule nr 2 do oznaczenia płci śpiewaków obrączkowanych w latach 1968–2019 na stacji a obrączkowania ptaków Akcji Bałtyckiej „Hel”. W celu określenia wpływu temperatur na zimowiskach na terminy wiosennej migracji samców i samic oraz wyznaczenia zakresu protandrii zastosowano regresję kwantylową^{48,49}. Analizy statystyczne przeprowadzono w programie R 4.0.3⁵⁰.

Wyniki i dyskusja

Artykuł nr 1 – Wpływ temperatur na trasie migracji i lęgowiskach na terminy wiosennego i jesiennego przelotu śpiewaków przez rejon Bałtyku.

Stwierdzono związek terminów wiosennej wędrówki śpiewaków migrujących przez południowe wybrzeże Bałtyku z temperaturami na ich trasie migracji (Niemcy, Austria). Im wyższa była kwietniowa średnia z minimalnych dobowych temperatur na trasach migracji, tym wcześniejszy był wiosenny przelot śpiewaków przez stacje Akcji Bałtyckiej na południowym wybrzeżu Bałtyku, a im niższe były temperatury kwietnia tym śpiewaki wędrowały później. Nie stwierdzono istotnych wieloletnich trendów terminów migracji wiosennej, a raczej znaczną zmienność terminów z roku na rok, co nie jest zgodne z wynikami dla innych lokalizacji z regionu Bałtyku^{18, 26, 27}. Zmienność terminów wiosennego przelotu przez stacje Akcji Bałtyckiej miała jednak formę naprzemiennych okresów przyspieszania i opóźniania terminu wędrówki. Stwierdzono natomiast istotne przyspieszenie początku jesiennego przelotu młodych śpiewaków w ciągu ostatnich 50 lat, podobnie jak w duńskiej stacji obrączkowania ptaków Christiansø³¹. Dodatkowo, im wyższa była średnia temperatura w lipcu na lęgowiskach tym wcześniejszy był początek jesiennego przelotu przez polskie wybrzeże Bałtyku. Brak istotnego trendu wieloletniego terminów wiosennej wędrówki przy obecności takich trendów w innych miejscach nad Bałtykiem to prawdopodobnie efekt dłuższego okresu danych analizowanych w tej rozprawie, ponieważ przy zestawieniu danych z okresów wspólnych dla polskiego wybrzeża i innych lokalizacji trendy terminów przelotu były zbieżne. Korelacja terminów wiosennego przelotu z temperaturami na trasie wędrówki sugeruje, że śpiewaki dostosowują terminy migracji do napotkanych warunków środowiska, co świadczy o ich plastyczności oraz wskazuje na to, że fenologia migracji tego gatunku jest regulowana nie tylko przez czynniki wewnętrzne, ale też przez czynniki zewnętrzne^{1, 51}. Przyspieszenie początku jesiennego przelotu młodych śpiewaków było prawdopodobnie wynikiem zwiększonego sukcesu lęgowego i dodatkowych lęgów, które były możliwe w związku z ociepleniem klimatu na obszarach lęgowych. Wyższe temperatury w okresie lęgowym (m.in. w lipcu) zwiększają sukces lęgowy, co skutkuje zwiększoną liczebnością młodych osobników w środowisku^{52, 53} i może powodować zwiększoną konkurencję o pokarm między młodymi osobnikami, oraz między młodymi a dorosłymi ptakami karmiącymi kolejny lęg. Z tego powodu wczesne opuszczenie lęgowisk jest prawdopodobnie korzystne dla młodych ptaków mimo panujących tam pozornie dobrych warunków.

Artykuł nr 2 – Opracowanie równań dyskryminacyjnych pozwalających na oznaczanie płci śpiewaków na podstawie biometrii.

Potwierdzono występowanie dymorfizmu płciowego w wielkości osobników u śpiewaków migrujących zarówno wiosną jak i jesienią przez polskie wybrzeże Bałtyku. Samce były generalnie większe niż samice na co wskazywały ich wartości pomiaru długości skrzydła. Pomimo przeciętnie dłuższych skrzydeł samce miały jednak istotnie krótsze zewnętrzne lotki pierwszorzędowe niż samice. Wykorzystując pomiary śpiewaków w terenie i ich płcie oznaczoną molekularnie, opracowano równania dyskryminacyjne pozwalające oznaczać z akceptowalną dokładnością (>80% skuteczności) płcie dorosłych śpiewaków obrączkowanych zarówno wiosną jak i jesienią. W przypadku młodych ptaków (w szacie immaturalnej) otrzymane równania miały zbyt małą skuteczność (około 60%) aby można było je zastosować w praktyce.

Artykuł 3 – Wpływ temperatur na zimowiskach na terminy wiosennego przelotu w zależności od płci oraz zakres protandrii u śpiewaków migrujących wiosną przez południowe wybrzeże Bałtyku.

W pracy stwierdzono wyraźną wiosenną protandrię u śpiewaka oraz jej zwiększenie w latach 1968–2019. Zakres protandrii oraz terminy wiosennego przelotu każdej z płci były powiązane ze średnimi temperaturami na zimowiskach w miesiącach grudzień–luty. W przypadku niskich temperatur na zimowiskach samce i samice migrowały wiosną przez rejon Bałtyku w podobnych terminach. Natomiast po ciepłych zimach samce wędrowały wiosną zdecydowanie wcześniej niż samice. U samców cieplejsze zimy powodowały zarówno przyspieszenie początku przelotu, jak i opóźnienie jego końca, i w efekcie wydłużenie okresu wiosennego przelotu. U samic występowała podobna ale słabsza zależność. Występowanie protandrii u śpiewaka wynika ze strategii rozrodczej tego gatunku, gdzie samiec zajmuje i broni terytorium, na które następnie „zwabia” samicę^{7, 54, 55}. Z tego powodu dla samców korzystny jest jak najwcześniejszy powrót na lęgowisko^{6, 7, 8, 9}. Jednak zbyt wczesny powrót może być ryzykowny w wypadku gorszych warunków pogodowych, gdyż samce mogą dotrzeć na lęgowiska gdy wciąż panują na nich niekorzystne temperatury i zanim jeszcze rozwinię się tam baza pokarmowa^{6, 8, 20}. Z tego powodu samce prawdopodobnie opóźniają migrację wiosenną po mroźnej zimie. Wzrost poziomu wiosennej protandrii u śpiewaków migrujących wiosną przez południowe wybrzeże Bałtyku w ciągu ostatnich 50 lat jest najprawdopodobniej efektem zmian klimatycznych i globalnego ocieplenia. Wzrost poziomu protandrii stwierdzono u kilku innych gatunków europejskich ptaków wróblowych^{20, 35, 56}, jest to więc najprawdopodobniej zjawisko powszechne. Natomiast „rozszerzenie” okresu przelotu samców po cieplejszej zimie wynika prawdopodobnie z dwóch czynników. Ciepła zima powoduje, że samce rozpoczynają migrację wcześniej niż po chłodnej zimie, co umożliwi im wcześniejsze dotarcie na lęgowiska. Dodatkowo, ciepła zima prawdopodobnie zwiększa przeżywalność frakcji samców w gorszej kondycji, które potrzebują więcej czasu na zgromadzenie rezerw energetycznych potrzebnych do wędrówki i migrują później niż samce w lepszej formie^{57, 58, 59}. Przy chłodnych zimach słabsze samce prawdopodobnie nie przeżywają okresu zimowania, stąd brak opóźnienia końca przelotu po chłodnych zimach. W przypadku samic wcześniejszy powrót na tereny lęgowe jest również korzystny, gdyż umożliwia wybór samca w dobrej kondycji i z dobrym terytorium, oraz umożliwia dodatkowe lęgi⁶⁰. Jednak część samic może wykorzystywać cieplejsze warunki na zimowiskach by wydłużyć okres intensywnego żerowania przed wędrówką i zwiększyć swoje szanse przetrwania migracji. Możliwe też, że część samic zatrzymuje się na dłuższe okresy postoju w trakcie migracji. Późniejszy przelot samic przez rejon Bałtyku po ciepłych zimach może być wynikiem kombinacji obu zjawisk.

Podsumowanie

Niniejsza praca doktorska wykazała wpływ temperatur środowiska na zimowiskach, trasach migracji i lęgowiskach, oraz płci na terminy wędrówki śpiewaka przez południowe wybrzeże Bałtyku. Stwierdzono wpływ temperatur na trasach migracji na terminy wiosennego przelotu śpiewaków przez południowe wybrzeże Bałtyku (wcześniejszy przelot przy wyższych temperaturach i *vice versa*). Wykazano też przyspieszenie początku jesienno-przeletu młodych śpiewaków i jego związek ze wzrostem temperatur w lipcu na lęgowiskach spowodowanym przez ocieplenie klimatu. Dzięki zastosowaniu równań dyskryminacyjnych, które pozwoliły na oznaczenie płci śpiewaków obrączkowanych przez dziesięciolecia na terenowych stacjach obrączkowania ptaków Akcji Bałtyckiej, po raz pierwszy było możliwe określenie wpływu płci na terminy przelotu śpiewaka oraz różnic we wpływie temperatury na migrację każdej z płci. Nowatorskim wynikiem rozprawy było potwierdzenie występowania protandrii u śpiewaka, oraz wykazanie, że temperatury na zimowiskach mają różny wpływ na wiosenną migrację samców i samic. Niniejsza praca stanowi podstawę do szerszych badań wpływu warunków klimatycznych na fenologię migracji ptaków wróblowych, z uwzględnieniem płci osobników. Opracowanie równań dyskryminacyjnych pozwalających

oznaczając płeć u śpiewaków migrujących przez polskie wybrzeże otwiera dalsze możliwości badań wpływu płci na migrację i na inne elementy biologii tego gatunku. Rozprawa także pokazała wartość wieloletnich serii danych, takich jak dane Akcji Bałtyckiej dotyczące morfologii i terminów wędrówek ptaków, oraz dane klimatyczne, w badaniach wpływu zmian klimatu na organizmy żywe.

Literatura

1. Berthold P. 1996. Control of bird migration. London: Chapman & Hall
2. Newton I. 2008. The migration ecology of birds. London: Academic Press
3. Merlin C, Liedvogel M. 2019. The genetics and epigenetics of animal migration and orientation: birds, butterflies and beyond. *Journal of Experimental Biology* 222: 1–11. DOI: 10.1242/jeb.191890
4. Zhao T, Ilieva M, Larson K, Lundberg M, Neto JM, Sokolovskis K, Åkesson S, Bensch S. 2020. Autumn migration direction of juvenile willow warblers (*Phylloscopus t. trochilus* and *P. t. acredula*) and their hybrids assessed by qPCR SNP genotyping. *Movement Ecology* 8, Article number: 22. DOI: 10.1186/s40462-020-00209-7
5. Woodrey M, Chandler C. 1997. Age-Related Timing of Migration: Geographic and Interspecific Patterns. *The Wilson Bulletin* 109 (1): 52–67.
6. Morbey YE, Ydenberg RC. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecology Letters* 4: 663–673. DOI:10.1046/j.1461-0248.2001.00265.x
7. Kokko H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 68: 940–950. DOI: 10.1046/j.1365-2656.1999.00343.x
8. Spottiswoode CN, Tøttrup AP, Coppack T. 2006. Sexual selection predicts advancement of avian spring migration in response to climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 3023–3029
9. Rainio K, Tøttrup AP, Lehikoinen E, Coppack T. 2007. Effects of climate change on the degree of protandry in migratory songbirds. *Climate Research* 35: 107–114. DOI: 10.3354/cr00717
10. Tryjanowski P, Kuźniak S, Sparks TH. 2002 Earlier arrival of some farmland migrants in western Poland. *Ibis* 144: 62–68, DOI: 10.1046/j.0019-1019.2001.00022.x
11. Norris DR, Marra PP, Kyser TK, Sherry TW, Ratcliffe LM. 2004. Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 59–64
12. Marra PP, Francis CM, Mulvihill RS, Moore FR. 2005. The influence of climate on the timing and rate of spring bird migration. *Oecologia* 142: 307–315. DOI: 10.1007/s00442-004-1725-x
13. Tøttrup AP., Rainio K, Coppack T, Lehikoinen E, Rahbek C, Thorup K. 2010. Local Temperature Fine-Tunes the Timing of Spring Migration in Birds. *Integrative and Comparative Biology* 50 (3): 293–304. DOI:10.1093/icb/icq028
14. Robson D, Barriocanal C. 2011. Ecological conditions in wintering and passage areas as determinants of timing of spring migration in trans-Saharan migratory birds. *Journal of Animal Ecology* 80: 320–331. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01772.x
15. Lehikoinen A, Lindén A, Andersson A, Crewe TL, Dunn EH, Gregory G, Karlsson L, Kristiansen V, Mackenzie S, Newman S, Røer JE, Sharpe C, Sokolov LV, Steinholtz A, Tirri IS, Tjørnløv RS. 2019. Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: Asymmetric advancement in time and increase in duration. *Ecological Indicators* 101:985–991. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.01.083

16. Forchhammer MC, Post E, Stenseth NC. 2002. North Atlantic Oscillation timing of long- and short-distance migration. *Journal of Animal Ecology* 71:1002–1014. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2002.00664.x
17. Hüppop O, Hüppop K. 2003. North Atlantic oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 233–240. DOI: 10.1098/rspb.2002.2236
18. Lehikoinen E, Sparks TH. 2010. Changes in migration. In: Møller AP, Fiedler W, Berthold P, editors. *Effects of Climate Change on Birds*. Oxford: Oxford University Press. pp. 89–112.
19. Hedlund JSU, Jakobsson S, Kullberg C, Fransson T. 2015. Long-term phenological shifts and intra-specific differences in migratory change in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology* 46: 97–106. DOI: 10.1111/jav.00484
20. Møller AP. 2004. Protandry, sexual selection and climate change. *Global Change Biology* 10: 2028–2035
21. Rubolini D, Spina F, Saino N. 2004. Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds. *Behavioral Ecology* 15: 592–601. DOI: 10.1093/beheco/arh048
22. Cramp S. 1988. *The birds of the Western Palearctic*. Vol. V. Oxford: Oxford University Press.
23. Collar N. 2005. Song Thrush. In: del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J, Christie D, de Juana E, editors. *Handbook of the Birds of the World*. Barcelona: Lynx Edicions. pp. 637–638.
24. Busse P, Maksalon L. 1986. Wędrowki europejskich populacji drozda śpiewaka *Turdus philomelos*. *Notatki Ornitologiczne* 27: 1–2.
25. Milwright RDP. 2006. Post-breeding dispersal, breeding site fidelity and migration/wintering areas of migratory populations of Song Thrush *Turdus philomelos* in the Western Palearctic. *Ringling & Migration* 23: 21–32. DOI: 10.1080/03078698.2006.9674340
26. Tøttrup AP, Thorup K, Rahbek C. 2006. Patterns of change in timing of spring migration in North European songbird populations. *Journal of Avian Biology* 37:84–92, DOI: 10.1111/j.0908-8857.2006.03391.x
27. Sinelschikova A, Sokolov LV. 2004 Long-term monitoring of the timing of migration in thrushes (*Turdus philomelos*, *T. iliacus*) in the Eastern Baltic. *Avian Ecology and Behavior* 12: 11–30.
28. Svensson, L. 1992. *Identification Guide to European Passerines*. British Trust for Ornithology, The Nunnery, UK.
29. Demongin, L. 2016. *Identification guide to Birds in the Hand*. Beauregard-Vendon.
30. Tabachnick, B.G. & Fidell, L.S. 1996. *Using multivariate statistics*. 3rd ed. Harper Collins Publishers, New York.
31. Tøttrup AP, Thorup K, Rahbek C. 2006. Changes in timing of autumn migration in North European songbird populations. *Ardea* 94: 527–536.
32. Ahola M, Laaksonen T, Sippola K, Eeva T, Rainio K, Lehikoinen E. 2004. Variation in climate warming along the migration route uncouples arrival and breeding dates. *Global Change Biology* 10: 1610–1617. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2004.00823.x
33. Guallar S, Quesada J, Gargallo G, Herrando S, Romero JM. 2010. Use of discriminant analysis in the sex determination of passerines breeding in the western Mediterranean. *Revista Catalana d'Ornitologia* 26: 38–50.
34. Bakken V, Runde O, Tjørve E. 2006. *Norsk ringmerkingsatlas*. Vol. 2. Stavanger: Stavanger Museum.

35. Csörgo T, Harnos A. 2011. Change of migration timing of Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) during 23 years. *Ornis Hungarica* 9(1–2): 53–63.
36. Hastie TJ, Tibshirani RJ. 1990. Generalized additive models. Chapman and Hall, London.
37. Wood S. 2017. Generalized Additive Models: An Introduction with R. 2nd edn. Chapman & Hall. CRC Press, Taylor & Francis Group, Florida, US.
38. Manly BFJ. 2007. Randomization, bootstrap, and Monte Carlo methods in biology. 3rd edn. Chapman & Hall, London, pp 64–65
39. Zar JH. 2010. Biostatistical Analysis. 5th edition. New Jersey: Pearson Prentice Hall. pp: 400–402.
40. Biecek P. 2013. Analiza danych z programem R: modele liniowe z efektami stałymi, losowymi i mieszanymi. Wydawnictwo Naukowe PWN.
41. TIBCO Software Inc. 2017. Statistica 13.1.0
42. R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
43. Saiki R, Scharf S, Faloona F, Mullis K, Horn G, Erlich H, Arnheim N. 1985. Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science* 230 (4732): 1350–1354. DOI:10.1126/science.2999980.
44. Griffiths R, Double MC, Orr K, Dawson RJG. 1998. A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7: 1071–1075. DOI: 10.1046/j.1365-294x.1998.00389.x
45. Ball RM, Avise JC. 1992. Mitochondrial DNA phylogeographic differentiation among avian populations and the evolutionary significance of subspecies. *The Auk* 109: 626–636
46. Bensch S, Andersson T, Åkesson S. 1999. Morphological and molecular variation across a migratory divide in Willow warblers, *Phylloscopus trochilus*. *Evolution* 53: 1925–1935.
47. Bantock TM, Prys-Jones RTP, Lee PLM. 2008. New and improved molecular sexing for museum bird specimens. *Molecular Ecology Notes* 8: 519 –528.
48. Cade BS, Noon BR. 2003. A Gentle Introduction to Quantile Regression for Ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1(8): 412–420.
49. Koenker R. 2004. Quantile regression for longitudinal data. *Journal of Multivariate Analysis* 91:74–89.
50. R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
51. Knudsen E, Lindén A, Both C, Jonzén N, Pulido F, Saino N, Sutherland WJ, Bach LA, Coppack T, Ergon T, Gienapp P, Gill JA, Gordo O, Hedenström A, Lehikoinen E, Marra PP, Møller AP, Nilsson ALK, Péron G, Ranta E, Rubolini D, Sparks TH, Spina F, Studds CE, Sæther SA, Tryjanowski P, Stenseth NC. 2011. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biol Rev* 86: 928–946, DOI: 10.1111/j.1469-185X.2011.00179.x
52. Lack D. 1972. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Chapman and Hall, London.
53. Dunn P. 2004. Breeding dates and reproductive performance. *Adv Ecol Res* 35: 67–86, DOI: 10.1016/S0065-2504(04)35004-X
54. Orians G. 1969. On the Evolution of Mating Systems in Birds and Mammals. *The American Naturalist* 103(934): 589–603.
55. Gill F. 1995. Ornithology. New York: WH Freeman and Co.

56. Harnos A, Lang Z, Fehérvári P, Csörgő T. 2015. Sex and age dependent migration phenology of the Pied Flycatcher in a stopover site in the Carpathian Basin. *Ornis Hungarica* 23(2): 10–19. DOI: 10.1515/orhu-2015-0010
57. Elkins N. 2004. *Weather and Bird behavior*. London: T&A D Poyser.
58. Salewski V, Hochachka WM, Fiedler W. 2013. Multiple Weather Factors Affect Apparent Survival of European Passerine Birds. *PLoS One* 8(4): e59110. DOI: 10.1371/journal.pone.0059110
59. Pearce-Higgins JW, Green RE. 2014. *Birds and climate change: impacts and conservation solutions*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
60. Vengerov PD. 2017. Effect of rise in spring air temperature on the arrival dates and reproductive success of the Song Thrush, *Turdus philomelos* (C.L. Brehm, 1831) in the forest-steppe of the Russian Plain. *Russian Journal of Ecology* 48 (2): 178–184. DOI: 10.1134/S1067413617020102