

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Zoologie

Studijní obor: Zoologie obratlovců



**Bc. Barbora Počtová Vodičková**

Izotopové profily uhlíku v peří a jejich vztah s místem zimoviště a průběhem hnízdění  
u dálkově migrujícího pěvce

Carbon isotope profiles in feathers and their association with wintering site and breeding  
performance in a long-distance migrant passerine

Diplomová práce

Vedoucí práce: prof. Mgr. Tomáš Albrecht, Ph.D.

Praha, 2024

## **Prohlášení**

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

V Praze dne: 8.8.2024

Barbora Počtová Vodičková

.....

## **Poděkování**

Ráda bych svá první slova díky věnovala svému školiteli, prof. Tomáši Albrechtovi. Děkuji za vřelé přijetí do týmu a příležitost zpracovávat tak atraktivní téma. Děkuji za tvou trpělivost, kterou často pokouším, a za pevné vedení a čas, který jsi mi věnoval, nejen při psaní této diplomové práce. Těším se na další spolupráci!

Také bych chtěla poděkovat Mgr. Josefíně Záleské za její neutuchající podporu a pomoc v těžkých chvílích. Děkuji!

V neposlední řadě bych ráda poděkovala Všem ze současného i minulého vlašťovčího i nevlašťovčího týmu. Bez vašeho zájmu a pilné práce při sběru dat, terénních pracích a analýzách bych jen těžko tuto práci napsala.

Moc děkuji i své rodině za neustálou podporu.

## Abstrakt

Migrace pěvců je fascinujícím a složitým fenoménem, který lze studovat pomocí různých metod, včetně analýzy stabilních izotopů. Stabilní izotopy umožňují popsat migrační zvyky ptáků v transkontinentálním měřítku a poskytují důležité informace o jejich zimovištích. Tyto metody mohou být využity k pochopení tzv. carry-over effects, tedy přenosných efektů, které má prostředí zimoviště na fyziologický stav a reprodukční úspěch jedinců v místě hnízdiště. Stabilní izotopy jsou ideálním nástrojem k rozlišení tahových zvyklostí v místech takového rozhraní.

Tato práce se zabývá studiem izotopových profilů peří vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), trans-saharského migrujícího pěvce v centru tahového rozhraní v oblasti, kde se jednotlivé populace odlišují tahovou konektivitou. Práce se zaměřuje na validaci použití izotopů uhlíku ( $\delta^{13}\text{C}$ ) pro určení charakteru zimovišť v palearkto-afrotropickém systému na základě geolokátorových dat v kombinaci s izotopickou mapou  $\delta^{13}\text{C}$  Afriky (rozlišení prostředí pralesa a savan) a zkoumání přenosných efektů migrace, které ovlivňují zejména fyzickou kondici a reprodukční úspěch jedinců. Výsledky ukazují, že izotopové profily peří korelují s izotopovými profily prostředí zimovišť, které vycházejí z geolokátorových pozic, a že jednotlivé migrační strategie lze na základě izotopových profilů v peří v populaci odlišit. Ve sledované populaci, zejména mladí samci, vykazují v závislosti na úrovni izotopů uhlíku v peří odlišné načasování příletu, které se přenáší i do následujících fází hnízdního projevu. Vybrané fyziologické znaky se v závislosti na izotopových profilech peří jedinců nelišily. Diplomová práce poskytuje základní charakteristiku tahové konektivity a přenosných efektů migrace ve studované populaci vlaštovky obecné.

**Klíčová slova:** Trans-Saharská migrace, přepeřování, ornamenty, načasování hnízdění, Congo Basin, jižní Afrika, carry-over effects,  $\delta^{13}\text{C}$

## Abstract

Passerines' migration is a unique and complex phenomenon that can be studied by various methods, including stable isotope analysis. Stable isotopes can reflect bird migrations between continents and determine their wintering sites. These methods can be used to characterise the carry-over effects of the wintering site environment on the physiological status and reproductive success of individuals at the breeding site. Stable isotopes are an ideal tool to distinguish migration connectivity at the migration divide.

This thesis aims to study the isotope profiles of feathers of the Barn swallow (*Hirundo rustica*), a trans-Saharan migratory passerine at the centre of a migratory divide in an area where populations differ in their migratory connectivity. This work focuses on the validation of the use of carbon isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ) to determine the character of wintering sites in a palearcto-afrotropical system, based on geolocator data combined with a  $\delta^{13}\text{C}$  isotopic map of Africa (contrasting forest and savannah environments), and to describe the carry-over effects of migration that can influence the condition and reproductive success of individuals. The results show that feather isotope profiles correlate with isotope profiles of the wintering environment based on geolocator locations, and the different migration strategies can be detected based on the isotope profiles in feathers in the population. In the studied population, mainly young males showed different timing of arrival according to the level of carbon isotopes in their feathers, which carried over to the following phases of breeding performance. The studied physiological traits did not differ depending on the isotope profiles of the individual's feathers. This thesis provides a basic description of the migration connectivity and carry-over effects in the studied Barn swallow population.

**Key words:** Trans-Saharan migration, moulting, ornamentation, timing of breeding, Congo Basin, Southern Africa, carry-over effects,  $\delta^{13}\text{C}$

## Obsah

ÚVOD.....	7
MIGRAČNÍ STRATEGIE PTÁKŮ .....	9
METODY SLEDOVÁNÍ MIGRACE PTÁKŮ .....	11
Kroužkování .....	11
Geolokátory.....	11
Stabilní izotopy .....	13
PRINCIPY VYUŽITÍ STABILNÍCH IZOTOPŮ PRO POPIS ZIMOVÍŠŤ PTÁKŮ ....	15
Izotop uhlíku.....	15
Izotopy dusíku.....	18
Izotopy vodíku .....	19
Validace izotopových metod k určení polohy zimoviště.....	20
PŘENOSNÉ EFEKTY MIGRACE .....	22
MODELOVÝ DRUH: VLAŠTOVKA OBECNÁ ( <i>HIRUNDO RUSTICA</i> ) .....	25
Přenosné efekty migrace vlaštovky obecné.....	28
CÍLE DIPLOMOVÉ PRÁCE .....	31
METODIKA .....	32
Hnízdní data.....	33
Morfologická data.....	33
Odběr peří.....	33
Analýza stabilních izotopů.....	34
Postupy analýzy srovnání poloh pomocí stabilních izotopů $\delta^{13}\text{C}$ z peří a geolokátorů .....	34
Zpracovávání dataset.....	36
Statistická analýza .....	37

<b>VÝSLEDKY .....</b>	<b>38</b>
1) Srovnání $\delta^{13}\text{C}$ prostředí zimoviště určeného geolokátory s obsahy $\delta^{13}\text{C}$ v peří.....	38
2) Opakovatelnost $\delta^{13}\text{C}$ v peří a porovnání $\delta^{13}\text{C}$ různých částí opeření .....	44
3) Zhodnocení přenosných efektů migrace.....	48
<b>DISKUZE.....</b>	<b>61</b>
<b>ZÁVĚR .....</b>	<b>67</b>
<b>SEZNAM OBRÁZKŮ, MAP, TABULEK A GRAFŮ .....</b>	<b>68</b>
<b>REFERENCE .....</b>	<b>71</b>
<b>REFERENCE STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ DAT .....</b>	<b>81</b>

## Úvod

Pochopení ekologie stěhovavých ptáků je klíčové pro studium vztahů mezi hnízdišti, migračními zastávkami, krmišti a zimovišti. Jejich roční cyklus se dělí na dvě hlavní období: hnízdní a nehnízdící. Zatímco během hnízdního období v Evropě můžeme snadno studovat individuální životní strategie trans-saharských stěhovavých ptáků, méně je známo o podmínkách během nehnízdícího období, na zimovištích v Africe. Znalost podmínek na zimovištích je pro naše chápání zásadní, protože zde probíhají klíčové procesy, jako jsou přepeřování, růst ornamentů a další procesy ovlivňující celkovou tělesnou kondici, která má vliv na následný projev na hnízdišti. Těmto přenosným efektům se říká "carry-over effects" (Jetz et al., 2012; Somveille et al., 2013).

Zimoviště ovlivňují jedince nejen svými podmínkami, ale také svou vzdáleností od hnízdiště, což má také vliv na dobu příletu, načasování hnízdění a celkové fitness (Woodworth et al., 2016). Je dokázáno, že migrující jedinci jsou svému hnízdišti věrní (Newton, 2012). Naproti tomu silný vztah k místu zimoviště nebyl u mnoha druhů potvrzen. To je ovšem, do značné míry, dáno i absencí relevantních dat. Stanovení míry věrnosti místu zimoviště je přitom důležité pro popis vztahů mezi podmínkami prostředí, individuálními životními strategiemi a populační dynamikou (Cresswell, 2014).

Mapování migračních strategií a zimovišť ptáků je většinou závislé na běžném kroužkování nebo na nákladném použití telemetrických prostředků. V některých případech však lze různé migrační strategie a zimoviště populací v místech migračních rozhraní zmapovat pomocí stabilních izotopů (např. Hobson 2007, 2019). Stabilní izotopy představují alternativní, neinvazivní nástroj, který umožňuje zpětné určení zimovišť migrujících ptáků při odchytu na hnízdišti. Izotopy (např.  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  a  $\delta^2\text{H}$ ) jsou organismem přijímány skrze potravu a jejich izotopové složení je specifické pro každou oblast. Organismy, které se pohybují v oblastech s různými izotopovými profily stravy, tyto profily absorbují a ukládají do svých tkání. Izotopová analýza tkání proto slouží jako cenná metoda pro vymezení prostorového pohybu organismů na základě rozdílů v izotopové distribuci v prostředí (Wassenaar & Hobson, 2003; Bowen, 2010; West et al., 2010). Izotopová analýza peří umožňuje neinvazivně určit zimoviště ptáků, což je klíčové zejména pro studium migračních a tahových rozhraní na kontinentální úrovni (Hobson et al., 2004; Hobson 2012c). Zásadním předpokladem využití izotopů v peří pro mapování tahových zvyklostí, či konektivity je vysoká korelace mezi izotopy zimoviště a matrice sloužící k analýze izotopů jedince, pro ptáky typicky peří, které se obměňuje v místě zimoviště (Hobson & Kardynal, 2016).

Ideálním místem pro sledování přenosných efektů migračních strategií na celoživotní výkonnost jedinců jsou populace s velkou variabilitou migračních strategií, a to například v oblastech migračního rozhraní. Rozhraní vzniká v důsledku geografických bariér, které tvoří překážky pro migraci a nutí populace migrovat různými směry, aby se těmto bariérám vyhnuly (Møller et al., 2006). Migrační strategie mohou být vyvážené ve středu migračního rozhraní, ale lze předpokládat, že se dominance jedné migrační strategie a její vlivy budou zvyšovat směrem ven od středu rozhraní (Rönn et al., 2015). Migrační rozhraní může oddělovat populace stěhovavých ptáků, což umocňuje vnitrodruhové rozdíly v migračních strategiích. Tyto rozdíly mohou vést k asortativnímu párování, genetické divergenci a následné sympatrické speciaci (Rolshausen et al., 2010).

Vhodným druhem pro sledování přenosných efektů migrace v transkontinentálním měřítku je vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*). Vlaštovka obecná je trans-saharský migrant, krátkověký pěvec, hnízdící polokoloniálním způsobem, většinou v zemědělských objektech. Zimoviště jihoevropských a jiho-západoevropských populací vlaštovky obecné se nachází především ve středních a západních tropických deštných lesích Afriky (povodí Konga), zatímco severo-východoevropské populace zimují především v širokém pásmu savan zasahujících do jižní Afriky (Rönn et al., 2015). Podle hlášených zpětných odchytů ze zimovišť (Cepák et al., 2008) nebo lokalit určených geolokátory (Klvaňa et al., 2018), hnízdní populace vlaštovky obecné v České republice zimují v různých oblastech Afriky od Konžské pánve až po savany jižní Afriky. To naznačuje, že Česká republika se nachází v migračním a tahovém rozhraní vlaštovky obecné, přičemž jedinci při svých přesunech mezi hnízdišti a zimovišti využívají různé migrační trasy vedoucí do různých oblastí zimovišť.

Tato diplomová práce se zaměřuje na studium populace vlaštovky obecné v okolí Třeboně. Lokalita se nachází se v centru předpokládaného migračního rozhraní, kde se stýkají populace s různou tahovou konektivitou (Kongo vs. východní a jižní Afrika). Po krátké rešerši bude v rámci práce validován předpokládaný mezi izotopovými poměry  $\delta^{13}\text{C}$  na zimovišti a v místě rostoucím peří, stejně jako úroveň  $\delta^{13}\text{C}$  v peří odlišující se podle migrační strategie. Dále bude stanovena meziroční stabilita  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, tedy odhadnuta věrnost ptáků k daným zimovištím a také budou porovnány hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  z různých částí opeření. Poslední část práce bude věnována vztahu  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a morfologickým znakům a přenosným efektům zimoviště (hodnota izotopů  $\delta^{13}\text{C}$ ) na fenologii hnízdění a reprodukční úspěch v námi studované populaci (tj. carry-over effects).

## Migrační strategie ptáků

Migrace je sezónní pohyb populace mezi hnízdištěm a zimovištěm, zejména z důvodu dostupnosti potravy. Ve vyšších zeměpisných šířkách je v létě, díky delším dnům, více potravy, a tedy je zde i menší konkurence a nižší predační tlak. Zimoviště naopak poskytují bohaté potravní zdroje a příznivé klima v období, kdy na hnízdištích panují nepříznivé podmínky (Alerstam et al., 2003). Migrace je řízena geneticky, endogenními rytmy, počasím, teplotou a dalšími faktory (Helm & Liedvogel, 2024). Důležitým faktorem, určujícím načasování pohybu mezi hnízdištěm a zimovištěm, je obnova peří (přepeřování). Přepeřování je pro ptáky velmi náročný fyziologický proces a není možné jej kombinovat s hnízděním, nebo migrací. Obměna peří je nezbytná pro sexuální signalizaci, tepelnou izolaci a také k udržení účinné aerodynamiky letu, díky které jsou ptáci schopni překonat extrémní vzdálenosti (Berthold, 2001).

Ročně odlétá více než osm miliard ptáků ze severní polokoule na své zimoviště v Africe a Jižní a Střední Americe. Migrační trasy ptáků byly formovány historickým rozšířením druhů a biosféry, stejně jako glaciálními cykly (Ehlers & Gibbard, 2004; Newton, 2008). V současné době migraci ptáků ovlivňují zejména geografické překážky, jako jsou oceány, moře, pohoří a pouště (Newton, 2008). Geografické překážky nutí populace migrovat různými směry. Často se tedy stává, že populace jednoho druhu hnízdící blízko sebe migrují různými trasami, které mohou dokonce vést i do oddělených zimovišť. Místo, kde během migrace dochází k rozdělení migračních tras, nazýváme migrační rozhraní (Moreau, 1952).

V místě migračního rozhraní je důležité znát přítomnou tahovou konektivitu. Tahová konektivita popisuje míru soudržnosti populací tažných druhů mezi jednotlivými fázemi životního cyklu a určuje, nakolik podmínky na tahových zastávkách a na zimovišti ovlivňují dynamiku populací. Tahová konektivita může být přítomna v různé míře, od slabé, kdy dochází k prolínání různých strategií, až po silnou, kdy populace zůstávají oddělené, což může vést až ke genetické divergenci (Rolshausen et al., 2010). Zásadní je, zda jedinci v populaci migrují odděleně, či migrační pohyby vykazují nějakou závislost např. podle věku a pohlaví (Woodworth et al., 2016). Také záleží, jaké je propojení významných stanovišť a určení věrnosti těmto lokalitám v různých fázích životního cyklu. Rozdíly v migraci, vystavení různým prostředím faktorům zimoviště mají dopad na fyzickou kondici, reprodukční úspěch jednotlivých podskupin, lišících se tahovými zvyklostmi. To následně ovlivnit dynamiku celé populace (Marra et al., 1998).

Nejvýznamnější tahové systémy jsou neoarktisko-neotropický (migrace mezi Severní a Jižní Amerikou), asijsko-australskoasijský (migrace mezi asijskými tropy a temperátními oblastmi východní Asie) a palearktisko-afrotropický (migrace z hnízdišť v Evropě a západní Asii do Afriky) (Newton, 2008). V palearktisko-afrotropickém systému jsou migrační trasy formovány Středozemním mořem a Saharskou pouští. Při migraci mezi Evropou a Afrikou ptáci využívají tři hlavní strategie: jihozápadní, jihovýchodní a centrální jižní (Moreau, 1952).

## Metody sledování migrace ptáků

Studium ptačí migrace je klíčové pro porozumění ekologickým a evolučním procesům, které ovlivňují populace ptáků po celém světě. Ke sledování migrace bylo vyvinuto mnoho nástrojů, mezi něž patří tradiční kroužkování, které poskytuje základní údaje o pohybu ptáků, případně světelné geolokátory, které je možné využít i pro menší druhy ptáků. Dále je využívána izotopová analýza peří. Tato může poskytnout informace o prostředí a charakteru zimoviště. Je možné použít i další metody jako barvené odečítací kroužky a značení, radiovou satelitní telemetrii a GPS systémy (Flack et al., 2022). Metody použité pro sběr dat v námi sledovaném migračním systému jsou podrobněji rozebrány v následujících kapitolách.

### Kroužkování

Jedním z klasických nástrojů, jak monitorovat ptačí populace a porozumět jejich ekologii, je kroužkování. Po století existence je vědecké kroužkování ptáků stále velmi všestrannou a mimořádně užitečnou výzkumnou technikou. Kroužkování ptáků již napomohlo objasnit a popsat mnoho tras a zimovišť stěhovavých ptáků, což je důležité k pochopení mechanismů ptačí migrace (Baillie, 1995). V Evropě systematické kroužkování probíhá déle než 100 let. V České republice se kroužkuje již od roku 1910 a v současné době je ročně kroužkováno kolem 175 000 ptáků (Historie kroužkování ptáků, n.d.). Pro účely sledování migrace se využívají standartní hliníkové kroužky (případně v kombinaci s odečítacími kroužky<sup>1</sup>). Při opakovaném odchytu, či pozorování je do veřejné databáze Euring (euring.org) zanesena informace o pozorování daného jedince (kód kroužku, lokalita, datum, čas). Tato pozorování jsou ale ovlivněna mnoha faktory, jako je například demografie, geografie, charakter prostředí, či politická situace (Marra et al., 2015; Flack et al., 2022), která zejména pro pozorování a odchyt ptáků v místech jejich zimoviště (Afrika) často nebývá příznivá.

### Geolokátory

Za účelem co nejpřesnějšího sledování trans-kontinentálních migrantů je vhodné využít geolokátory, které dokáží přesně popsat pohyb migrujícího jedince za předpokladu zpětného odchytu. Geolokátory představují bezprecedentní příležitost porozumět migraci malých pěvců (< 50 g) na individuální úrovni a v širším měřítku (Bridge et al., 2011). Světelné geolokátory často upevněné na dorsální straně ptáka zachycují úroveň osvětlení v pravidelných časových

---

<sup>1</sup> Odečítací kroužky slouží k vizuálnímu rozeznání jedince, mají unikátní barvenou kombinaci, či jsou alfanumericky odlišené. Kroužky jsou umístěné na viditelné části ptáka.

intervalech, záznam pak poskytuje denní odhad geografické polohy (Obr. 1) (Stutchbury et al., 2009; Robinson et al., 2010).



Obr. 1 - Světelný geolokátor (Intigeo - P55B1) připevněný na dorsální straně vlaštovky obecné. Lokalita Třeboň, Obora (foto: J. Cepák).

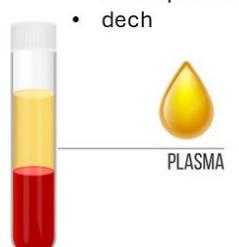
Tato metoda je průlomová, nicméně je finančně nákladná a má určitá rizika. Faktory omezující úspěšnou analýzu jsou následující. Jedinec nesoucí geolokátor musí být odchycen i po návratu na hnízdiště. Dalším omezením je malá pravděpodobnost sledování první migrace mladých ptáků, jelikož jejich návratnost je velmi nízká, často z důvodu vysoké mortality (McKim-Louder et al., 2013). Geolokátory se proto aplikují primárně na starší ptáky, minimálně ve druhém kalendářním roce života (2K)<sup>2</sup>. U geolokátorů může také docházet k chybovosti při snímání fotoperiody, například kvůli zastínění rostoucím peřím (Lisovski et al., 2012), technickým potížím, jako je vybití baterie, nebo ztrátě samotného geolokátoru. Zda mají geolokátory na migrující ptáky negativní dopad a ztěžují jim migraci, či zda je jejich chování při migraci reprezentativní není zatím zcela jednoznačně objasněno. Nasazení geolokátoru má potenciál snížit zjevné přežití ptáka, jeho kondici a tím i později hnízdní projev. Případně může oddálit události ročního cyklu, což vede ke zkreslení údajů o pohybu (Wilson & McMahon, 2006; Jewell, 2013). Velikost a váha geolokátorů je v současné době neustále snižována, aby se případnému ovlivnění přežití jedince předešlo. Ani mezi jednotlivými modely geolokátorů nejsou, v případě vlaštovky obecné, prokazatelné rozdíly ve vlivu na jejich přežití (Scandolara et al., 2014).

---

<sup>2</sup> "K" u věku ptáků označuje relativní stáří ptáka vzhledem k probíhajícímu kalendářnímu roku.

## Stabilní izotopy

Další v současné době využívanou technikou pro sledování migrace a určení místa zimoviště je využití vlastností stabilních izotopů. Stabilní izotopy odráží izotopové složení potravy a prostředí, a tedy i místo geografického původu. Odběrem tkáně lze pomocí chemicko-fyzikální analýzy určit, kde příslušná tkáň vyrůstala. To nám může napomoci vystopovat geografický původ živočicha (Hobson, 2019). K vystopování geografického původu tkáně se nejčastěji využívají stabilní izotopy lehkých atomů uhlíku (C, izotopy  $^{12}\text{C}$  a  $^{13}\text{C}$ ), dusíku (N, izotopy  $^{14}\text{N}$  a  $^{15}\text{N}$ ) a vodíku (H, izotopy  $^1\text{H}$  a  $^2\text{H}$ ). Každý z těchto prvků se v různých částech těla a tkáních ukládá odlišným způsobem a podléhá také různému metabolickému rozpadu. Je tedy nutné si předem ujasnit, jaký časový úsek chceme sledovat a dle tohoto kritéria vybrat vhodnou tkáň. Rozlišujeme metabolicky aktivní (neinertní) tkáně a tkáně neaktivní (inertní). Metabolicky aktivní tkáně je například krev a svaly, které nesou izotopový signál prostředí, kde vznikly, pouze v rozmezí hodin až měsíců (Obr. 2) (Hobson & Clark, 1992; Hoenig et al., 2022). Pro sledování migrace se nejčastěji využívají tkáně inertní, do kterých patří například peří a drápy, které jsou tvořeny z velké části keratinem. Proces keratinizace trvá přibližně dva týdny, než dojde ke vzniku keratinových vláken z aminokyselin a následné programované buněčné smrti (Lippens et al., 2005), poté se keratinová tkáň stává neaktivní a ponechává si izotopovou informaci, kterou nabyla při tvorbě (Bearhop et al., 2003; Blight et al., 2015). Izotopy v těchto tkáních zůstávají po dobu tkáňové existence téměř neměnné, vyjma izotopu vodíku, který zůstává ze 40 % výměnný s okolím (Wassenaar & Hobson, 2000).

Minuta až den	Den až týden	Týden až rok	Izotopy jsou v tkáni <b>FIXOVANÉ</b>
<ul style="list-style-type: none"><li>• krevní plasma</li><li>• dech</li></ul> 	<ul style="list-style-type: none"><li>• krev</li><li>• červené krvinky</li></ul> 	<ul style="list-style-type: none"><li>• kosti</li><li>• svaly</li><li>• kolagen</li></ul> 	 <ul style="list-style-type: none"><li>• peří</li><li>• drápy</li></ul>

Obr. 2 - Rychlost izotopového obratu v tkáních. Upraveno dle: Hoenig et al., 2022

Stabilní izotopy pro účely určení zimoviště ptáků jsou nejčastěji analyzovány z odebraného peří (pro sledování krátkodobější časové periody lze odbírat i rychleji se obměňující tkáně, např. krev, nebo drápy). Analýza stabilních izotopů v peří je efektivní metodou, protože peří uchovává izotopové složení z oblasti, kde rostlo. Následný odběr pera

na hnízdišti ptáky negativně neovlivňuje. U vlaštovek obecných a jiných migrujících ptáků tedy peří nese informaci o místě zimoviště, kde pták přepeřoval.

Určení matrice (peří) pro odběr není jednoduché, jelikož u dálkových migrantů často není podrobně popsán proces a načasování obměněny peří na zimovišti. Růst, přirůstání tělního opeří v rámci jedince je různě načasováno. Izotopicky se tak mohou jednotlivé části opeření lišit (Deme et al., 2021). Dálkoví migranti mají tendenci přepeřovat až v místě zimoviště (Hedenström, 2008) a přepeřují nejrychleji z pěvců (Hera et al., 2009). Také variabilita izotopového signálu v rámci jednotlivého pera se liší v závislosti na analyzovaném prvku izotopu. Stabilní izotopy dusíku vykazovaly v rámci pera stejné hodnoty, ale stabilní izotopy uhlíku v rámci jednotlivého pera vykazovaly mírně odlišné hodnoty mezi částí ostnu a praporu, pravděpodobně z důvodu odlišné diskriminace tkáněmi (Grecian et al., 2015). Jednotlivé typy per se částečně liší v izotopovém signálu i v závislosti na množství melaninu obsaženém v analyzovaném peří. Černé části peří jsou ochuzeny o těžké izotopy uhlíku ve srovnání s částmi bílého peří. Pro stabilní izotopy dusíku nebyl rozeznatelný žádný trend (Michalik et al., 2010). Znalost sekvence a načasování přepeřování u dospělých ptáků na zimovištích je proto nezbytná pro správnou interpretaci údajů o stabilních izotopech z peří. Z tohoto důvodu je vhodné ověřit výběr matrice, peří, pro určení zimoviště migrujících ptáků, kteří na zimovišti přepeřují, pomocí dat od jedinců se známou polohou zimoviště.

## Principy využití stabilních izotopů pro popis zimovišť ptáků

Izotopy jsou atomy téhož prvku, které mají stejný počet protonů a elektronů, ale liší se počtem neutronů. Počet součtu protonů a neutronů se vyjadřuje nukleonovým číslem (Sulzman, 2007). Počet protonů a neutronů výrazně ovlivňuje váhu atomu, a tedy i jeho fyzikální vlastnosti. Naopak elektrony a elektronový obal jako celek tyto vlastnosti téměř neovlivňují (Cabicar, 1982). Počet stabilních izotopů z pohledu lidského času zůstává stejný, ke změně však dochází v poměru stabilních izotopů v různých zdrojích a prostředích (Rundel et al., 2012). Jako veličina popisující kvantifikaci izotopů se používá izotopový poměr. Jedná se o poměr izotopu minoritního (těžšího izotopu) k četnosti majoritního (lehčího izotopu). Vyjadřování kvantifikace poměrů izotopů v absolutní míře není vhodné, jelikož těžší izotopy v přírodě zaujímají méně než jedno procento. Pro porozumění a popis hodnot izotopů se zavedlo relativní vyjádření izotopového zastoupení (Urey, 1948). Relativní izotopové zastoupení se vyjadřuje v kontextu změny k uměle určenému standardu, který je pro každý prvek unikátní a je uchováván Mezinárodní agenturou pro atomovou energii ve Vídni. Změna poměrů stabilních izotopů stejného prvku v daném prostředí se nazývá frakcionace ( $\alpha$ ). Stupeň frakcionace závisí na rozdílu hmot izotopů (atomové číslo). Stupeň frakcionace zmenšuje se stoupajícím atomovým číslem. Poměr těžšího izotopu k lehčímu se označuje R ( $R, \delta^{13}C = {}^{13}C/{}^{12}C$ ) ( $R$ , poměr dvou izotopů stejného prvku ve vzorku). Izotopové složení vzorku vůči stanovenému standardu ( $\delta$ ) se vyjadřuje jako relativní odchylka poměru těžšího a lehčího izotopu ve vzorku a standardu k poměru těžšího a lehčího izotopu ve standardu (referenční hodnotě)  $\delta = 1000 \times (R_{\text{vzorek}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}$ .  $\delta > 0$  vzorek je obohacený těžšími izotopy,  $\delta < 0$  vzorek je ochuzen o těžší izotopy vůči standardu. Výsledky jsou prezentované v jednotkách promile [‰] (Šantrůček et al., 2018).

Izotopová poměrová hmotnostní spektrometrie je hlavní metodou pro analýzu stabilních izotopů. Tato technika měří poměr hmotností izotopů konkrétního prvku ve vzorku. Přístroj musí být přesný, jelikož je nutné detekovat rozdíly v hmotnostech molekul, lišící se pouze o jeden neutron. Výstupem z izotopového poměrového hmotnostního spektrometru je spektrogram, ve kterém jsou liniemi znázorněny odezvy (intenzity [mV]) na četnost ionizovaných molekul sledovaného prvku.

### Izotop uhlíku

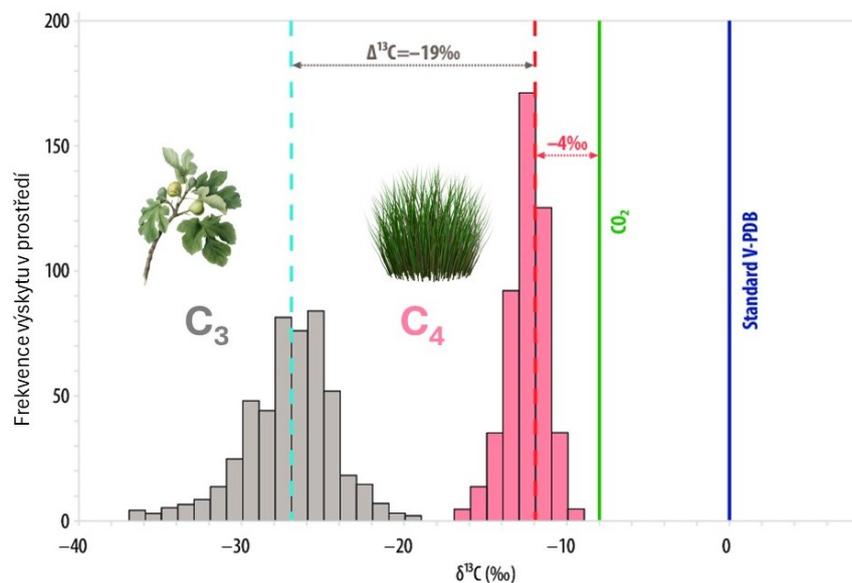
Stabilní izotop uhlíku v prostředí a přírodě se vyskytuje ve formě  ${}^{12}C$  a  ${}^{13}C$ . Jejich zastoupení se nerovnoměrně, těžší uhlík  ${}^{13}C$  se vyskytuje v prostředí pouze z 1.108 % a lehčí izotop  ${}^{12}C$

z 98,892 % (Sulzman, 2007). Cyklus izotopů uhlíku v životním prostředí zahrnuje výměnu mezi základními zásobníky: atmosférou, biosférou, hydrosférou a litosférou. Atmosférický uhlík, především ve formě oxidu uhličitého ( $\text{CO}_2$ ), obsahuje různé izotopy uhlíku, jako jsou  $^{12}\text{C}$ ,  $^{13}\text{C}$  a  $^{14}\text{C}$ . Rostliny během fotosyntézy preferenčně využívají lehčí izotop  $^{12}\text{C}$ , což vede k frakcionaci izotopů a odlišným izotopovým poměrům v organických látkách biosféry. Respirační procesy, dekompozice a spalování biomasy vracejí  $\text{CO}_2$  s různými izotopovými poměry, zpět do atmosféry. Hydrosféra absorbuje atmosférický  $\text{CO}_2$ , kde se izotopy uhlíku rozpuštěného  $\text{CO}_2$  (bikarbonáty a karbonáty), mění v závislosti na chemických reakcích a biologické aktivitě. Tyto izotopy mohou být využívány mořskými organismy nebo ukládány jako sedimenty, přičemž se různé izotopy různě ukládají do litosféry. V litosféře jsou izotopy uhlíku uloženy ve fosilních palivech a sedimentárních horninách, což nám poskytuje záznam o historických izotopových poměrech. Tato komplexní dynamika zajišťuje neustálou cirkulaci a výměnu izotopů uhlíku mezi jednotlivými zásobníky, což je klíčové pro pochopení globálních biogeochemických cyklů.

Jako izotopový standard pro izotopový poměr  $^{12}/^{13}\text{C}$  je stanoven Mezinárodní agenturou pro atomovou energii (IAEA) „Pee Dee Belemnite“ (PDB), který je uchováván ve Vídni. V tomto standardu jsou obsaženy uhličitany z mořských sedimentů měkkýšů belemnitů (Coplen et al., 2006).

Zejména díky diskriminaci uhlíku rostlinami je možné jednoduše popsat jednotlivé toky uhlíku v prostředí. Uhlík je využíván rostlinami při fotosyntéze a v průběhu tohoto procesu dochází v různých typech rostlin k různé diskriminaci uhlíku. To pak následně odráží i charakter prostředí a přibližné zastoupení typů rostlin. Rozlišujeme tři základní skupiny rostlin  $\text{C}_3$ ,  $\text{C}_4$  a CAM.  $\text{C}_3$  rostliny (traviny, křoviny, stromy a rostliny mírného pásu) jsou rostliny, které v průběhu fotosyntézy fixují  $\text{CO}_2$  pomocí enzymu ribulóza 1-5 bisfosfát karboxyláza oxygenáza (zkráceně Rubisco) a primárním produktem fixace je tříuhlíkatý cukr (proto  $\text{C}_3$  rostliny). V průběhu fotosyntézy tedy diskriminují atmosférický uhlík kolem 20 ‰, a jejich izotopový signál  $\delta^{13}\text{C}$  se pohybuje v rozmezí kolem od 25 do 32 ‰. V biologických procesech je rostlinou přednostně využíván lehčí izotop ( $^{12}\text{C}$ ) oproti těžšímu izotopu uhlíku ( $^{13}\text{C}$ ) (McCarroll & Loader, 2004). Na poměr těžšího a lehčího izotopu v  $\text{C}_3$  rostlinách mají vliv také vnější vlivy jako je sucho nebo vlhko,  $\text{C}_3$  rostliny v těchto prostředí budou buď obohaceny, nebo ochuzeny o  $^{13}\text{C}$  z důvodu změny rychlosti fotosyntézy a stomatální vodivosti (Šantrůček et al., 2018). V menší míře hraje určitou roli i difuze  $\text{CO}_2$  ve vztahu k mezibuněčným prostorům v listech (Cernusak et al., 2013). Následkem odlišné diskriminace těžšího izotopu uhlíku

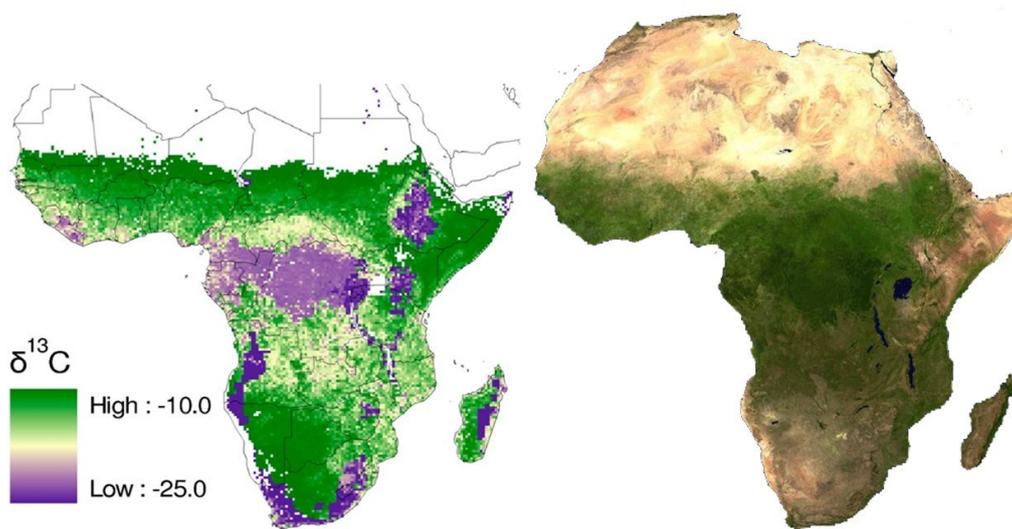
primárním enzymem rostlin s C<sub>3</sub> typem fotosyntézy jsou pletiva C<sub>3</sub> rostlin více ochuzena o <sup>13</sup>C než C<sub>4</sub> a CAM rostliny (Obr. 3) (O’Leary, 1988; Farquhar et al., 1989). C<sub>4</sub> rostliny (kulturní obiloviny, kukuřice, cukrová třtina, trávy a většina rostlin rostoucích v oblastech sucha) využívají přijatý CO<sub>2</sub> při fotosyntéze vícenásobně (z důvodu tlaku suššího prostředí). Asimilují uhlík ve dvou časově po sobě jdoucích krocích. V prvním kroku asimilují uhlík pomocí mezofylových buněk a fosfenolpyruvát-karboxyláza (PEPC), a v druhém kroku pomocí enzymu Rubisco v chloroplastech. Tento dvoufázový systém je pro C<sub>4</sub> rostliny významný, jelikož díky těmto odděleným systémům mají mnohonásobně větší koncentraci CO<sub>2</sub> v chloroplastech proti C<sub>3</sub> rostlinám a neztrácejí tak uhlík fotorespirací. Jedná se o uzavřený systém a maximální využívání uhlíku. Průměrné hodnoty diskriminace izotopu se pohybují kolem 5 ‰ vůči atmosféře, izotopový signál se pohybuje kolem 13 ‰ (Šantrůček et al., 2018).



Obr. 3 - Distribuce izotopových hodnot uhlíku ( $\delta^{13}\text{C}$ ) pro rostliny typu C<sub>3</sub> a C<sub>4</sub>, rozdíl je zapříčiněn rozdílnou diskriminací <sup>13</sup>C v průběhu fotosyntézy. Modrá čára: referenční standard PDB (Pee Dee Belemnite), zelená čára: izotopická úroveň atmosférického CO<sub>2</sub>, červené a modré šipky indikují rozdíl v izotopické úrovni mezi C<sub>3</sub> a C<sub>4</sub> rostlinami ( $\Delta^{13}\text{C} \approx 19 \text{ ‰}$ ) a mezi atmosférickým CO<sub>2</sub>. Upraveno dle: Zacháry, 2019

Pro účely sledování migrace jsou zásadní izotopické mapy, které na základě rozšíření C<sub>3</sub> a C<sub>4</sub> rostlin a podnebí, dokáží vyobrazit hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  v prostředí. Na základě těchto poznatků byla vytvořena i izotopická mapa pro sub-saharskou Afriku (Still & Powell, 2010), díky které bylo možno navázat a vytvořit izotopovou mapu  $\delta^{13}\text{C}$  přímo pro peří pěvců (Obr. 4) (Hobson et al., 2012c), které je v průměru o 2 ‰ ochuzenější nežli prostředí, ve kterém peří rostlo (např. Hobson 2007; Caut et al., 2009; Hobson et al., 2012c; Hoenig et al., 2022). Tato mapa byla vytvořena nejen pro  $\delta^{13}\text{C}$  ale také pro  $\delta^{15}\text{N}$  a  $\delta^2\text{H}$ . Jako referenční hodnoty byly použity již známé diskriminační faktory pro vztah strava-tkáň (peří). Pro kalibraci izotopických map pro

peří byla rovněž využita již publikovaná data o izotopech v peří různých ptáků, pro které bylo místo zimoviště v Africe určeno i jinou nezávislou metodou (jedním z výchozích druhů byla i vlaštovka obecná (Evans et al., 2003) (Hobson et al., 2012c)). Úroveň diskriminace těžších izotopů uhlíku se liší skrze výběr matrice (Michalik et al., 2010; Grecian et al., 2015; Carter et al., 2019; Deme et al., 2021), ale i druhově, trofickou úrovní a tím spjatou potravou (Caut et al., 2009). Hmyzožraví ptáci mají své peří ochuzené o přibližně 1–2 ‰  $\delta^{13}\text{C}$  oproti jejich potravě, býložravému hmyzu (např. Hobson, 2007; Caut et al., 2009; Hoenig et al., 2022). Býložravý hmyz je ve srovnání se svou stravou (prostředí) ochuzen o přibližně 1 ‰ (např. France & Peters, 1997).



Obr. 4 - Vlevo: Izotopická mapa Afriky pro  $\delta^{13}\text{C}$  (Hobson et al., 2012c), stanovená na základě distribuce vegetace ( $\text{C}_3$  a  $\text{C}_4$  rostliny) a podnebí v Africe. Zastoupení vegetace v Africe znázorňuje satelitní snímek vpravo

Pro přesnější určení geografického původu je možné zvolit kombinaci prvků stabilních izotopů. Je nutné vybrat izotopy tak, aby co nejlépe odrážely charakter místa (např. kontinent), ve kterém chceme přesněji určit geografický původ. Hodnoty izotopů v prostředí musí být dostatečně odlišitelné (Rubenstein & Hobson, 2004). Distribuce izotopů na Zemi je různá v závislosti na biogeochemických cyklech, které odrážejí charakter daného prostředí.

### Izotopy dusíku

Stabilní izotop dusíku se v prostředí vyskytuje ve formě  $^{15}\text{N}$  a  $^{14}\text{N}$ . Nejvíce dusíku je obsaženo v atmosféře, která je až ze 78 % tvořena molekulami  $\text{N}_2$  a zajišťuje tak primární zdroj dusíku v přírodě. Referenčním standardem pro izotop dusíku je atmosférický dusík (Fry, 2006). Tento standart je uchováván ve Vídni v IAEA. Atmosférický dusík jsou schopné fixovat pouze prokaryontní organismy, jako jsou bakterie a sinice. Tyto bakterie, či sinice se poté stávají

součástí půd a živočichů a jsou tedy klíčovým článkem koloběhu dusíku v přírodě (Šantrůček et al. 2018). Izotopy dusíku se zejména využívají k určení trofické úrovně. Trofická úroveň živočicha je vyjadřována pomocí rozdílu poměru stabilních izotopů v jednotkách promile. Tato hodnota je obvykle o dvě až pět promile vyšší než u kořisti, průměrně o 3.5 ‰ (DeNiro & Epstein, 1978; Adams & Sterner, 2000; Bearhop et al., 2004).

Pro účel sledování ptačí migrace se dusík může využít k určení potravním zvykům, díky speciálním adaptacím, či sezónní nabídce stravy v oblasti zimoviště, nebo hnízdiště, nebo také v souvislosti se změnou krajiny a změny zemědělského hospodaření (Alisauskas & Hobson, 1993).

### Izotopy vodíku

Stabilní izotop vodíku se vyskytuje ve dvou formách  $^1\text{H}$  a  $^2\text{H}$  deuterium (D). Izotop  $^1\text{H}$  se v přírodě vyskytuje hojně, 98.92 %, a těžší izotop vodíku, deuterium, se vyskytuje v 1.02 ‰ (Sharp 2017). Obdobně jako u izotopů kyslíku i množství izotopů vodíku závisí na teplotě. Vodní pára je oproti kondenzované vodě ochuzená o  $^2\text{H}$  a voda z různých zdrojů tak vykazuje různý poměr  $\delta^2\text{H}$ . Deuterium obsažené v oblačnosti se sráží více nežli  $^1\text{H}$ , a padá tak dříve zpět na zem ve formě srážek. Proto např. tropické ekosystémy, obsahují více deuteria než oblasti vnitrozemí nebo mírného pásu. V kontinentálních měřítkách tak dle distribuce srážek vznikají gradienty, které lze využít pro studium migrace (Gat, 1996). Přirozená distribuce těžšího izotopu vodíku je také ovlivněna nadmořskou výškou. S rostoucí výškou klesá zastoupení těžšího izotopu  $^2\text{H}$  (Poage & Chamberlain, 2001). Tento gradient byl ověřen a použit při sledování ptačí migrace v Evropě (Hobson et al., 2004), Americe (Hobson et al., 2012a) i Asii (Choi et al., 2020). Tento poměr je porovnáván, stejně jako izotopy kyslíku, se standardem oceánské vody SMOW (Rosman et al., 1998).

Stabilní izotopy vodíku se hojně uplatňují při výzkumu ptačí migrace, ale proti prvkům C, N, O, se při analýze potýkají s nechtěnou izotopovou výměnou mezi odebraným peřím a prostředím, například i v laboratoři (Wassenaar & Hobson, 2000). Výměna izotopů vodíku mezi peřím a okolním prostředím dosáhne rovnováhy během 24–48 hodin (Connin et al., 1997). Této reakci téměř nejde při přepravě a přípravě vzorků zabránit. Může tak snadno dojít ke zkreslení výsledku izotopového signálu. Ke kalibraci výsledků lze využít metodu "online keratin  $\delta\text{D}$  analysis" pomocí technologie CF-IRMS a zavedení keratinových standardů a komparativních ekvilibrací. Analýza izotopů vodíku pomocí této technologie je přímo určená

pro ptačí peří a díky aplikaci stejného postupu a protokolu jsou výsledky studií přesné a porovnatelné (Wassenaar & Hobson, 2003).

Pro určení geografické polohy pomocí izotopového signálu se používá rastrová mapa průměrného ročního detrendovaného vodíku ve srážkách (precipitation) ( $\delta^2\text{H p.}$ ). Rastr v rozlišení 10' byl vyvinut z detrendované interpolace pozemních dat, která byla získána z databáze Global Network of Isotopes in Precipitation (GNIP). Mapa poskytuje zdroj bodových odhadů aktuálních ročních hodnot izotopů srážek vodíku v jednotkách promile a na standardní stupnici VSMOW/SLAP (Vienna Standard Mean Ocean Water/Standard Light Antarctic Precipitation) (Bowen & Revenaugh, 2003; Bowen et al., 2005).

Přidání měření  $\delta^{18}\text{O}$  k měřením  $\delta^2\text{H}$  v keratinových tkáních má potenciál poskytnout důležité dodatečné informace o zdrojových vodách životního prostředí, stravě a klimatických podmínkách během růstu a před ním. V současné době však není zcela jasné, které mechanismy a jakou mírou přispívají k frakcionaci kyslíku v tkáních. Aplikace a užití poměru stabilních izotopů kyslíku ( $\delta^{18}\text{O}$ ) v ekologii jsou ve srovnání s izotopy vodíku stále vzácné, přestože jsou  $\delta^2\text{H}$  a  $\delta^{18}\text{O}$  v hydrologickém cyklu úzce propojeny meteorickým vztahem (Dansgaard, 1964). Dnes se izotopy kyslíku společně v kombinaci i s ostatními izotopy ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^2\text{H}$ ) uplatňují v multiizotopových studiích. Každý analyzovaný prvek může napomoci zpřesnění místa zimoviště (např. Hobson et al., 2012a; Hobson et al., 2012b).

#### Validace izotopových metod k určení polohy zimoviště

V poslední době je velký zájem o validaci stabilních izotopů pro určování zimovišť migrujících druhů, neboť míra shody polohy určené geolokátorem a izotopy v peří velmi závisí na načasování přepečování, výběru matrice, volbě izotopů a na izotopické mapě prostředí. V současné době ovšem není možné tyto výsledky zobecňovat (Hobson & Kardynal, 2016). Validace izosférických map pro retrospektivní přiřazování zimovišť pomocí stabilních izotopů v peří na základě dvou nezávislých technik je zásadní, jelikož existuje spousta faktorů, které mohou ovlivnit celkový obsah  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Nejčastěji se k validaci aplikace stabilních izotopů pro určování místa zimoviště používají geolokátory. Nicméně přes zjevnou nutnost takové validace je k dispozici velice omezené množství studií, které by se této problematice cíleně věnovaly. V neoarktiko-neotropickém systému byla validována metoda použití stabilního izotopu vodíku ( $\delta^2\text{H}$ ) v peří lesňáčků oranžotemenných (*Seiurus aurocapilla*). Odhady původu založené na geolokátorech a izotopech z ocasných per se statisticky nelišily (Hallworth et al., 2013). Naopak, nejednoznačné výsledky zimovišť určených pomocí geolokátorů a izotopů

vodíku ( $\delta^2\text{H}$ ) v ocasním peří strnadce skvrnitého (*Passerculus sandwichensis*) nepotvrdily možné využití izotopů vodíku pro tento druh. Hodnoty  $\delta^2\text{H}$  se lišily v rámci pohlaví a věku (Woodworth et al., 2016). Zimoviště určená geolokátory byla také srovnána se stabilními izotopy v neoarktisko-neotropickém migračním systému vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*). Pomocí izotopů uhlíku ( $\delta^{13}\text{C}$ ) a vodíku ( $\delta^2\text{H}$ ), také izotopů síry ( $\delta^{34}\text{S}$ ) pro odlišení pobřežních zimovišť, byla potvrzena vhodnost využití izotopů z ocasního peří pro určení zimoviště vlaštovky obecné (Hobson & Kardynal, 2016).

Naproti tomu studie provedená v rámci palearktisko-afrotropického migračním systému, naznačila, že pro určování zimoviště vlaštovky obecné není vhodné využívat peří z křídel (Seifert et al., 2018), ačkoli se očekává, že letky přepeřují až po migraci v místě zimoviště (Jenni & Winkler, 2020). Pozice izotopického prostředí zimoviště určené na základě světelných geolokátorů se neshodovala s izotopickými hodnotami ( $\delta^2\text{H}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) naměřenými v peří z křídel. Jedním z důvodů diskutovaných v práci je fakt, že vlaštovky se živí zejména aeroplanktonem, který je unášen větrem na velké vzdálenosti v rámci Afriky. Tento jev by snad mohl vést ke zkreslení poměru izotopů ve stravě v důsledku změny prostředí potravy (Seifert et al., 2018). Zjevně je nutno provádět další validace s využitím jiných matric, protože tento předpoklad se zdá být v rozporu s výsledky získanými v rámci neoarktisko-neotropického migračního systému vlaštovky obecné, kde izotopové profily v peří odpovídaly místu zimoviště (viz výše).

## Přenosné efekty migrace

Přenosné efekty (carry-over effects) jsou definovány jako události a procesy, které probíhají v jednom období a způsobují, že jedinci přecházejí do dalšího období ovlivnění obdobím minulým, což následně má vliv na jejich projevy v období následujícím. Přenosné efekty mají potenciál mít zpožděné důsledky pro fitness, reprodukční úspěch a přežití jedince (Harrison et al., 2011). Tyto vazby mohou mít vliv na načasování následných událostí v ročním cyklu, nebo stav jedinců, což vede ke změnám v reprodukční úspěšnosti a mohou ovlivnit i dynamiku celé populace (Norris & Marra, 2007).

V extrémních případech mohou přenosné efekty odlišných zimovišť být velmi výrazné. Jako tomu je například u již oddělených poddruhů budníčka většího (*Phylloscopus trochilus trochilus* a *Phylloscopus trochilus acredula*) v místě migračního rozhraní ve Švédsku. Pomocí analýzy stabilních izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  bylo prokázáno, že poddruh *P. t. acredula* tráví zimu na území s větším zastoupením  $\text{C}_4$  rostlin, jež je typické pro teplé, aridní klima a poddruh *P. t. trochilus* obývá zejména místa se zastoupením  $\text{C}_3$  rostlin, prostředí tropického pralesa (Chamberlain et al., 2000). Tyto dva poddruhy se od sebe liší i morfologicky, poddruh *P. t. acredula* má menší hmotnost a délku křídla nežli *P. t. trochilus*. V místě kontaktu areálu výskytu těchto dvou poddruhů vznikají hybridé.

Stabilní izotopy byly využity také k určení zimovišť pěnic černohlavých (*Sylvia atricapilla*). Některé evropské populace pěnic černohlavých zimují v Británii namísto tradičních středomořských lokalit. Analýza stabilních izotopů vodíku ( $\delta^2\text{H}$ ) ukázala, že migranti z Británie přilétají na německá hnízdiště dříve než ti ze středomoří, avšak s významným překryvem časů příletu. Tento jev je spojen s alochronním příletem, což vede k asortativnímu párování spojeným s možnými fitness výhodami, kvůli lepším podmínkám na zimovišti v Británii. Jedinci v páru vykazovali stejnou úroveň izotopů ( $\delta^2\text{H}$ ) v drápech. Pěnice černohlavé přepeřují před migrací na hnízdišti, a proto nebylo možné využít peří a z tohoto důvodu byly analyzovány přírůstky drápů, které rostly v místě zimoviště (Bearhop et al., 2005). Pravděpodobnost asortativního párování ptáků zimujících v Británii je prozatím nízká, nicméně přítomná. Jiné projevy přenosných efektů, jako je například tělesná hmotnost, délka tarsu, nebo hodnoty hematokritu, nebyly u pěnic černohlavých pocházejících z odlišných zimovišť prokazatelné (Rolshausen et al., 2010).

Rozdíly v načasování příletu dálkových migrantů mohou být ovlivněny mnoha faktory. Například načasováním migrace, migrační vzdáleností, kterou musí mezi hnízdištěm a zimovištěm překonávat a také celkovou rychlostí migrace (vzdálenost překonaná za jednotku

času). U časné migrace se předpokládá také dřívější přilet na zimoviště a s rostoucí vzdáleností roste i čas celkové migrace a tím se opoždíje přilet na zimoviště (Stanley et al., 2012). Tento vztah platí i opačně (Ouweland & Both., 2016). Ptáci s vyšší celkovou rychlostí migrace dorazí na zimoviště / hnízdiště dříve nežli ptáci s nižší migrační rychlostí. Rychlost migrace pozitivně koreluje s celkovou překonanou vzdáleností, ale negativně s tělesnou hmotností (Ellegren, 1993; Fransson, 1995; Schmaljohann, 2019). Ke své optimalizaci letu vykazují migrující ptáci řadu morfologických adaptací, jako je například velikost křídel a jejich zatížení. Vztah mezi poměrem délek stran křídla (rozpětí křídla<sup>2</sup>/plocha křídla) a zatížením křídla (hmotnost/plocha křídla) se vzdáleností migrace není u migrujících druhů zcela jasný. Migranti se svůj let snaží co nejvíce energeticky optimalizovat (Norberg, 2012). U většiny pěvců s rostoucí vzdáleností migrace roste i rozpětí křídel a také i poměr stran křídel (užší křídla) (Vágási et al., 2016). Pokud známe morfologii křídla jedince, lze tyto parametry zkombinovat i s analýzou stabilních izotopů a popsat tak přenosné efekty v kontextu prostředí zimoviště a překonané vzdálenosti při migraci. U různých ptačích populací se totiž morfologie křídel ukázala jako užitečná ve studiích migrační konektivity, poskytující geografickou segregaci morfotypů (Tellería & Carbonell 1999; Tellería et al., 2001).

Načasování událostí napříč ročním cyklem je pro ptáky zásadní, ale může být ovlivněno širokou škálou jiných negativních událostí. Negativní události z minulosti způsobují zpoždění (Harrison et al., 2011), tato zpoždění se během ročního cyklu kumulují. Nicméně, s rostoucím časovým odstupem mezi jednotlivými fázemi ročního cyklu se vazby mezi těmito událostmi oslabují. Období mimo hnízdění může tlumit negativní důsledky přenosných efektů z hnízdní sezóny. Toto naznačuje, že migrace může sloužit jako přirozený kompenzační mechanismus zmírňující reprodukční neúspěchy způsobené předchozím zpožděním (Wijk et al., 2017; Briedis et al. 2018). Přenosné efekty migrace mají významné dopady na hnízdní projev ptáků. Podmínky na zimovišti (např. teplota a dostupnosti potravy) ovlivňují kondici ptáků a příznivé podmínky na zimovišti mohou vyvolat dřívější jarní migraci, což má potenciál zvýšit šance na reprodukční úspěch (Gordo, 2007). Časný přilet ze zimovišť na hnízdiště je zásadní zejména pro samce, kteří u většiny druhů pěvců přilétají dříve nežli samice (Francis & Cooke, 1986). Dřívější přilet může vést k obsazení strategického hnízda / lokality a hájení tohoto území (Gunnarsson et al., 2005), či k výběru vhodnějšího partnera a časnějšímu zahnízdění. Fyzická kondice a úspěšnost rozmnožování klesají s pozdějším datem přiletu (Cooper et al., 2015).

Popis přenosných efektů migrace je složitý. U různých druhů pěvců pozorujeme různé dopady. Nejčastěji jsou studovány přenosné efekty jarní migrace, tedy zejména efekty spjaté

s místem zimoviště. Kondiční projevy, načasování a úspěšnost hnízdění jsou ovlivněny typem prostředí zimoviště, které lze zjistit pomocí analýzy stabilních izotopů z peří. Kupříkladu lejsci černohlaví (*Ficedula hypoleuca*) zimující ve vlhkých lesích ( $C_3$  rostliny, nižší hodnoty  $\delta^{13}C$ ) v sub-saharské Africe, zahnízdili dříve a měli vyšší reprodukční úspěšnost než ti v savanách ( $C_4$  rostliny, vyšší hodnoty  $\delta^{13}C$ ). Meziroční konzistentnost izotopů v peří populace byla celkově stabilní, ale u jednotlivců nebyla meziroční opakovatelnost potvrzena (Goodenough et al., 2017).

Podobné výsledky byly pozorovány u samců jiříček obecných (*Delichon urbicum*). Kondice samců byla silně korelována s počtem mláďat a úrovní  $\delta^2H$  v peří. Samci zimující v oblastech s vyššími srážkami (nižší hodnoty  $\delta^2H$ ) byli v lepší kondici a měli více mláďat než samci zimující v suchých oblastech (vyšší hodnoty  $\delta^2H$ ). Ale mladí samci zimující v savanách ( $C_4$  rostliny, bohaté na  $\delta^{13}C$ ), byli v lepší kondici a rozmnožovali se dříve než ti z lesů s  $C_3$  rostlinami. Předpokládá se, že pro jiříčky jsou k zimování výhodnější oblasti savan, jelikož je zde patrně vyšší produkce hmyzu nežli v oblastech lesů. Ačkoliv jsou savany pro trans-saharské migranty vzdálenější od hnízdišť než pralesy, kvalitnější potravní nabídka v savanách by mohla tuto nevýhodu kompenzovat, což by mohlo pozitivně ovlivnit kondici a celkovou fitness jedinců (López-Calderón et al., 2017).

Pro blízce příbuzný druh vlaštovky pestré (*Petrochelidon pyrrhonota*) v neoarkticko-neotropickém systému byla nalezena stejná závislost mezi kondicí a úrovní  $\delta^2H$  u samic. Samice s nižší úrovní  $\delta^2H$  v peří byly v lepší kondici. Naopak u břehule říční (*Riparia riparia*), která je blízce příbuzná, byl pozorován opačný vztah s  $\delta^2H$ . Břehule zimující v oblasti s nižším  $\delta^2H$  měly i nižší kondici (Imlay et al., 2019). Přenosné efekty zimoviště se mohou výrazně lišit mezi jednotlivými druhy, a proto je vhodné tyto vztahy popsat i jinými znaky.

Jeden z mnoha znaků, který můžeme využít k hodnocení přenosných efektů migrace, je kvalita peří, která odráží úroveň kondice přítomné na zimovišti. Informace o úrovni kondice na zimovišti mohou poskytnout například studie ornamentů, neboť během zimování na zimovišti ptáci přepeřují a jejich investice do kvality peří odráží jejich tělesnou kondici (Veiga & Puerta, 1996; McGlothlin et al., 2007). Ornamenty, sekundární pohlavní znaky, indikují sociální dominanci mezi samci a také slouží jako indikátory individuální kvality pro opačné pohlaví (Berglund et al. 1996). Expresi ornamentů ovlivňuje aktuální fyziologie jedince, jelikož investice a udržování ornamentů je energeticky náročná. Jedinci mající výraznější ornamenty tak mohou projevovat známky vyšší metabolické aktivity, imunity a další fyziologické znaky (Veiga & Puerta, 1996; McGlothlin et al., 2007).

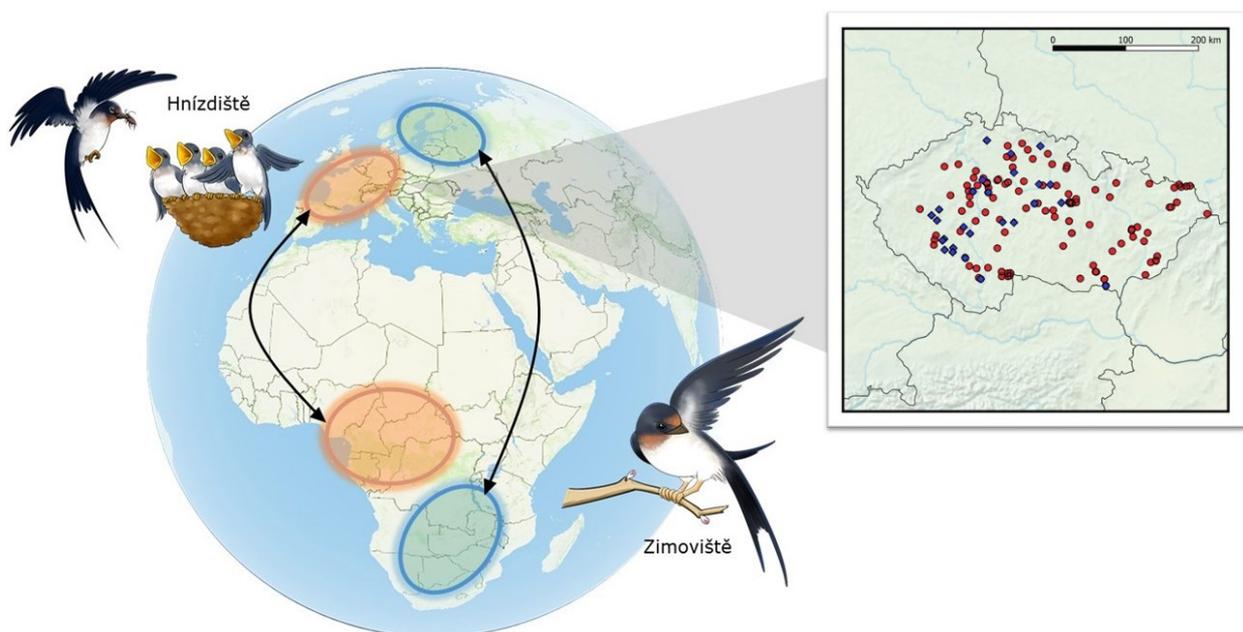
## Modelový druh: vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*)

Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) je nejrozšířenějším druhem vlaštovky. Vyjma oblastí polárního kruhu, se jedná o kosmopolitní druh (Cepák et al., 2008). Jedná se o drobného migrujícího insektivorního pěvce, jehož původním domovem byly bezlesé oblasti se stády velkých zvířat, které doprovázel hmyz. Vlaštovky obecné se velmi dobře přizpůsobily lidskému vlivu a změně krajiny a staly se typickým obyvatelem zemědělských objektů s hospodářskými zvířaty, jako jsou kraviny a chlévy (Zink et al., 2006). V těchto prostorách našli i svá hnízdiště, kterým jsou vlaštovky po celý život věrné. Také mladé vlaštovky, které poprvé hnízdí, se vracejí na stejná nebo blízká hnízdiště, kde se předchozí sezónu narodily (Shields, 1984). Z těchto důvodů je vlaštovka obecná ideálním modelovým druhem pro výzkum hnízdní strategie, reprodukční úspěšnosti, fyziologických projevů a v neposlední radě také migrace (Møller et al., 2005).

Vlaštovky obecné hnízdící v Evropě zásadně zimují jižně od sub-saharské pouště v Africe (Turner, 2006). Do oblasti zimoviště odlétají v průběhu září, z důvodu poklesu teplot a úžící se nabídky potravy. Opět se na svá konkrétní hnízdiště vracejí na přelomu měsíců března a dubna, z důvodu prodloužené denní periody a větší nabídky hmyzu, což jim umožňuje úspěšně vyvést jednu až dvě snůšky mláďat v období léta (Turner & Rose, 1989; Ambrosini et al., 2009). Je známo, že čím dále pták migruje, tím větší tendenci má přepeřovat až v místě zimoviště (Hedenström, 2008). Vlaštovka obecná přepeřuje po příletu na své zimoviště, tedy v Africe (Turner, 2006). O přesném načasování přepeřování vlaštovky v místě zimoviště ale není mnoho informací, jelikož pozorování tohoto jevu je velmi vzácné, zejména z důvodu nedostatku financování a infrastruktury pro výzkum a monitoring v Africe (Marra et al., 2015; Flack et al., 2022). Obecně je velmi náročné sledovat jakýkoliv druh v transkontinentálním měřítku (Jahn et al., 2009).

Migrační strategie odrážejí různé fyzické, geografické, historické a ekologické faktory. Migrační trasy, a i místo zimoviště vlaštovky obecné, je ovlivněno zejména geografickou překážkou – Středozezemním mořem a Saharskou pouští. Vlaštovky táhnoucí z Evropy do Afriky nejčastěji využívají tři tahové cesty, aby se těmto přírodním překážkám vyhnuly – jihozápadní, jihovýchodní nebo jižní, centrální (Rönn et al., 2015). Populace vlaštovky obecné hnízdící ve Velké Británii, Skandinávii a okolí, přezimují převážně v oblastech savan a podobných biotopech nacházejících se na jihu Afriky (Evans et al., 2003; Ambrosini et al., 2009). K migraci mezi severní a jižní hemisférou často využívají trasu vedoucí přes státy Balkánu, Arabský poloostrov. Populace hnízdící na jihozápadě Evropy, zejména na území Švýcarska či

Španělska, využívají západní migrační strategii přes Gibraltarský průliv a zimují především v pralesech Konžské pánve (Saino et al., 2004; Ambrosini et al., 2009). Populace hnízdící v Itálii preferují přelet přes ostrovy ve Středozemním moři a také zimují v oblasti Konžské pánve (Pancerasa et al., 2022). Rozdílná zimoviště, tedy s převahou C<sub>3</sub> rostlin u severo a východoevropských populací a s převahou C<sub>4</sub> rostlin u populací z jihozápadní Evropy, jsou dobře reflektována odlišnými profily  $\delta^{13}\text{C}$  v peří ptáků v rámci Německa, které leží na tahovém rozhraní (Rönn et al., 2015). Na pomezí těchto dvou populací dochází ke kombinaci těchto strategií. Tahové rozhraní vzniklo pravděpodobně v kontextu pleistocenního zalednění (Newton, 2008; Bensch et al., 2009), které v průběhu posledních přibližně 2,6 miliónů let pokrývalo opakovaně rozsáhlé oblasti severní Evropy a také Alpy, kde vznikal kontinuální Alpský ledovec sahající od dnešní Francie po východní Rakousko (Ehlers & Gibbard, 2004).



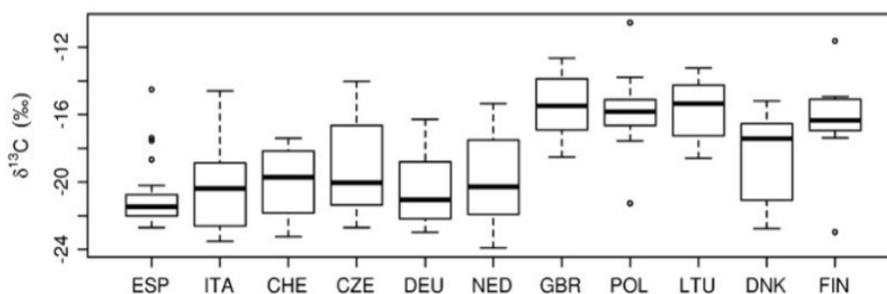
Obr. 5 - Migrační strategie vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) v paleoarkto-afrotropickém systému. Červeně: Zimoviště v rovníkové Africe (Konžský prales), jihozápadní migrační trasa. Modře: Zimoviště v oblastech savan jižní a východní Afriky, jihovýchodní migrační trasa. Napravo: Detail tahového rozhraní v ČR (data: zpětná hlášení ze zimovišť a migračních tras vlaštovek hnízdících v ČR, 1915-2020; Zdroj dat – Kroužkovácí stanice NM).

Vlaštovky hnízdící na území České republiky, dle zpětně hlášených odchytů ze zimovišť (Cepák et al., 2008), či polohy určené pomocí geolokátorů (Klvaňa et al., 2018), zimují v různých oblastech Afriky od Konžské pánve po savany na jihu Afriky. Tento poznatek poukazuje na skutečnost, že Česká republika, stejně jako Německo, se nachází v místě kontaktu dvou populací lišících se tahovou konektivitou (Obr. 5). Dle podrobné studie zabývající se populacemi vlaštovek hnízdících v jižních Čechách, na Třeboňsku, je dokázáno, že i vlaštovky hnízdící v této oblasti zimují jak v oblasti tropických pralesů v rovníkové Africe, tak v oblasti

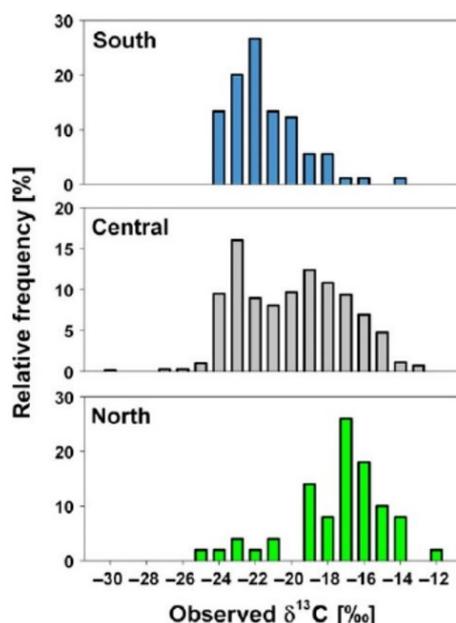
savan, táhnoucích se až k jižnímu pobřeží Afriky (Klvaňa et al. 2018). Zimoviště treboňských vlaštovek tak sahají od oblastí pralesa s předpokládanou převahou C<sub>3</sub> rostlin až po savany s předpokládanou převahou C<sub>4</sub> rostlin. Detailní migrační chování je poněkud komplikovanější. Během podzimní migrace většina treboňských vlaštovek volí východní migrační trasu a jen menší frakce využívá trasu centrální. Mnozí jedinci, kteří na podzim migrují na jihovýchod, využívají stejnou východní trasu i při jarní migraci. Někteří ale na jaře mění trasu na výrazně západní, přičemž někteří přelétávají přes západní Středomoří a vracejí se přes Apeninský poloostrov (či ještě západněji). Migrační strategie v treboňské populaci lze tedy rozdělit na dvě základní: jarní a podzimní východně orientovanou migraci (jarní i podzimní východní cesta, okružní migrace proti směru hodinových ručiček) a jarní východní a podzimní západní strategii (jarní východní a podzimní západní cesta, okružní migrace ve směru hodinových ručiček (Klvaňa et al., 2018)).

Úroveň věrnosti zimovišti (resp. typu prostředí) u vlaštovek obecných v palearktiko-afrotropickém systému není zcela jasná. Velká intra-individuální konzistence je ovšem předpokládána, protože u vlaštovek obecných migrujících v nearktiko-neotropickém systému byla skutečně zjištěna jistá konzistence ve výběru zimoviště. Byla zaznamenána silná věrnost biotopu zimoviště v po sobě jdoucích sezónách na základě izotopové analýzy  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Tyto výsledky však spíše naznačují věrnost k určitému typu prostředí, nikoli ke konkrétním geografickým lokalitám (Imlay et al., 2018). Místo zimoviště je částečně spjaté i se směrem migrace, ačkoli minimálně v místě rozhraní může docházet ke kombinaci těchto cest, včetně migračního rozhraní vlaštovky (Klvaňa et al., 2018).

Prolínání těchto migračních strategií a odlišných míst zimovišť v místě tahového rozhraní v Evropě, se dá charakterizovat pomocí stabilních izotopů ( $\delta^{13}\text{C}$ ). Rozsáhlá analýza izotopu  $\delta^{13}\text{C}$  v peří napříč evropskými populacemi vlaštovky obecné ukázala na jistou souvislost výběru zimoviště s geografickým místem hnízdiště (Rönn et al., 2015; Hobson et al., 2012b). Pomocí stabilních izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  se podařilo potvrdit, u vlaštovky obecné, migrační strategie s odlišnými místy zimovišť po celé Evropě (Obr. 6) (Hobson et al., 2012b). Podrobněji pak také na území Německa, Švýcarska a Švédska (Obr. 7) (Rönn et al., 2015).



Obr. 6 - Zastoupení hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  v peří vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*) v Evropě (Hobson et al., 2012b)



Obr. 7 - Zastoupení  $\delta^{13}\text{C}$  v peří vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*), hnízdících v jižním Německu a Švýcarsku (South, severním Německu (Central) a ve Švédsku (North) (Rönn et al., 2015).

V Evropě převaha jednotného výběru místa zimoviště a neoptimálnější trasy migrace v populaci bude pravděpodobně směrem od středu rozhraní růst (Obr. 7) (Rönn et al., 2015), a její vlivy a s nimi i spojené přenosné efekty migrace.

### Přenosné efekty migrace vlaštovky obecné

Přenosné efekty (carry-over effects) jarní migrace, respektive podmínek zimoviště a s tím související migrační trasy, ovlivňují mnoho aspektů na hnízdišti. Nejzásadnějším faktorem je přilet na hnízdiště. Včasný přilet vlaštovek obecných na hnízdiště je zásadní pro jejich reprodukční úspěch a přežití, na což má vliv celá řada faktorů. Datum přiletu vlaštovek obecných na hnízdiště může souviset, mimo vzdálenosti zimoviště od hnízdiště, i s rozpětím, hmotnostním zatížením, velikostí a tvarem křídel. Datum přiletu na hnízdiště souvisí s rozpětím a zatížením křídel u samců vlaštovek, nikoliv však u samic. Samci s nadprůměrným rozpětím dorazili na hnízdiště dříve. Nicméně se zde ukázala mnohem silnější souvislost s pohlavím a věkem. Na hnízdiště přiletí nejdříve víceletí samci, a až poté roční samci (Matyjasiak et al.,

2013). Včasný přilet samců na hnízdiště je pravděpodobně spojen s hnízdní konkurencí a soutěží o partnery. Oproti tomu samice optimalizují svůj čas přiletu tak, aby podmínky byly příznivé pro hnízdění a péči o mláďata. Tímto se vyhnou vysokým nákladům spojeným s příliš brzkým přiletem (Morbey et al., 2012). Samice v místě zimoviště dokončují své přepeřování dříve nežli samci. Tento faktor by je tedy neměl limitovat (Saino et al., 2013).

S datem přiletu na hnízdiště u vlaštovek silně koreluje datum zahnízdění. Vlaštovky, které přiletí na hnízdiště dříve, také dříve zahnízdí (načasování první snůšky) (Rubolini et al., 2007). Stáří jedince hraje v načasování prvního hnízdění (datu přiletu) významnou roli (např. Møller & Lope, 1999; Balbotín et al., 2007). Časný přilet na hnízdiště může vlaštovkám umožnit až tři snůšky během hnízdního období, přičemž poslední snůška může být vyvedena až v září. Načasování odletu vlaštovek na zimoviště ovlivňují podmínky na hnízdišti, jako jsou nepříznivé teploty a úbytek potravy na podzim. To může uspíšit odlet těchto ptáků (Gordo, 2007). Právě vliv exogenních podmínek na migraci je významný a nelze je obecně charakterizovat.

Vliv exogenních podmínek (přenosných efektů) zimoviště na následný hnízdní projev v neoartickém-neotropickém systému vlaštovky obecné byl popsán pomocí  $\delta^2\text{H}$  a  $\delta^{15}\text{N}$  z peří boků a analýzy kortikosteronu ve folikulech peří (CORTf, označován jako stresový hormon). Nižší  $\delta^2\text{H}$  souvisí v daném systému s delší migrační vzdáleností a vyššími srážkami na zimovištích. Samice z oblastí s nižším  $\delta^2\text{H}$  zahajovaly snůšku později, což negativně ovlivnilo i její velikost. Negativní vztah byl nalezen také mezi  $\delta^{15}\text{N}$  a tělesnou kondicí. Samice s nižším  $\delta^{15}\text{N}$  měly lepší kondici. Ani  $\delta^{15}\text{N}$ , ani tělesná kondice neovlivňovaly fenologii nebo hnízdní výkonnost. Mezi hladinou CORTf a stabilními izotopy nebyl nalezen téměř žádný vztah, což naznačuje, že existují jiné zásadní faktory, které zvyšují hladiny CORTf (Imlay et al., 2019).

V palearkto-afrotropickém systému k popisu přenosných efektů zimoviště využili peří z hrdel populací vlaštovek hnízdicích na území Dánska. Výsledky naznačují existenci různých zimovišť v Africe, což indikuje přítomnost migračního rozhraní. Byl zjištěn významný vztah mezi hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  a morfologickými rysy zakládající se na celkové velikosti těla. Načasování první snůšky neukázalo žádnou závislost na  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, avšak ptáci s nižšími hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  měli vyšší frekvenci druhých snůšek a více mláďat v těchto snůškách. Tento vztah naznačuje, že jedinci s nižšími hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$ , typické pro vlhké klima a  $\text{C}_3$  rostliny, mají vyšší reprodukční úspěch (Møller & Hobson, 2004).

Datum přiletu samců se v průběhu let posunulo na dřívější termín, pravděpodobně z důvodu změny klimatu, ale termín přiletu samic se průkazně nezměnil (Møller, 2007). Změna klimatu zapříčiňuje posouvání areálů trans-saharských migrantů a zkracování vzdálenosti mezi hnízdištěm a zimovištěm (Barbet-Massin et al., 2009), což může ovlivnit i datum přiletu a odletu. Vzhledem k potenciálu kumulace přenosných efektů migrace, lze očekávat rozdíly v rozsahu těchto efektů i mezi jednotlivci v populacích, kde se jedinci výrazně liší v migračním chování, resp. místu zimoviště. Migrační trasy a načasování se tak mohou v rámci populací výrazně lišit, což může vést k významným rozdílům (Lok et al., 2015).

## Cíle diplomové práce

V této diplomové práci jsou cíle rozdělené do tří tematických okruhů souvisejících se stanovením místa zimoviště a s možnými dopady rozdílných migračních strategií na reprodukční úspěšnost jedinců v populaci.

**A)** V kontextu využití stabilních izotopů pro výzkum procesů v místě kontaktu dvou populací, lišících se tahovou konektivitou, je důležitá validace vztahu poměrů izotopů v místě zimoviště a v matrici využívané ve vlastním výzkumu, a to zejména proto, že jediná dostupná studie u tohoto druhu v paleoatlanticko-afrotropickém systému předpokládaný vztah nepotvrdila (Seiffert et al., 2018).

**Cíl 1: Srovnat  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště, určeného geolokátory, s obsahy  $\delta^{13}\text{C}$  naměřených v peří, za účelem validace použití  $\delta^{13}\text{C}$  peří pro studium migračního rozhraní a tahové konektivity.** Dále, s využitím dat získaných od ptáků s geolokátorem, stanovit vztah  $\delta^{13}\text{C}$  peří a vzdáleností zimoviště od hnízdiště, doby migrace a migrační strategie.

**B)** Míra věrnosti k zimovišti je klíčová pro pochopení vztahů mezi podmínkami prostředí, individuálními životními strategiemi a populační dynamikou, především ale je prvním krokem k porozumění mechanismů udržování tahových rozhraní. Zatím je k dispozici minimum studií, které by se věnovaly opakovatelnosti místa zimoviště s využitím robustnějších datových souborů.

**Cíl 2: Meziroční intraindividuální opakovatelnost  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a porovnání  $\delta^{13}\text{C}$  různých částí opeření**

**C)** Místo a podmínky panující na zimovišti ovlivňují následné projevy jedince, jeho fitness, resp. koexistenci různých migračních strategií v rámci jedné populace. Přenosné efekty (carry-over effects) mají tendenci se kumulovat, a proto je jejich popis v místě migračního rozhraní zásadní pro porozumění jednotlivých dopadů ovlivňující jedince.

**Cíl 3: Zhodnocení přenosných efektů migrace v oblasti kontaktu různých migračních strategií (prales vs. savany), se zaměřením na morfologické znaky (délka ocasních per a křídla) a načasování hnízdění, počet hnízdních pokusů a produkci mláďat (fitness)**



### Hnízdní data

V průběhu celé hnízdní sezóny jsou denně kontrolována hnízda na sledovaných lokalitách. Během snášení je zaznamenáváno datum prvního sneseného vejce a celkový počet vajec ve snůšce. Po dokončení snášení jsou vejce zvážena a vyfotografována. Vylíhlá mláďata jsou první tři dny pravidelně vážena a odlišena barvami, třetí den jsou mláďata rozlišena zastřižením jednoho drápu. Devátý den jsou mláďata v hnízdě kroužkována ornitologickým kroužkem a je odebrán vzorek krve pro genetické určení rodičovství. Následně jsou mláďata zvážena a je jim změřena délka tarsu. Další kontroly hnízd probíhají pouze vizuálně. Mláďata opouštějí hnízdo nejdříve osmnáctý den od vylíhnutí, většinou však po dvacátém dni. Během celého hnízdního období jsou hnízda systematicky pozorována a během inkubace a krmení jsou zaznamenáváni a fotografováni sociální rodiče, kteří jsou rozeznatelní díky odečítacím barevným kroužkům.

### Morfologická data

Dospělí jedinci jsou v průběhu hnízdní sezóny opakovaně chytáni pomocí nárazových sítí. Neokroužkovaní jedinci jsou označeni hliníkovým kroužkem s unikátním identifikačním kódem (Kroužkovací stanici Národního muzea v Praze). Pro snadnou identifikaci na hnízdě a určení sociálních párů jsou všichni dospělci označeni jedinečnou kombinací barevných odečítacích kroužkům.

Pro měření délky tarsu bylo použito digitální posuvné měřítko s rozlišením 0.01 cm a přesností 0.03 mm. Délka křídel a krajních ocasních per byla měřena pomocí pravítka se zarážkou s přesností na 1 mm.

### Odběr peří

Během hnízdní sezóny jsou dospělci opakovaně odchytáváni pomocí ornitologických nárazových sítí. Každému dospělci vlaštovky jsou jedenkrát za sezónu odebrány vzorky opeření. Odebírají se vzorky per z hrdla, hrudi, zad, boků, ventrální oblasti a střední ocasní pera. V letech 2012-2019 byly odebírány i pera křídel (3. loketní letky). Pro izotopovou analýzu v této diplomové práci bylo využito peří z hrudní oblasti (Obr.8) (pro účely porovnání částí opeření také pera ze zad a křídel).

Vytržená pera po vytržení pinzetou jsou vkládána do zipovacích sáčků a popsána kombinací kroužku jedince, datem a lokalitou, kde byl odchycen.



Obr. 8 - Vyznačená oblast odběru hrudního opeření pro analýzu stabilních izotopů a další analýzy, vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*). Foto – O. Kauzál

### Analýza stabilních izotopů

Pro účely hmotnostní spektrometrie s poměrem izotopů (isotope-ratio mass spectrometry (IRMS)) byla ze vzorku peří hrudi vždy odstřižnuta část praporu, včetně ostnu a dle váhy bylo do finální navážky (~300 mg) doplněno peřím navazující na prapor a naváženo do cínových kapslí. Pera z křídel a zad byla zpracována stejným postupem. Celkový obsah C a N a jejich izotopové poměry  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  byly stanoveny pomocí elementárního analyzátoru Flash 2000 s TCD detektorem spojeným s Conflo IV a hmotnostním spektrometrem Delta V Advantage (Thermo Scientific, Brémy, Německo). Poměry izotopů C a N, byly vyjádřeny jako hodnoty  $\delta$  (v promile, ‰) vůči standardu (vídeňský belemnit Pee Dee (pro C) a atmosférický  $\text{N}_2$  (pro N) podle vzorce:  $\delta = 1000 \times (R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}})/R_{\text{standard}}$ ), kde R je relativní zastoupení těžkého izotopu vůči lehkému. Měření pro jednotlivé populace v letech 2018, peří z geolokátorové studie a průřezový výběr z populace pro účely vyobrazení očekávaných hodnot pro opakovatelnost měření a meziročnímu srovnání, probíhaly odděleně.

Analytická přesnost mezi jednotlivými měření byla odhadnuta pomocí 33 opakování vnitřního standardu (homogenizované listy *Betula pendula*). Analytická přesnost byla (standardní odchylka) v rozmezí  $\pm 0,1$  ‰ pro oba izotopy, v rozmezí  $\pm 0,04$  ‰ pro obsah  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Izotopová analýza peří vlaštovek byla provedena ve spolupráci s Centrem pro výzkum stabilních izotopů Univerzity Karlovy v Praze. V této diplomové práci jsou zpracovávány pouze naměřené hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  v peří.

### Postupy analýzy srovnání poloh pomocí stabilních izotopů $\delta^{13}\text{C}$ z peří a geolokátorů

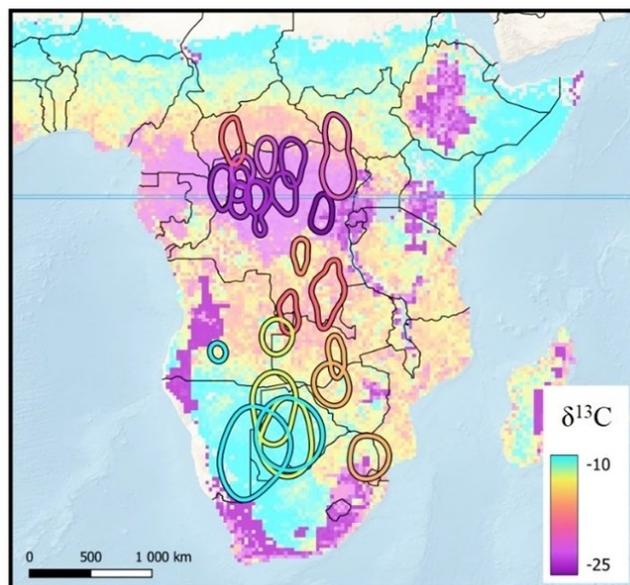
Data o polohách zimovišť vlaštovek byla čerpána z dostupné studie využívající, ve studované populaci, geolokátorů (Klvaňa et al., 2018). Jedincům bylo na hnízdišti v Třeboni (Obora) v letech 2013–2014 upevněno geolokátorové zařízení, které bylo následující rok (2014–2015)

sejmuté ( $n = 19$ ). Po návratu na hnízdiště byl těmto ptákům také odebrán vzorek opeření z hrudi, který byl následně analyzován pomocí hmotnostní spektrometrie pro stanovení poměru stabilních izotopů uhlíku.

Pro stanovení oblasti zimoviště byla, ze získaných pozic z geolokátorů vybrána pouze data z období od 15. října do konce února, což je období, kdy se vlaštovky nacházejí na zimovištích a pelichají krycí opeření (Jenni & Winkler, 2020). Z vybraných bodů byla pro každého jedince spočtena tzv. kernel density estimate (KDE), což je neparametrická metoda pro odhad hustoty pravděpodobnosti náhodné proměnné, kde funkce jádra (kernel) slouží k rovnoměrnému rozložení každého datového bodu mezi body sousedící, čímž se vytvoří spojitá hustota pravděpodobnosti. KDE byly vygenerovány pomocí balíčku adehabitatHR (Calenge 2015; verze 0.4.2.1) v prostředí R (R core Team 2023; verze 4.3.2). Pro výpočet izotopů z mapy byly použity pro každého jedince dvě různé oblasti:

- KDE50: jádrová oblast bodů, které spadaly do horních 50 % prostorově explicitních hustot pravděpodobnosti v rámci vytvořené pravděpodobnostní mapy
- KDE75: jádrová oblast bodů, které spadaly do horních 75 % prostorově explicitních hustot pravděpodobnosti v rámci vytvořené pravděpodobnostní mapy

Vygenerované oblasti KDE byly nahrány do prostředí programu QGIS (QGIS.org 2024; verze 3.28.14), kde byla vypočtena hodnota  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí na zimovišti, jako průměr všech hodnot izotopu uhlíku spadajících do konkrétní KDE konkrétního jedince (Mapa 2) (Hobson et al., 2012c). Pro porovnání hodnot izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  z peří a izotopů prostředí zimoviště byla využita jádrová oblast bodů KDE50.



Mapa 2 - Jednotlivé polohy zimovišť vlaštovky obecné na základě údajů z geolokátorů ( $n = 19$ ). Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$ , získané z peří každého jedince, jsou reprezentovány odpovídající barevnou škálou. (Mapové podklady Hobson et al., 2012c).

## Zpracováváný dataset

V této diplomové práci byl v rámci každého cíle zpracováván odlišný dataset z důvodu různé dostupnosti dat pro jednotlivé cíle.

Pro srovnání hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště, určeného geolokátory, s obsahy  $\delta^{13}\text{C}$  naměřených v hrudním peří za účelem validace použití  $\delta^{13}\text{C}$  v peří pro studium migračního rozhraní, byla využita dostupná data pro 19 ptáků s geolokátory z lokality Obora. Tyto vlaštovky měly geolokátory v období 2013-2014 ( $n = 7$ ; 2 samice a 5 samců) a v období 2014-2015 ( $n = 12$ ; 2 samice a 10 samců). Veškerá data o načasování příletu, migračních strategií a další, byla čerpána z již publikované studie (Klvaňa et al., 2018). Úplné záznamy o migrační trase byly dostupné pouze pro 16 jedinců, třem jedincům se při jarní migraci geolokátory vybilily. Data o neúplné migrační trase byla suplována spojnicí mezi posledním záznamem GPS polohy a hnízdištěm. Data o příletu na hnízdiště nebyla zahrnuta pro tři jedince kvůli vybitým geolokátorům. Veškerá data byla vztahována k naměřeným obsahům izotopů v hrudním peří.

Pro stanovení meziroční intra-individuální opakovatelnosti  $\delta^{13}\text{C}$  v peří pomocí analýzy stabilních izotopů byl vybrán průřezový vzorek třeboňské populace ze všech lokalit (farma Břilice, Dvůr Hamr, sádky Šaloum a Obora), který zahrnoval 176 záznamů meziročních záznamů (rok  $n$ ,  $n+1$ ) pro 88 jedinců (75 samců, 13 samic) v rozmezí let 2015–2021. Tento vzorek byl vybrán, aby co nejlépe vyobrazil charakter třeboňské populace, umožnil meziroční srovnání a poskytl informace o rozptylu hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  v populaci. Z tohoto vzorku bylo dále 19 samců analyzováno za účelem stanovení rozptylu hodnot v odlišných částech opeření, tedy porovnání  $\delta^{13}\text{C}$  peří z hrudi a křídel, respektive hrudi a zad.

V posledním cíli zaměřeném na vztah  $\delta^{13}\text{C}$  v peří k morfologickým znakům a vlivu místa zimoviště (hodnota izotopů  $\delta^{13}\text{C}$ ) na hnízdní projev byla zpracována pouze jedna sezóna (2018) z lokality Dvůr Hamr a to kvůli logistickým problémům při zpracování většího množství vzorků (kapacitní limitace spolupracující laboratoře). Výsledky této analýzy je tedy třeba brát jako předběžné, vzhledem k malému množství jedinců. Nicméně výběr jedné lokality a jedné sezóny omezuje vliv vnějších faktorů, které mohou mít na sledované cíle vliv. Počet jedinců vstupujících do každé analýzy je vždy uveden v rámci kapitoly výsledků.

## Statistická analýza

Všechny statistické analýzy byly provedeny v programu R, verze 4.3.2 (R Core Team 2023). Modely byly zvoleny tak, aby vyhovovaly charakteru dat a cílům práce. Lineární regrese byla použita k modelování vztahů mezi závislou proměnnou a jednou nebo více nezávislými proměnnými v případě předpokladu normality residuálů. zda mají reziduály normální rozložení bylo kontrolováno grafiky (histogram reziduálů a *Q-Q plot*) a také Shapiro-Wilk testem (*shapiro.test(resid(model))*). Generalizovaný lineární model (GLM) s binomickým (Bernoulliho) rozdělením byl použit pro specifické analýzy, kde měla závislá proměnná binární rozdělení. Pearsonova korelace sloužila k výpočtu lineární závislosti mezi dvěma proměnnými. Data nebyla škálována.

Pro analýzu meziroční intraindividuální opakovatelnosti byl využit statistický balíček *rptR* (Stoffel et al., 2017). Model s náhodnými efekty (1 | id) byl použit k evaluaci individuálních rozdílů mezi jedinci, přičemž data měla normální rozložení. Welchův t-test, funkce (*t.test()*), byl použit pro porovnání hodnot zastoupení, které nebyly rovnoměrně rozděleny. Párový t-test byl použit pro porovnání hodnot zastoupení ve dvojicích, kde každá dvojice pocházela ze závislých vzorků. Balíček *geosphere* (Bivand & Rundel, 2021) byl využit ke geografickým výpočtům, propojení migračních zastávek (GPS) a výpočtu celkové vzdálenosti migrace. Pro převod data a měsíce na numerický vektor pro analýzy zahrnující datum byly použity funkce *as.Date* a *as.numeric*.

Plné modely s interakcemi byly porovnány s nulovými modely. Pokud se plné modely významně nelišily od nulového modelu, je v textu prezentován plný model s interakcemi (Forstmeier & Schielzeth, 2011). Pokud se plný model významně lišil od nulového modelu, bylo přistoupeno k jeho zjednodušení pomocí funkce *drop1* (a použita buďto F statistika či  $\chi^2$  dle charakteru modelu). Na základě výsledků byla provedena zpětná eliminace nejméně významných interakcí. Za významné byl považován efekt s hodnotou  $p < 0.05$ , přičemž hodnoty v rozmezí  $p [0.09 \text{ až } 0.05]$  byly referovány jako potenciálně významné, či blízké se významnosti. Prezentován je v takovém případě jak plný model, tak zjednodušený (minimální adekvátní, MAM) model (Forstmeier & Schielzeth, 2011, Crawley 2012).

Pro vizualizaci výsledků byl využit balíček *ggplot2* (Wickham, 2016) a *readxl* (Wickham et al., 2019), který umožňuje vytváření grafů a vizualizaci dat.

## Výsledky

### 1) Srovnání $\delta^{13}\text{C}$ prostředí zimoviště určeného geolokátory s obsahy $\delta^{13}\text{C}$ v peří

Následující analýzy jsou věnovány pouze  $\delta^{13}\text{C}$  peří geolokátorových ptáků ( $n=19$ ) pro které jsou dostupná podrobná data o jejich migraci. Popis jednotlivých proměnných je uveden v Tab.1.

Tab. 1 - Popisná statistika

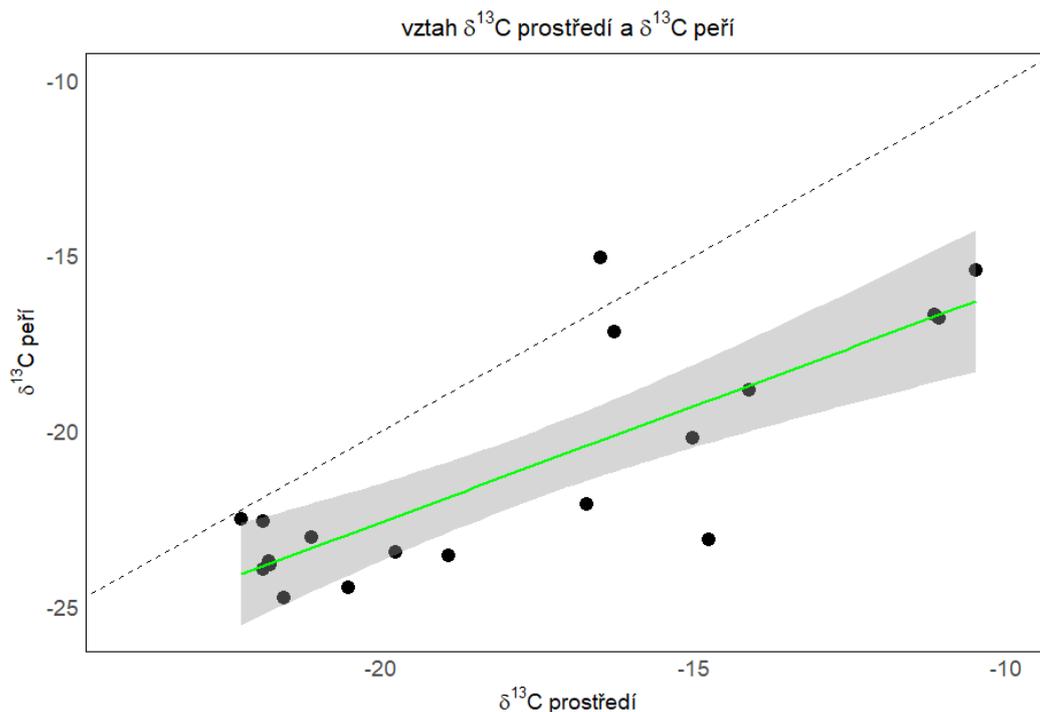
Geolokátorová data v kontextu $\delta^{13}\text{C}$ peří						
Proměnná	Průměr	Medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří (‰)	-21.1	-22.6	3.3	-24.8	-15.1	19
$\delta^{13}\text{C}$ v prostředí (‰)	-17.8	-18.9	4.1	-22.2	-10.5	19
doba jarní migrace (dny)	33.3	30.5	8.5	19.0	50.0	16
délka jarní migrace (km/1000)	6.168	5.703	1.144	4.828	8.499	19
$\delta^{13}\text{C}$ v peří strategie V-V (‰)	-19.7	-19.5	3.4	-23.7	-15.1	19
$\delta^{13}\text{C}$ v peří strategie V-Z (‰)	-23.5	23.8	1.0	-24.8	-22.1	19

#### a) Zastoupení zimovišť na základě $\delta^{13}\text{C}$ peří a hodnot $\delta^{13}\text{C}$ prostředí

Do analýzy bylo zahrnuto celkem 19 jedinců (15 samců, 4 samic), kteří mezi lety 2013-2015 měli geolokátor. Pro statistickou analýzu byla využita lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří. Výsledky ukazují, že izotopové hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  peří mají silný vztah k  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště, tento vztah je statisticky významný (Tab.2; Graf.1). Celkem 66 % variability hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  peří je vysvětleno hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí.

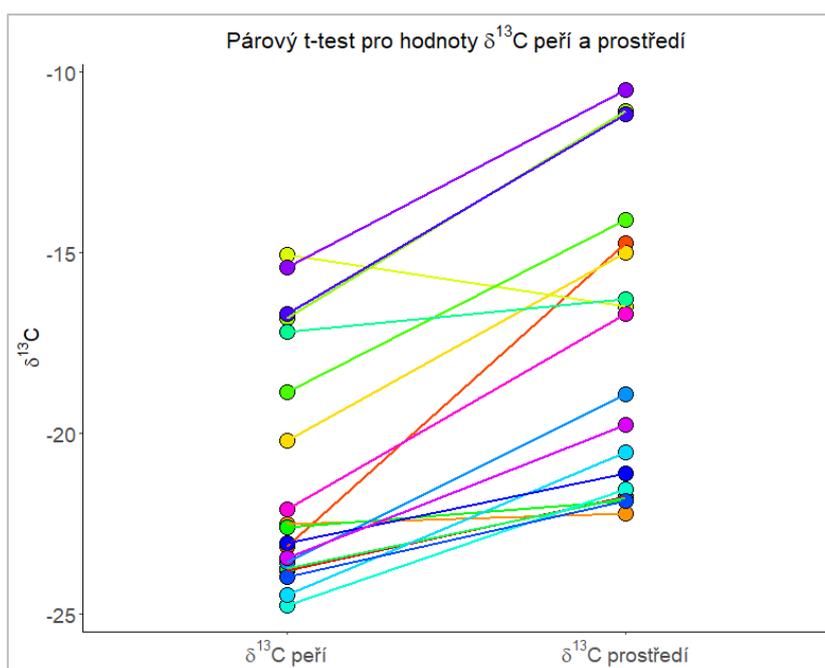
Tab. 2 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří ( $n=19$ ;  $R^2= 0.660$ ).

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	-9.362	2.095	-4.468	<0.001
$\delta^{13}\text{C}$ prostředí	0.662	0.115	5.750	<0.001



Graf 1 - Lineární regresní závislost mezi  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří ( $n=19$ ;  $p<0.001$ ;  $R^2=0.660$ ). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří, šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

Z Grafu 1 je patné, že ačkoliv je závislost mezi  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí a  $\delta^{13}\text{C}$  peří významná, peří vlašovek je vůči prostředí mírně ochuzeno o těžší izotopy uhlíku ( $^{13}\text{C}$ ). To bylo potvrzeno i pomocí párového t-testu na stejném datasetu. Existuje statisticky významný rozdíl mezi průměrnými hodnotami prostředí a  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, přičemž hodnoty v peří jsou konzistentně nižší ( $t = 6.155$ ,  $p<0.001$ ,  $df = 18$ ). Výsledky jsou graficky znázorněny níže (Graf. 2).



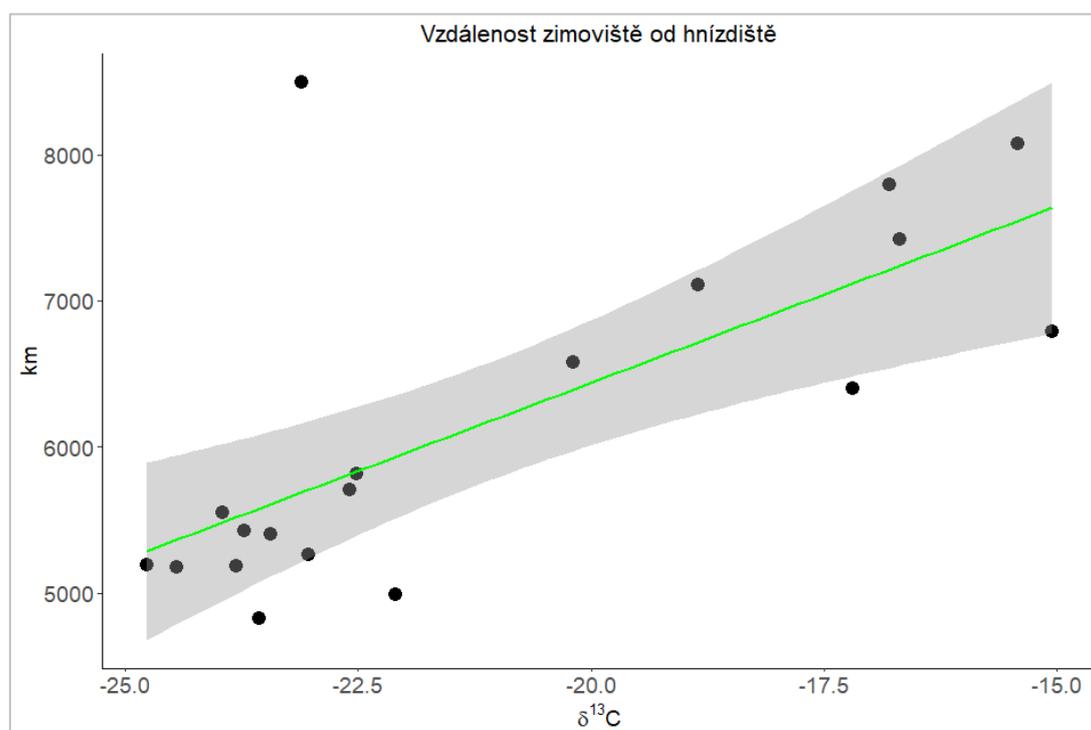
Graf 2 - Porovnání  $\delta^{13}\text{C}$  prostředí zimoviště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří, ( $n = 19$ ;  $p<0.001$ )

## b) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a vzdálenosti zimoviště od hnízdiště

Do analýzy bylo zahrnuto celkem 19 jedinců (15 samců, 4 samic), kteří mezi lety 2013-2015 měli geolokátor. Byla provedena lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  peří a vzdáleností (km), kterou jedinci překonávali při jarní migraci. Vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  peří a vzdáleností je statisticky významný (Tab. 3; Graf 3). Celkem 49.6 % variability hodnot vzdálenosti lze vysvětlit  $\delta^{13}\text{C}$  peří. Jedinci překonávající kratší vzdálenost migrace vykazují nižší hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  peří než jedinci překonávající vzdálenost větší.

Tab. 3 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými vzdálenost (km) a  $\delta^{13}\text{C}$  peří ( $n=19$ ;  $R^2 = 0.496$ )

Proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	11279.21	1263.08	17	8.930	< 0.001
$\delta^{13}\text{C}$	242.01	59.12	17	4.094	< 0.001



Graf 3 - Lineární regrese mezi proměnnými vzdálenost (km) zimoviště od hnízdiště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří ( $n = 19$ ;  $p < 0.001$ ;  $R^2 = 0.496$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

Pro analýzu  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a vzdálenosti zimoviště od hnízdiště jsme samostatně porovnávali samce ( $n=15$ ). Samice ( $n=4$ ) z důvodu malého počtu pozorování nebyly analyzované. Výsledky lineární regrese pro samce ukazují statisticky významný vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a vzdáleností (Tab. 4). Model vysvětluje 48.8 % variability hodnot vzdálenosti samců.

Tab. 4 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými vzdálenost (km) a  $\delta^{13}\text{C}$  peří samců ( $n=15$ ;  $R^2 = 0.488$ )

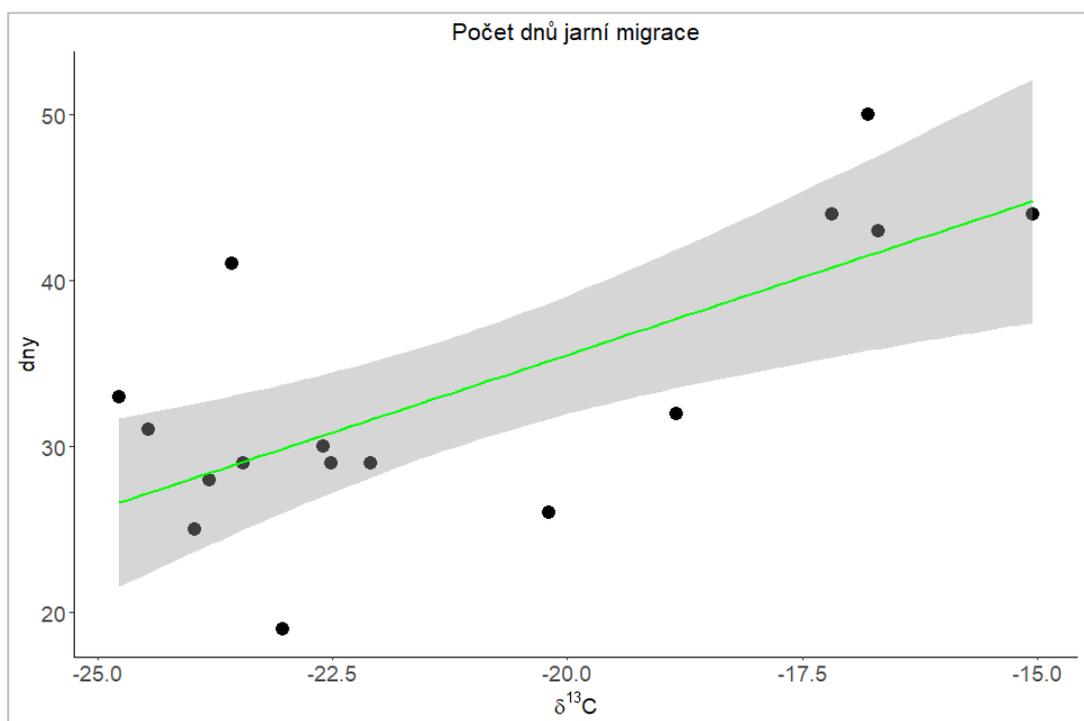
Proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	11776.55	1584.46	13	7.433	< 0.001
$\delta^{13}\text{C}$	260.48	73.95	13	3.522	0.00375

### c) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a doby jarní migrace

Do analýzy bylo zahrnuto celkem 16 jedinců (12 samců a 4 samice), pro které byla dostupná data o době jarní migrace (dny). Byla provedena lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  peří a dobou migrace (dny). Vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  peří a dobou migrace je statisticky významný (Tab. 5; Graf. 4). Celkem 50.3 % variability hodnot doby migrace lze vysvětlit  $\delta^{13}\text{C}$ . Jedinci migrující kratší dobu vykazují nižší hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  peří než jedinci migrující déle.

Tab. 5 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými doba migrace (dny) a  $\delta^{13}\text{C}$  peří ( $n=16$ ;  $R^2=0.503$ )

Proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	72.968	10.658	17	6.846	< 0.001
$\delta^{13}\text{C}$	1.872	0.498	17	3.761	0.00211



Graf 4 - Lineární regrese mezi proměnnými doba migrace (dny) a  $\delta^{13}\text{C}$  peří ( $n = 16$ ;  $p=0.002$ ;  $R^2 = 0.503$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

Pro analýzu vztahu mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a dobou migrace jsme samostatně provedli pro samce ( $n=12$ ). Samice ( $n=4$ ) nebyly analyzovány z důvodu malého počtu pozorování. Výsledky

lineární regrese pro samce ukazují silný vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a dobou migrace, vztah je statisticky významný (Tab. 6). Model vysvětluje 69.1 % variability hodnot doby migrace samců.

Tab. 6 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými doba migrace (dny) a  $\delta^{13}\text{C}$  peří samců ( $n=12$ ;  $R^2 = 0.691$ )

Proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	83.962	10.965	10	7.657	< 0.001
$\delta^{13}\text{C}$	2.411	0.5098	10	4.729	< 0.001

#### d) Hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ peří v závislosti na načasování přiletu na hnízdiště

Do analýzy bylo zahrnuto celkem 16 jedinců (12 samců a 4 samice), pro které byla dostupná data o načasování přiletu na hnízdiště. Grafické zobrazení dat naznačovalo, že se pravděpodobně z důvodu odlišných klimatických podmínek, které mají na načasování migrace vliv, odlet i přilet jedinců v roce 2015 opozdil oproti roku předešlému 2014. Z tohoto důvodu byla data přiletu prvního jedince v roce 2014 a 2015 srovnána a uvažována jako výchozí bod, následné přiletu byly vypočítané jako denní odstupy od přiletu prvního jedince. Byla provedena lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním přiletu na hnízdiště. Vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  peří a načasováním přiletu je statisticky nevýznamný (Tab. 7). Celkem 0.2 % variability hodnot načasování přiletu na hnízdiště je vysvětleno  $\delta^{13}\text{C}$  peří.

Tab. 7 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými načasováním přiletu na hnízdiště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří ( $n=16$ ;  $R^2 = 0.002$ )

Proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	19.146	17.747	14	1.079	0.299
$\delta^{13}\text{C}$	0.148	0.829	14	0.179	0.861

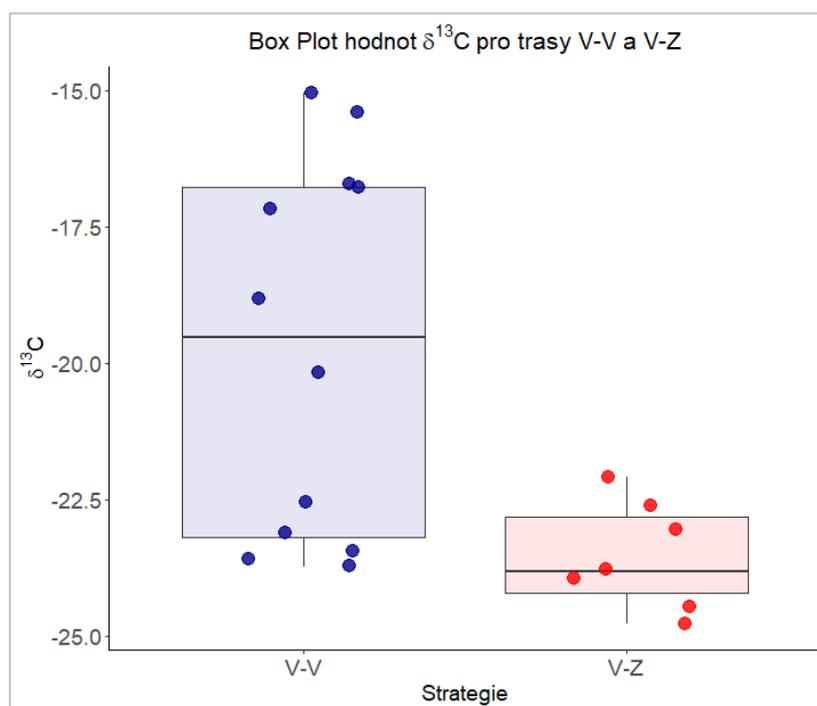
Pro analýzu vztahu mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a dobou migrace jsme samostatně provedli pro samce ( $n=12$ ). Samice ( $n=4$ ) nebyly analyzovány z důvodu malého počtu pozorování. Výsledky lineární regrese pro samce neukazují žádný vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním přiletu, vztah není statisticky významný (Tab. 8). Model vysvětluje 6.6 % variability načasování přiletu samců.

Tab. 8 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými načasováním přiletu na hnízdiště a  $\delta^{13}\text{C}$  peří samců ( $n=12$ ;  $R^2 = 0.066$ )

Proměnná	Estimate	SE	df	t	p
Intercept	33.790	22.519	10	1.500	0.164
$\delta^{13}\text{C}$	0.878	1.047	10	0.838	0.421

### e) Hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ peří v závislosti na migrační strategii

Do analýzy bylo zahrnuto celkem 19 jedinců (4 samice a 15 samců), pro které byla určena migrační strategie V-V (jarní i podzimní východní cesta, okružní migrace proti směru hodinových ručiček), nebo V-Z (jarní východní a podzimní západní cesta, okružní migrace ve směru hodinových ručiček). Pomocí Welchova dvouvýběrového t-testu bylo porovnáno, jak se zastoupení  $\delta^{13}\text{C}$  v peří liší v rámci migrační strategie. Výsledky testu ukazují, že existuje statisticky významný rozdíl mezi průměrnými hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří mezi analyzovanými strategiemi ( $t = 3.608$ ,  $df = 13.825$ ,  $p = 0.003$ ). Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  v peří jsou asociovány s trasou migrace (Graf. 5).



Graf 5 - Úroveň  $\delta^{13}\text{C}$  v peří v rámci migrační strategie (V-V, V-Z), ( $n=19$ ;  $p=0.003$ )

## 2) Opakovatelnost $\delta^{13}\text{C}$ v peří a porovnání $\delta^{13}\text{C}$ různých částí opeření

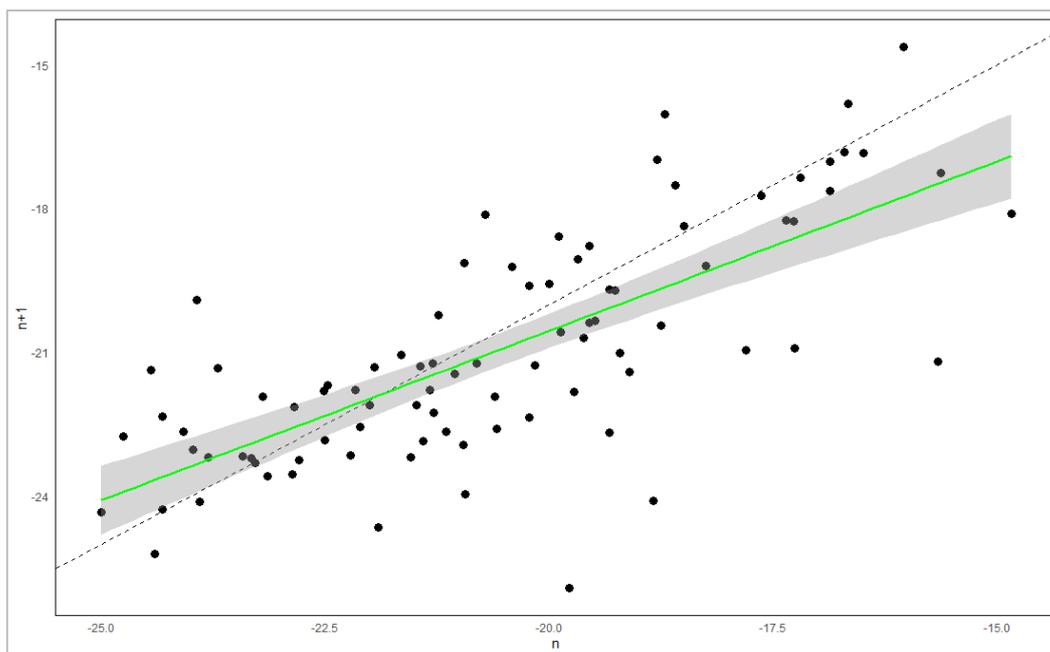
Výběr vzorku byl navržen tak, aby co nejvíce reprezentoval charakteristiku populace a umožnil adekvátní porovnání meziroční variability a rozptylu očekávaných hodnot. Pro oba dílčí cíle byli vybráni ptáci zastupující různé lokality v rozpětí let 2015-2021. Přehled proměnných pro oba dílčí cíle je uveden v Tab 9.

Tab. 9 - popisná statistika

Stanovení meziroční opakovatelnosti $\delta^{13}\text{C}$ v peří						
Proměnná (‰)	průměr	medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří	-20.8	-21.1	2.4	-25.9	-14.6	176
$\delta^{13}\text{C}$ v peří samců	-21.0	-21.2	2.3	-25.9	-14.6	150
$\delta^{13}\text{C}$ v peří samic	-19.6	-19.9	2.6	-23.6	-14.8	26
Porovnání $\delta^{13}\text{C}$ z různých částí opeření samců						
Proměnná (‰)	průměr	medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří hrudi	-21.5	-21.3	3.1	-24.3	-15.7	19
$\delta^{13}\text{C}$ v peří křídla	-21.4	-21.1	3.3	-25.2	-15.9	19
$\delta^{13}\text{C}$ v peří zad	-20.0	-19.7	3.4	-24.4	-14.9	19

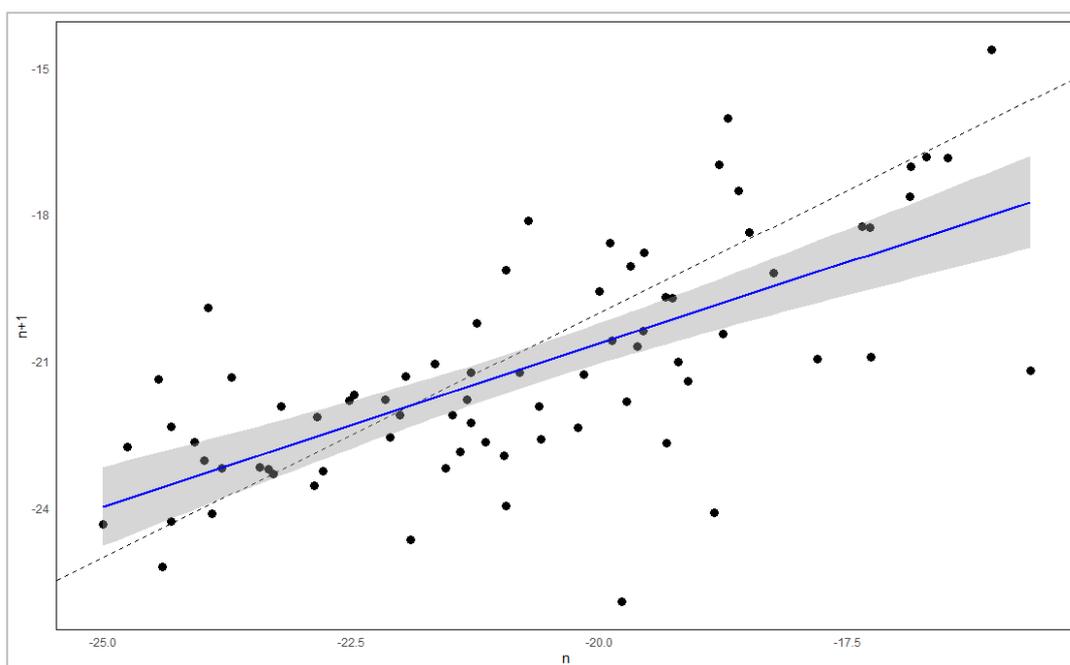
### a) Meziroční intra-individuální opakovatelnost $\delta^{13}\text{C}$ v peří

Analýza meziroční intra-individuální opakovatelnosti  $\delta^{13}\text{C}$  v peří byla stanovena pro 88 jedinců (75 samců, 13 samic) pro dvě pozorování v po sobě jdoucích letech (v roce "n" a "n+1"). Zastoupeny byly všechny lokality v rozsahu let 2015–2021. Pro analýzu meziroční intraindividuální opakovatelnosti  $\delta^{13}\text{C}$  peří byl využit statistický balíček rptR. Výsledky potvrzují konzistentní výběr zimoviště, na základě opakovatelnosti  $\delta^{13}\text{C}$  v peří ( $R = 0.721$ ;  $p < 0.001$ ). Výsledky jsou graficky znázorněny níže (Graf. 6).

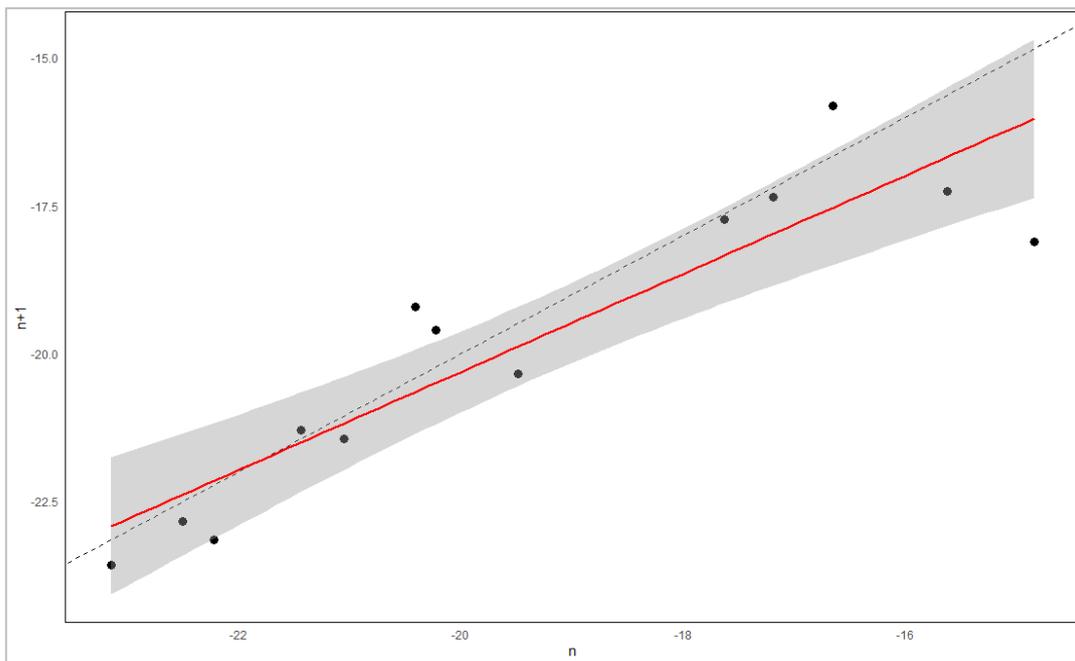


Graf 6 - Opakovatelnost zimoviště jedince stanovená podle obsahu  $\delta^{13}\text{C}$  v peří v roce  $n$  a  $n+1$  ( $n=88$ ;  $p<0.001$ ,  $R = 0.7$ ). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah. Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

Pro analýzu meziroční intraindividuální opakovatelnosti  $\delta^{13}\text{C}$  v peří jsme samostatně porovnávali samce ( $n=75$ ) a samice ( $n=13$ ). Výsledky pro samce, zahrnující 150 pozorování ze 75 skupin, ukazují vysokou opakovatelnost ( $R = 0.673$ ;  $p<0.001$ ). Výsledky pro samice, zahrnující 26 pozorování z 13 skupin, ukazují ještě vyšší opakovatelnost ( $R = 0.9$ ;  $p<0.001$ ). Dataset pro opakovatelnost  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samic je poměrně malý ( $n=13$ ), což může ovlivnit robustnost výsledků. Výsledky jsou graficky znázorněny níže (Graf. 7; Graf. 8).



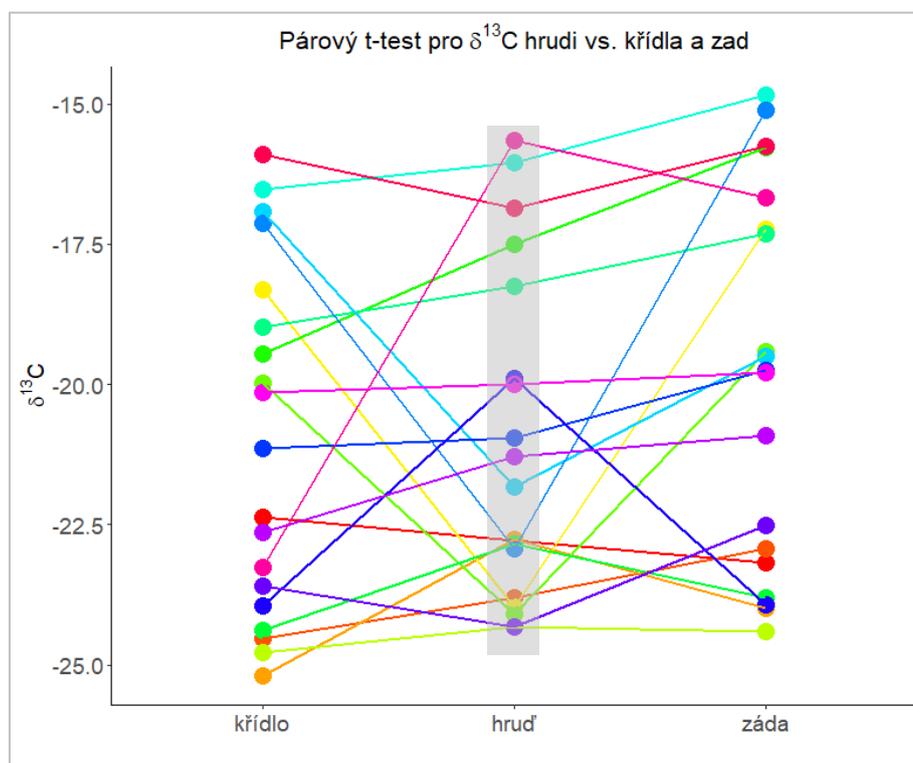
Graf 7 - Meziroční konzistentnost  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců ( $n=75$ ;  $p<0.001$ ;  $R = 0.7$ ). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah. Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.



Graf 8 - Meziroční konzistentnost  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samic ( $n=13$ ;  $p<0.001$ ;  $R = 0.9$ ). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah. Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

## b) Porovnání hodnot $\delta^{13}\text{C}$ v různých částí opeření samců (hrud', záda, křídlo)

Toto porovnání bylo stanoveno pro 19 samců, pro které byly dostupné hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  per z hrudi, zad a křídel. Samci pocházeli ze všech sledovaných lokalit (2016-2017). Pro porovnání  $\delta^{13}\text{C}$  peří z hrudi, zad a křídel byl zvolen párový t-test a Pearsonova korelace. Párový t-test ukázal, že rozdíl mezi izotopy peří z hrudi a křídel není statisticky významný ( $t = -0.0656$ ;  $p = 0.948$ ). Výsledky korelace naznačují středně silný vztah mezi těmito proměnnými, který je na hranici statistické významnosti ( $R = 0.398$ ;  $p = 0.092$ ). Rozdíl mezi izotopy peří z hrudi a zad, určený párovým t-testem, je na hranici statistické významnosti ( $t = -1.938$ ;  $p = 0.069$ ). Výsledky korelace naznačují významný vztah mezi izotopy peří z hrudi a zad ( $R = 0.623$ ;  $p = 0.004$ ). Výsledky jsou graficky znázorněny níže (Graf. 9).



Graf 9 – Grafické zázornění úrovně  $\delta^{13}\text{C}$  peří z hrudi (šedá ploha, referenční pera) s perý křídel a zad ( $n = 19$ ). Rozdíl  $\delta^{13}\text{C}$  mezi perem hrudi a křídel nebyl statisticky významný ( $p = 0.948$ ), rozdíl mezi  $\delta^{13}\text{C}$  a perem hrudi a zad byl na hranici statistické významnosti ( $p = 0.069$ ), korelace mezi perem z hrudi a zad je statisticky významná ( $p = 0.004$ ).

### 3) Zhodnocení přenosných efektů migrace

Do analýzy byli zahrnuti všichni jedinci populace (n=89; 52 samců, 37 samic), kteří se v roce 2018 vyskytovali na lokalitě Dvůr Hamr a byly pro ně dostupné vzorky opeření. Popis jednotlivých proměnných je uveden v Tab. 10.

Tab. 10 - popisná statistika

Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a morfologických znaků						
<b>Populace Dvůr Hamr</b>						
Proměnná	Průměr	Medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří (‰)	-20.4	-20.6	2.7	-25.7	-15.0	89
délka křídla (cm)	124.3	124.5	2.7	117.0	130.0	89
délka ocasu (cm)	102.8	101.5	12.6	78.0	128.0	89
věk	1.6	1.0	1.0	1.0	7.0	89
<b>Samci z Dvůr Hamr</b>						
Proměnná	Průměr	Medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří (‰)	-20.1	-20.4	2.8	-24.3	-15.0	52
délka křídla (cm)	125.1	125.0	2.4	120.5	130.0	52
délka ocasu (cm)	111.1	109.8	8.9	93.0	128.0	52
věk	1.7	1.0	1.2	1.0	7.0	52
<b>Samice z Dvůr Hamr</b>						
Proměnná	Průměr	Medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří (‰)	-20.9	-20.6	2.4	-25.7	-16.1	37
délka křídla (cm)	123.2	123.0	2.7	117.0	130.0	37
délka ocasu (cm)	91.2	92.0	6.5	78.0	101.5	37
věk	1.4	1.0	0.7	1.0	4.0	37

#### a) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a morfologických znaků

##### I) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a délky křídla

Pro znázornění vztahu mezi  $\delta^{13}\text{C}$  peří a délkou křídla (n=89), byl vytvořen plný lineární model s interakcemi, kde vysvětlovanou proměnnou byla délka křídla a vysvětlujícími proměnnými byly věk a hodnota  $\delta^{13}\text{C}$ . Plný model s interakcemi byl postupnou eliminací nesignifikantní proměnných zjednodušen na minimální adekvátní model, který zahrnoval pouze proměnnou pohlaví (Tab. 11).

Tab. 11 – Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a délkou křídla a věk na vysvětlovanou proměnnou délka křídla (n=89)

Plný model s interakcemi				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	133.692	8.764	15.255	< 0.001
$\delta^{13}\text{C}$	0.563	0.434	1.295	0.199
age	-7.336	5.694	-1.288	0.201
pohlaví (ref. samci)	-4.890	10.686	-0.458	0.648
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	-0.397	0.289	-1.372	0.174
$\delta^{13}\text{C}$ :pohlaví (ref. samci)	-0.372	0.521	-0.713	0.478
věk:pohlaví (ref. samci)	5.315	6.751	0.787	0.433
$\delta^{13}\text{C}$ :věk:pohlaví (ref. samci)	0.296	0.332	0.891	0.375
R <sup>2</sup> = 0.1583; F = 2.177; p = 0.0448				
Minimální adekvátní model				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	123.176	0.411	299.87	< 0.001
pohlaví (ref. samci)	1.892	0.537	3.52	< 0.001
R <sup>2</sup> = 0.125; F = 12.39; p < 0.001				

## II) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a délky ocasu

Pro znázornění vztahu mezi  $\delta^{13}\text{C}$  peří a délky ocasu, byl vytvořen plný model s interakcemi, kde vysvětlovanou proměnnou byla délka ocasu a vysvětlujícími proměnnými byly věk a hodnota  $\delta^{13}\text{C}$ . Plný model s interakcemi byl postupně zjednodušován na minimální adekvátní model, který zahrnoval signifikantní vliv věku a pohlaví (Tab. 12).

Tab. 12 - Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, pohlaví a věk na vysvětlovanou proměnnou délka ocasu (n= 89)

Plný model s interakcemi				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	80.4174	26.3088	3.057	0.00303
$\delta^{13}\text{C}$	-0.4506	1.3039	-0.346	0.73054
věk	3.0339	17.0948	0.177	0.85958
pohlaví (ref. samci)	47.8984	32.0791	1.493	0.139
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	0.0986	0.8684	0.114	0.910
$\delta^{13}\text{C}$ :pohlaví (ref. samci)	-12.6802	20.2653	0.967	0.337
věk:pohlaví (ref. samci)	-12.6802	20.2653	-0.626	0.533
$\delta^{13}\text{C}$ :věk:pohlaví (ref. samci)	-0.6790	0.9979	-0.680	0.498
R <sup>2</sup> = 0.6635; F = 22.81; p < 0.001				
Minimální adekvátní model				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	87.584	1.665	52.6	< 0.001
věk	2.604	0.791	3.29	0.00145
pohlaví (ref. samci)	18.917	1.644	11.51	< 0.001
R <sup>2</sup> =0.651; F = 80.14; p < 0.001				

## b) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří k načasování hnízdění, počtu hnízdících pokusů a fitness

### I) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a pravděpodobnosti zahrnutí

Ne všichni ptáci v sezóně 2018 na lokalitě Dvůr Hamr zahrnutí. Mezi nehnízdícími ptáky výrazně převažovali samci; z celkového počtu 37 samic nehnízdila pouze jedna, zatímco z 52 samců nehnízdilo 16. Popis jednotlivých proměnných je uveden v Tab. 13.

Tab. 13 – Popisná statistika

Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a pravděpodobnosti hnízdění						
Samci z populace Dvůr Hamr						
Proměnná	Průměr	Medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří (‰)	-20.1	-20.4	2.8	-24.3	-15.0	52
věk	1.7	1.0	1.2	1.0	7.0	52
realizované hnízdění (ano, ne)	0.7	1.0	0.5	0.0	1.0	52

Pro analýzu pravděpodobnosti hnízdění na základě úrovně  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a věku jsme analyzovali všechny samce ( $n = 52$ ). Data o počtu hnízdění byla binárně rozdělena na 0 (samec v sezóně nehnízdil) a 1 (samec v sezóně hnízdil, alespoň jedenkrát). Pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) bylo testováno, zda samec zahrnutí, nebo ne, s vysvětlujícími proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  a věk. Plný model s interakcemi byl zjednodušen, minimální adekvátní model obsahoval pouze úroveň  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a věk (Tab.14). Zda samec zahrnutí či ne, je významně ovlivněno věkem, ale také úrovní  $\delta^{13}\text{C}$  v peří.

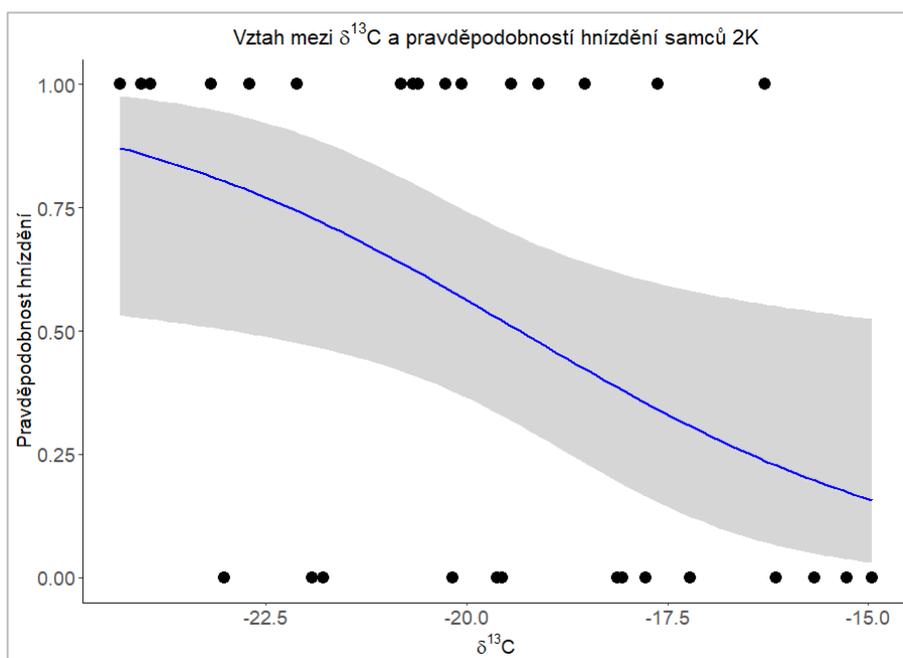
Tab. 14 – Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model: Model GLM pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců a věk na vysvětlovanou proměnnou pravděpodobnost zahrnutí ( $n=52$ )

Plný model s interakcemi				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
(Intercept)	-13.117	7.649	-1.715	0.0864
$\delta^{13}\text{C}$	-0.575	0.380	-1.516	0.130
věk	5.964	5.433	1.098	0.272
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	0.207	0.270	0.766	0.443
AIC: 54.575				
Minimální adekvátní model				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	-8.187	3.320	-2.466	0.0137
věk	2.0049	0.862	2.328	0.0199
$\delta^{13}\text{C}$	-0.320	0.149	-2.147	0.0318
AIC 53.251				

Na základě výsledků, ačkoliv interakce nevycházela významně, byly podrobněji analyzováni mladí samci (2K) zvláště (n=30; ano<sub>n</sub>= 16; ne<sub>n</sub> = 14). Zkušeni samci (+2K) analyzováni na pravděpodobnost zahrnutí nebyli, jelikož poměr hnízdících a nehnízdících je velmi nevyrovnaný (n=22; ano<sub>n</sub>=20; ne<sub>n</sub> = 2). Pro analýzu vztahu mezi úrovní  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a faktem, zda jedinec zahrnul nebo ne, byl použit model GLM s binomickým rozdělením. Model zahrnoval jako vysvětlovanou proměnnou, zda samec zahrnul (0 = ne; 1 = ano), a úroveň  $\delta^{13}\text{C}$  v peří jako vysvětlující proměnnou. Výsledky pro samce 2K silně naznačují, že úroveň  $\delta^{13}\text{C}$  v peří má významný vliv na to, zda samec zahrnul, či nikoli (Tab. 15; Graf. 10).

Tab. 15 - Zobecněný lineární model GLM pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců 2K a věk na vysvětlovanou proměnnou pravděpodobnost zahrnutí (n=30; AIC 39.293)

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	-7.407	3.423	-2.164	0.0305
$\delta^{13}\text{C}$	-0.383	0.173	-2.212	0.0269



Graf 10 – Zobecněný lineární model GLM  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců 2K a pravděpodobnosti zahrnutí (n=30; p = 0.027). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

## II) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a načasování prvního hnízdění samců

Do analýzy byli zahrnuti pouze hnízdící jedinci, kteří se v roce 2018 vyskytovali na lokalitě Dvůr Hamr. Pro znázornění vztahu  $\delta^{13}\text{C}$  v peří na načasování prvního hnízdění byla využita data o snesení prvního vejce, u samců snesení prvního vejce sociální partnerky. Pro analýzu fitness samců bylo použito zdánlivé fitness, počet vyvedených mláďat v sociálním hnízdě. Mimopárová mláďata nebyla zohledněna kvůli nedostupnosti dat o mimopárových paternitách pro rok 2018. Popis jednotlivých proměnných je uveden v Tab. 16.

Tab. 16 – Popisná statistika

Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a hnízděního projevu						
Hnízdící samci z populace Dvůr Hamr						
Proměnná	Průměr	Medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří (‰)	-20.8	-20.9	2.7	-24.3	-16.0	36
načasování prvního hnízdění (numerické datum)	43240.9	43237.0	21.5	43213.0	43293.0	36
počet hnízdních pokusů	1.9	2.0	0.6	1.0	3.0	36
zdánlivé fitness	7.3	7.0	4.2	1.0	20.0	36
věk	2.0	2.0	1.3	1.0	7.0	36

Do analýzy bylo zahrnuto celkem 36 samců, kteří v roce 2018 hnízdili na lokalitě Dvůr Hamr. V lineárním modelu s interakcemi byl testován vztah hodnot izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  peří, věkem a načasováním jejich prvního hnízdění. Model s interakcemi poskytoval významné vysvětlení mezi proměnnými (Tab. 17).  $\delta^{13}\text{C}$  v peří i věk, mají významný vliv na načasování, včetně jejich interakce.

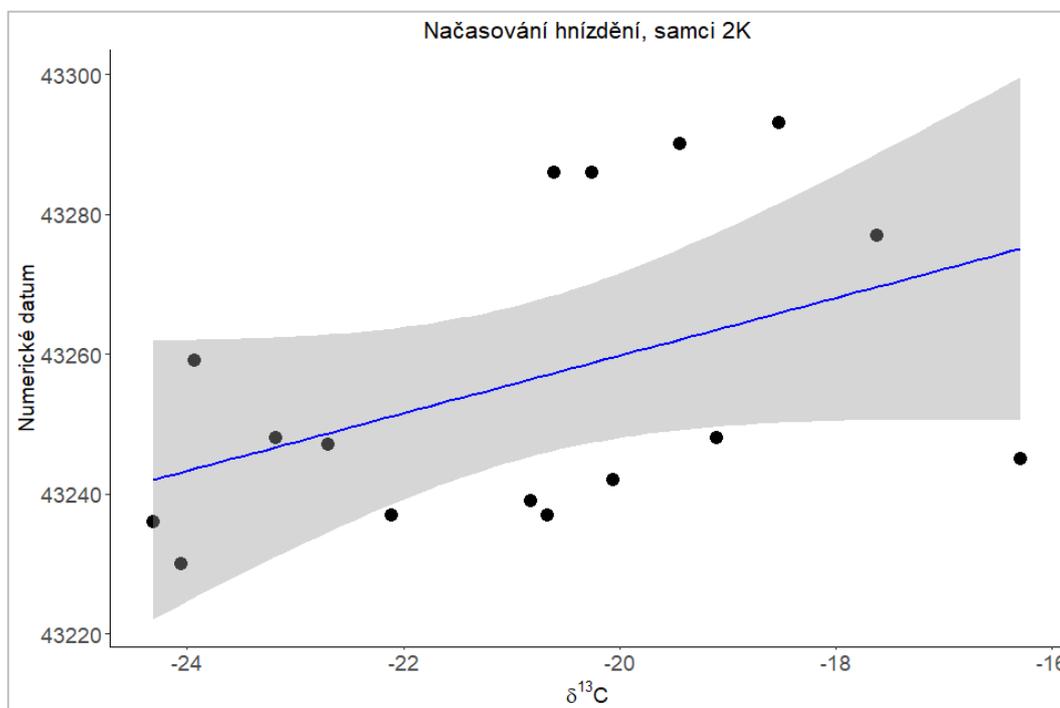
Tab. 17 – Plný model s interakcemi pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců ( $n=36$ ) a věk na vysvětlovanou proměnnou načasování hnízdění.

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	43408.249	63.440	684.243	< 0.001
$\delta^{13}\text{C}$	6.879	2.922	2.354	0.0249
věk	-79.517	32.160	-2.473	0.0189
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	-3.189	1.443	-2.210	0.0344
$R^2 = 0.412$ ; $F = 7.463$ ; $p < 0.001$				

Pro přesnější pochopení vztahu mezi úrovní stabilních izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním prvního hnízdění jsme analyzovali samce 2K ( $n = 16$ ) a samce +2K ( $n = 20$ ). Výsledky lineární regrese pro samce 2K ukazují vztah na hranici statistické významnosti  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním hnízdění (Tab. 18; Graf. 11). Model vysvětluje celkem 19.6 % variability načasování hnízdění samců 2K.

Tab. 18 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  peří samců 2K a načasováním prvního hnízdění ( $n=16$ ;  $R^2 = 0.196$ )

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	43342.186	46.880	924.544	<0.001
$\delta^{13}\text{C}$	4.121	2.234	1.844	0.0864



Graf 11 - Lineární regrese mezi hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců 2K a načasováním prvního hnízdění ( $n=16$ ;  $p=0.087$ ;  $R^2 = 0.196$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

Vztah samců +2K ( $n=20$ ) byl analyzován pomocí lineární regrese. Výsledky lineární regrese pro samce +2K ukazují vztah mezi načasováním hnízdění a  $\delta^{13}\text{C}$  v peří není statisticky významný (Tab. 19). Model vysvětluje pouze 8.63 % variability hodnot načasování hnízdění samců +2K.

Tab. 19 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  peří samců +2K a načasováním prvního hnízdění ( $n=20$ ;  $R^2 = 0.086$ )

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	43250.038	16.524	2617.339	<0.001
$\delta^{13}\text{C}$	1.032	0.792	1.304	0.209

## Vliv načasování, $\delta^{13}\text{C}$ peří a věku na počet hnízdních pokusů a zdánlivé fitness samců

S načasováním hnízdění silně souvisí i počet hnízdních pokusů také i celkový počet vyvedených mlád'at (zdánlivé fitness). Předpokládá se, že čím dříve ptáci zahnízdí, tím je větší šance více hnízdních pokusů v sezóně a tím i více mlád'at. Také předchozí výsledky analýzy naznačují mírnou závislost mezi načasováním a  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. V následujících analýzách nebyly interakce mezi  $\delta^{13}\text{C}$ , věkem a načasováním zahrnuty, z důvodu malého počtu pozorování.

Pro hnízdící samce ( $n=36$ ) byl vytvořen plný lineární model s interakcemi, kde vysvětlovanou proměnnou byl počet hnízdních pokusů a vysvětlujícími proměnnými byly hodnota  $\delta^{13}\text{C}$ , věk a načasování. Plný model s interakcemi byl postupně zjednodušován, jako minimální adekvátní model byl učen s vlivem věku a načasování hnízdění (Tab. 20). Počet hnízdních pokusů je významně ovlivněn načasováním a také je modifikován věkem, nesouvisí však s hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří.

Tab. 20 - Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou počet hnízdních pokusů ( $n=36$ ).

Plný model s interakcemi				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	-2568.0	1985.0	-1.294	0.206
$\delta^{13}\text{C}$	-160.90	99.530	-1.617	0.117
věk	-15.710	213.40	-0.074	0.942
načasování hnízdění	0.0593	0.0459	1.294	0.206
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	0.0805	0.0467	1.724	0.0954
$\delta^{13}\text{C}$ :načasování hnízdění	0.0037	0.0023	1.616	0.117
věk:načasování hnízdění	0.0004	0.0049	0.083	0.935
$R^2 = 0.661$ ; $F = 9.41$ ; $p < 0.001$				
Minimální adekvátní model				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	724.959	169.696	4.272	<0.001
věk	0.162	0.0638	2.531	0.0163
načasování hnízdění	-0.0167	0.00392	-4.265	<0.001
$R^2 = 0.616$ ; $F = 26.51$ ; $p < 0.001$				

Pro hnízdící v samce v sezóně 2018 bylo dále analyzováno pomocí plného lineárního modelu s interakcemi vliv  $\delta^{13}\text{C}$ , věk a načasování hnízdění na zdánlivou fitness. Minimální adekvátní model ukázal jako hlavní proměnnou věk (Tab. 21). Zdánlivé fitness samců vysvětluje zejména věk, nikoliv však  $\delta^{13}\text{C}$  v peří.

Tab. 21 - Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samců, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou zdánlivé fitness ( $n=36$ )

Plný model s interakcemi				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	-9722.00	14310.0000	-0.679	0.502
$\delta^{13}\text{C}$	-672.60	717.8000	-0.937	0.357
věk	-1739.00	1539.0000	-1.130	0.268
načasování hnízdění	0.2249	0.3308	0.680	0.502
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	0.0715	0.3366	0.212	0.833
$\delta^{13}\text{C}$ :načasování hnízdění	0.0155	0.0166	0.937	0.356
věk:načasování hnízdění	0.0403	0.0356	1.134	0.266
$R^2 = 0.568$ ; $F = 6.344$ ; $p < 0.001$				
Minimální adekvátní model				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	2.788	0.910	3.064	0.00425
věk	2.242	0.378	5.935	< 0.001
$R^2 = 0.541$ ; $F = 12.53$ ; $p < 0.001$				

### III) Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a načasování prvního hnízdění samic

Do analýzy byly zahrnuty pouze hnízdící samice, které se v roce 2018 vyskytovaly na lokalitě Dvůr Hamr. Pro znázornění vztahu  $\delta^{13}\text{C}$  v peří na načasování prvního hnízdění byla využita data o snesení prvního vejce. Popis jednotlivých proměnných je uveden v Tab. 22.

Tab. 22 - Popisná statistika

Vztah $\delta^{13}\text{C}$ peří a hnízděního projevu						
Hnízdící samice z populace Dvůr Hamr						
Proměnná	Průměr	Medián	SD	MIN	MAX	N
$\delta^{13}\text{C}$ v peří (‰)	-20.9	-20.4	2.5	-25.7	-16.1	36
načasování prvního hnízdění (numerické datum)	43233.5	43232.0	45334	43213.0	43259.0	36
počet hnízděných pokusů	45536	2.0	0.4	1.0	3.0	36
fitness	7.0	7.0	2.8	1.0	14.0	36
věk	1.4	1.0	0.7	1.0	4.0	36

Do analýzy bylo zahrnuto 36 samic. Pro analýzu vztahu mezi úrovní izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  peří, věkem samic a načasováním jejich prvního hnízdění byl použit plný lineární model s interakcemi mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  peří a věk. Plný model s interakcemi poskytuje statisticky významné vysvětlení variability v načasování hnízdění (Tab. 23). Asociace mezi hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  a načasováním hnízdění se liší podle věku samic.

Tab. 23 – Plný model s interakcemi pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samic a věk na vysvětlovanou proměnnou načasování hnízdění ( $n=36$ ;  $R^2 = 0.329$ )

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	43175.603	36.01	1198.99	<0.001
$\delta^{13}\text{C}$	-3.504	1.787	-1.961	0.0587
věk	51.142	23.395	2.186	0.0362
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	2.990	1.189	2.514	0.0171
$R^2 = 0.3285$ ; $F = 5.217$ ; $p = 0.005$				

Pro přesnější pochopení vztahu mezi úrovní stabilních izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním prvního hnízdění jsme analyzovali mladé samice 2K ( $n = 25$ ) a zkušené samice +2K ( $n = 11$ ). Výsledky lineární regrese pro samice 2K nenaznačují žádný významný vztah mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním hnízdění (Tab. 24). Model vysvětluje celkem 2.33 % variability načasování hnízdění samic 2K.

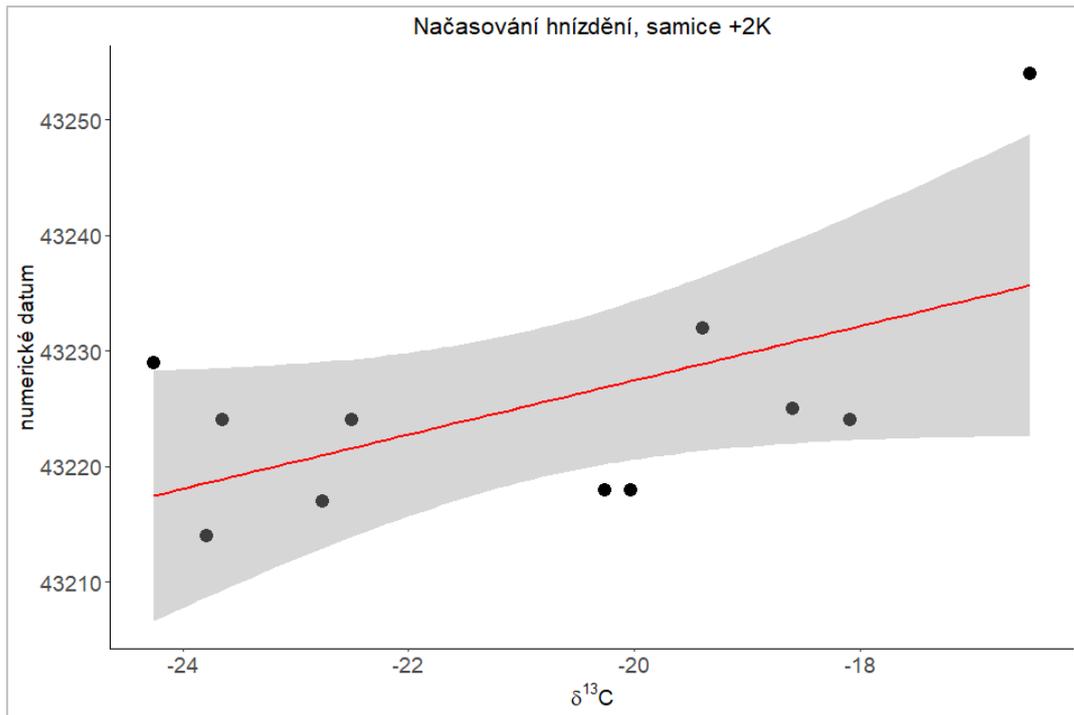
Tab. 24 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  peří samic 2K a načasováním prvního hnízdění ( $n=20$ ;  $R^2 = 0.0233$ )

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	43222.575	19.702	2193.767	<0.001
$\delta^{13}\text{C}$	-0.693	0.935	-0.741	0.466

Výsledky lineární regrese pro samice +2K ukazují vztah na hranici statistické významnosti mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním (Tab. 25; Graf. 12). Model vysvětluje celkem 32 % načasování hnízdění samic +2K.

Tab. 25 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými  $\delta^{13}\text{C}$  peří samic +2K a načasováním prvního hnízdění ( $n=11$ ;  $R^2 = 0.320$ )

Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	43274.333	23.962	1805.975	<0.001
$\delta^{13}\text{C}$	2.344	6634.0	2.058	0.0697



Graf 12 - Lineární regrese mezi hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samic +2K a načasováním prvního hnízdění ( $n=16$ ;  $p=0.087$ ;  $R^2 = 0.320$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.

### Vliv načasování, $\delta^{13}\text{C}$ peří a věku na počet hnízdních pokusů a fitness samic

Stejný výběr samic byl podroben také analýze vlivu proměnných hodnota  $\delta^{13}\text{C}$ , věk a načasování, včetně jejich interakcí na počet hnízdních pokusů a následně také vlivu na fitness. V následujících analýzách nebyly interakce mezi  $\delta^{13}\text{C}$ , věkem a načasováním zahrnuty, z důvodu malého počtu pozorování.

Plný lineární model s interakcemi poskytuje statisticky významné vysvětlení variability v počtu hnízdních pokusů (Tab. 26). Největší vliv má na počet hnízdních pokusů samic věk a interakce zahrnující věk a načasování. Nebyla zjištěna souvislost s hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří.

Tab. 26 – Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samic, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou počet hnízdních pokusů ( $n=36$ )

Plný model s interakcemi				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	-5241.0	2746.0	-1.909	0.0663
$\delta^{13}\text{C}$	-206.0	117.60	-1.751	0.0905
věk	1219.0	572.80	2.128	0.0420
načasování hnízdění	0.1212	0.0635	1.909	0.0662
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	0.0348	0.0582	0.597	0.5549
$\delta^{13}\text{C}$ :načasování hnízdění	0.0048	0.0027	1.752	0.0904
věk:načasování hnízdění	-0.0282	0.0132	-2.128	0.0420
$R^2 = 0.3632$ ; $F = 2.187$ ; $p < 0.0733$				

Minimální adekvátní model				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
Intercept	-674.966	675.729	-0.999	0.325
věk	940.206	497.789	1.889	0.068
načasování hnízdění	0.0157	0.0156	1.002	0.324
věk:načasování hnízdění	-0.0218	0.0115	-1.889	0.068
$R^2 = 0.221$ ; $F = 3.023$ ; $p < 0.044$				

Dále bylo pomocí lineárního modelu analyzován vliv  $\delta^{13}\text{C}$ , věku a načasování hnízdění, včetně jejich interakcí na vysvětlovanou proměnnou fitness samic. Plný model s interakcemi nebyl zjednodušen, jelikož žádná z interakcí nebyla významná. Jako výchozí model byl použit minimální adekvátní model (Tab. 27).

Tab. 27 – Plný lineární model s interakcemi pro  $\delta^{13}\text{C}$  v peří samic, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou fitness.

Plný model s interakcemi				
Proměnná	Estimate	SE	t	p
(Intercept)	-15870.0	20830.0	-0.762	0.452
$\delta^{13}\text{C}$	-752.0	892.20	-0.843	0.406
věk	2591.0	4345.0	0.596	0.556
načasování hnízdění	0.367	0.482	0.762	0.452
$\delta^{13}\text{C}$ :věk	0.177	0.441	0.401	0.691
$\delta^{13}\text{C}$ :načasování hnízdění	0.017	0.021	0.843	0.406
věk:načasování hnízdění	-0.059	0.100	-0.596	0.556
R <sup>2</sup> = 0.312; F= 2.187; p < 0.0733				

## Diskuze

Validace izotopických map pro retrospektivní přiřazování zimovišť pomocí stabilních izotopů v peří na základě dvou nezávislých technik je zásadní, jelikož existuje mnoho faktorů, které mohou ovlivnit celkový obsah  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Využití stabilních izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  z ocasních per, v kombinaci s  $\delta^2\text{H}$  a  $\delta^{34}\text{S}$ , bylo validováno pomocí geolokátorů u vlaštovek obecných (*Hirundo rustica*) v nearkticko-neotropickém migračním systému (Hobson & Kardynal, 2016). V palearkticko-afrotropickém systému však izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  v peří letek a v místě zimoviště určeném pomocí geolokátorů navzájem neodpovídaly (Seifert et al., 2018), přestože byly využity izotopové mapy pro Afriku (Hobson et al., 2012c), založené na stejném principu jako pro Jižní Ameriku (García-Pérez & Hobson, 2014). Jedním z cílů předložené práce bylo validovat využití stabilních izotopů za použití peří z hrudního opeření a izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  v populaci vlaštovek obecných v místě styku dvou populací lišících se tahovou konektivitou (Rönn et al., 2015; Klvaňa et al., 2018). Výsledky naznačují, že metoda určování zimoviště na základě izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  je pro tuto populaci dobře využitelná.

Neshoda mezi izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  (také  $\delta^2\text{H}$  a  $\delta^{15}\text{N}$ ) v peří a izotopickým prostředím zimoviště (pozice určené geolokátory) ve studii Seifert et al. (2018) mohla být způsobena několika faktory. Jedním z nich, jež autoři zmiňují, je možná nepřesnost geolokátorů, včetně konzervativního přístupu KDE k určení prostředí zimoviště (Seifert et al., 2018). Vzhledem k tomu, že tato práce se zakládá na podobném principu využívání geolokátorů (Klvaňa et al., 2018) a také KDE, jeví se toto vysvětlení jako méně pravděpodobné. Jinou příčinou může být částečné pelichání letek (které byly ve studii využity) mimo zimoviště (Seifert et al., 2018). V této diplomové práci bylo pro analýzu stabilních izotopů použito peří z hrudi, které pelichá na zimovištích a ve studii zabývající se validací využívání stabilních izotopů v nearkticko-neotropickém systému bylo použito peří z ocasních per (Hobson & Kardynal, 2016). Je známo, že různé části opeření v rámci jedince se izotopicky liší z důvodu načasování přepeřování (Deme et al., 2021; Jenni & Winkler, 2020), a dokonce i jednotlivé části pera mohou být mírně izotopicky odlišné (Michalik et al., 2010; Grecian et al., 2015). V této práci bylo jako jedním z cílů otestovat, jak se od sebe liší jednotlivé části opeření vlaštovky (opeření hrudi, zad a křídel). Porovnání naměřených hodnot izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  v opeření hrudi a křídla tuto domněnku nepotvrdily, ale ani nevyvrátily, jelikož vztah hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  v peří hrudi a křídel byl na hranici statistické významnosti. Tento závěr ale pro odůvodnění neúspěšných výsledků není úplně relevantní, protože v této práci byly analyzovány třetí loketní letky, ale ve studii Seifert et al. (2018) využívali terciální peří křídel. Terciální pera pro vlaštovky z treboňské populace nejsou

k dispozici, nicméně absence vztahu mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v hrudi a v letkách naznačuje, že tyto matrice nemusejí poskytovat shodné výsledky.

Jiným diskutovaným důvodem ve studii Seifert et al. (2018) mohl být potenciálně i fakt, že vlaštovka, na rozdíl od mnoha dalších dálkově migrujících hmyzožravých ptáků, je vzdušný lovec, živící se aeroplanktonem nacházejícím se vysoko nad zemí. Pasivní přenos aeroplanktonu větrem na velké vzdálenosti by mohl vést ke zkreslení izotopových poměrů ve stravě vlaštovek (Seifert et al., 2018). Tento aeroplankton může být větrem rozptýlen na velké vzdálenosti, a tudíž může vykazovat jiné izotopické poměry  $\delta^{13}\text{C}$  než prostředí, ve kterém byl vlaštovkou požřen. Tento jev může být ovlivněn klimatickými a meteorologickými podmínkami, které mohou být v současné době velmi dynamické a způsobovat velké sezónní výkyvy (Zurell et al., 2018). Toto vysvětlení je ale opět poměrně nepravděpodobné – studie, která analyzovala meziroční porovnání izotopických profilů  $\delta^{13}\text{C}$  v peří v rámci jedince v nearkticko-neotropickém migračním systému vlaštovky a ukázala, že izotopové hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  v peří jsou meziročně velmi konzistentní (Imlay et al., 2018). I v rámci treboňské populace odpovídá  $\delta^{13}\text{C}$  v peří místu zimoviště a profily  $\delta^{13}\text{C}$  jsou meziročně konzistentní v rámci jedince. Z těchto důvodů usuzuji, že aeroplankton odpovídá izotopům  $\delta^{13}\text{C}$  v místě zimoviště a pasivní přenos větrem není významný. Analýza meziroční opakovatelnosti v peří nebyla provedena pouze za účelem validace využití izotopů v peří pro meziroční srovnávání, ale objasňuje také míru věrnosti k zimovišti, přinejmenším habitatům, což je zásadní pro pochopení tahové konektivity a přenosných efektů migrace, nejen trans-saharských pěvců.

Určitá nesrovnalost mezi výsledky této diplomové práce a závěry studie Seifert et al. (2018) může být způsobena tím, že vlaštovky v mimohnízdním období loví potravu především v mokřadních stanovištích, kde je vyšší podíl  $\text{C}_3$  rostlin (Oppel et al., 2011). Tato místa se mohou nacházet i v oblasti savan (více  $\text{C}_4$  rostlin), a vzhledem k nedostatečně podrobnému rozlišení prostředí v izotopické mapě Afriky je možné, že pozice geolokací neodpovídala prostředí zimoviště (Seifert et al., 2018). Ani tato domněnka se nezdá být významná, protože jak již bylo zmíněné, v této práci byla zjištěna vysoká shoda izotopových profilů peří s místy zimovišť, což je v souladu s výsledky zjištěnými i v dalších studiích (Hobson & Kardynal, 2016). Dále je také možné, že vlaštovky diskriminují těžší izotopy uhlíku ( $^{13}\text{C}$ ) ve svých tkáních, proti potravě více než jiné druhy, na kterých byla diskriminace vůči stravě studována (např. Caut et al., 2009; Carter et al., 2019). Dle dostupných informací pro vlaštovky není určená přesná diskriminace izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  mezi stravou a tkáněmi (opeřením). Izotopická mapa Afriky byla kalibrována podle izotopů v peří druhů, u nichž byla zimoviště známá, přičemž

jedním z těchto druhů byla i vlaštovka (Hobson et al., 2012c). Výsledky prezentované v této práci naznačují mírné ochuzení izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, oproti izotopické mapě prostředí Afriky.

Důvodem, který může vysvětlit neshodu mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a  $\delta^{13}\text{C}$  v prostředí určeném geolokátory ve studii Seifert et al. (2018), je skutečnost, že pozice zimovišť byly koncentrovány zejména v jedné části Afriky, na rozhraní konžského pralesa a pobřeží Atlantského oceánu, přičemž minimum vlaštovek zimovalo v oblasti savan. Polohy těchto zimovišť by naznačovaly, že vlaštovky ve východním Švýcarsku a severní Itálii vykazují pravděpodobně stejnou migrační strategii se stejným místem zimoviště. V této oblasti, zejména u pobřeží, je variabilita stabilních izotopů vysoká, což umožňuje vlaštovkám se snadněji přesouvat mezi izotopicky odlišnými oblastmi (Hobson et al., 2012c). Z tohoto důvodu peří vlaštovek nemuselo korespondovat s izotopickou mapou prostředí.

Naopak, v místech, kde je zřejmé tahové rozhraní, mají hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  velký rozsah (-14 až -24 ‰), jako je tomu např. v severním Německu (Rönn et al., 2015) a některých dalších státech Evropy (Hobson et al., 2012b), včetně České republiky. Výsledky uvedené v této práci naznačují naprosto stejné zastoupení hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  jako ve studiích předešlých, a to i přes fakt, že ve studii Rönn et al. (2015) bylo k izotopové analýze  $\delta^{13}\text{C}$  v peří využito opeření ze zad. V této práci analýza poměrů izotopů uhlíku v různých částech opeření hrudi a zad nevyšla příliš jednoznačně. Hodnoty izotopů peří ze zad jsou sice s izotopy z hrudního opeření korelovány, ale tyto hodnoty jsou vůči peří z hrudi konstantně mírně obohaceny o těžší izotopy  $\delta^{13}\text{C}$ , což je zajímavé, protože tmavší opeření (opeření zad), které obsahuje melaniny, by mělo vykazovat větší diskriminaci těžších izotopů uhlíku ( $^{13}\text{C}$ ), než opeření hrudi, které melaniny neobsahuje (Michalik et al., 2010).

Zmíněné studie popisují rozsahy izotopů uhlíku v peří evropských a německých vlaštovek se ale nezabývají fenotypem nebo případným rozlišením morfotypů v místě tahového rozhraní, což lze pomocí stabilních izotopů uhlíku snadno sledovat. Jednotlivé morfotypy se mohou lišit nejen z důvodu odlišného zimoviště, ale i z důvodu odlišné tahové strategie. V této práci byly popsány jasné rozdíly v izotopech v rámci tahových strategií. Ukazuje se, že především jedinci migrující na jih a vracející se západní cestou (okružní migrace ve směru hodinových ručiček; Klvaňa et al. 2018) mají extrémně nízké hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Naopak jedinci migrující proti směru hodinových ručiček mají široké rozpětí hodnot  $\delta^{13}\text{C}$ , sahajících od nízkých (Kongo) po vyšší (savany). Na základě profilů  $\delta^{13}\text{C}$  v peří není tedy možno jednoznačně identifikovat jedince využívající západní cesty, ale je dobře možno identifikovat část jedinců migrujících východní cestou.

Vztah mezi morfologickými znaky, délkou ocasu a křídla a hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří v treboňské populaci nebyl potvrzen, navzdory tomu, že v místě rozhraní byl velký rozptyl hodnot  $\delta^{13}\text{C}$ . V dánské populaci vlaštovek, která také měla velké rozpětí izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  typické pro styk dvou migračních strategií a zimovišť, byl zaznamenán vztah mezi délkou ocasu a  $\delta^{13}\text{C}$ . Avšak závislost mezi délkou křídla a hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  se nepotvrdila. Obecně, v dánské populaci byly vlaštovky s nižšími hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří větší (Møller & Hobson, 2004). Zda rozpětí křídel reflektuje načasování příletu na hnízdiště není zcela jasné, nicméně přílet na hnízdiště souvisí se vzdáleností, a s rostoucí vzdáleností roste i čas celkové migrace a tím se opoždňuje přílet na zimoviště (Stanley et al., 2012). U geolokátorových ptáků byl nalezen významný vztah mezi vzdáleností a izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, stejně tak byl nalezen i vztah s dobou migrace. Co je ale neočekávané, vzhledem k předcházejícím výsledkům, je, že načasování příletu na hnízdiště žádnou souvislost s izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  v peří nemělo. Je možné, že vlaštovky, které musí překonávat větší vzdálenost při migraci, odlétají ze zimoviště dříve, aby optimalizovaly svůj přílet na hnízdiště.

Načasování příletu na hnízdiště silně souvisí s datem zahnízdění (Rubolini et al., 2007). V této práci byla souvislost s  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a načasováním hnízdění patrná pouze u mladých samců 2K, stejně jako pravděpodobnost, že jedinec ve své první hnízdní sezóně zahnízdí. Samci 2K s nižšími hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří hnízdili dříve a měli i vyšší pravděpodobnost zahnízdění, než samci s hodnotami vyššími. Výběr byl omezený pouze na jednu hnízdní sezónu a obsahoval malý počet pozorování, což omezuje spolehlivost těchto závěrů. Přesto byla patrná jednoznačná závislost. Předpokládám, že s následujícími analýzami tento jev ještě více posílí. Samci 2K s nižšími hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, pravděpodobně zimovali v oblastech pralesa, tudíž s největší pravděpodobností při jarní migraci překonávali kratší vzdálenost nežli samci s vyššími hodnotami izotopů  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Vzhledem k tomu, že v populaci jasně převažují mladí jedinci, a že délka dožití vlaštovek je kolem dvou let (Míčková et al. 2023), má toto patrně velmi výrazný vliv na celoživotní fitness (mnozí jedinci zažijí pouze jednu sezónu) a to také z důvodu, že poměr samců a samic je v populaci nevyvážený, samic je velký nedostatek. Další výzkum by se měl zaměřit na vztah  $\delta^{13}\text{C}$  a celoživotní fitness jedinců v populaci.

Další analýzy naznačovaly, že načasování hnízdění samic je silně souvisí s interakcí  $\delta^{13}\text{C}$  v peří a věku. Po podrobnějším prozkoumání této závislosti vyšlo najevo, že starší samice +2K vykazují větší závislost mezi načasováním a  $\delta^{13}\text{C}$  v peří, než mladé samice 2K, což je naprosto odlišný výsledek než u samců 2K. Tento výsledek je ale zkreslen malým počtem pozorování, tudíž vztah není možné lépe objasnit. Také načasování příletu samic bývá mnohem

variabilnější než načasování přiletu samců, protože optimalizují svůj přilet tak, aby podmínky byly příznivé pro hnízdění (Morbey et al., 2012). Je možné, že přilet samic +2K je ovlivněn vzdáleností mezi hnízdištěm a zimovištěm (hrubé odlišení na základě  $\delta^{13}\text{C}$  reflektující prostředí), to by bylo v souladu s výsledky jiných studií, které závislost mezi vzdáleností (reflektovanou stabilními izotopy) a načasováním přiletu pozorovaly (Imlay et al., 2019). Věk však stále hraje významnou roli v načasování prvního hnízdění (Møller & Lope, 1999; Balbotín et al., 2007). U vlaštovek v nearkticko-neotropickém systému byl pozorován vztah mezi načasováním snůšek u samic a  $\delta^2\text{H}$ . Samice s nižšími hodnotami  $\delta^2\text{H}$  (reflektující vlhčí prostředí a pravděpodobně vzdálenější oblasti v Jižní Americe) zahajovaly hnízdění později a měly menší počet snůšek v sezóně, ale nebyla prokázána žádná závislost s  $\delta^{13}\text{C}$  (Imlay et al., 2019). Tyto výsledky, za předpokladu, že jsou oblasti s nižší úrovní  $\delta^2\text{H}$  vzdálenější od hnízdiště, jsou stejné jako bylo pozorováno u samic +2K v analyzované populaci. Tento závěr také může být způsoben tím, že v Jižní Americe panují na zimovištích odlišné podmínky, nejen lišící se stabilními izotopy v prostředí (García-Pérez & Hobson, 2014), ale také podmínkami zimovišť, tyto závěry a pozorování tedy nelze zobecňovat.

U samců vlaštovek v palearkticko-afrotropickém systému v Dánsku, kde rozpětí izotopů odráželo přítomnost migračního rozhraní, nebyl pozorován vztah mezi načasováním snůšky a hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$ . Avšak byl zjištěn vztah s počtem hnízdních pokusů; samci s nižšími hodnotami  $\delta^{13}\text{C}$  měli více hnízdních pokusů za sezónu, což souvisí i s vyšším reprodukčním úspěchem. (Møller & Hobson, 2004). Výsledky shrnující načasování hnízdění všech analyzovaných samců z populace Dvůr Hamr dospěly ke stejným závěrům. Zastoupení mladých a starých samců (2K vs. +2K) je v třeboňské populaci téměř vyrovnané. Po jejich rozdělení byl nalezen vztah s načasováním a  $\delta^{13}\text{C}$  v peří u mladých samců 2K a to také s pravděpodobností zahnízdění. Je tedy možné, že v dánské populaci bylo podobné rozložení věkových kategorií, a pokud by jedinci byli známého věku, možná by po rozdělení vykazovali stejný vztah i k načasování hnízdění. Tato závislost v jiných studiích nebyla popsána, a to z důvodu, že není příliš mnoho podrobně a detailně monitorovaných populací vlaštovek, ve kterých by byl znám přesný věk mladých jedinců.

Načasování přiletu geolokátorových ptáků, které odráží načasování hnízdění (Rubolini et al., 2007), nesouviselo s izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Pravděpodobně je to způsobeno tím, že geolokátory jsou upevňovány pouze na ptáky starší než 2K, protože pravděpodobnost návratu víceletých samců je vyšší (McKim-Louder et al., 2013). Ve vztahu k ostatním výsledkům lze říci, že věk samců byl příčinou proč načasování přiletu nesouviselo s izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  v peří (např. Balbotín et

al., 2007). V navazujícím výzkumu v třeboňské populaci bude tento vztah více prozkoumán, protože pro všechny jedince z populace existují podrobná data nejen o věku.

Závěrem konstatuji, že přenosné efekty zimovišť mají vliv zejména na mladé ptáky v místě tahového rozhraní. Další výzkum je nutný, protože byla zpracována pouze část dostupných dat. Izotopové analýzy budou i nadále pokračovat.

Výsledky této práce potvrzují využití stabilních izotopů v kontextu odhadnutí poloh (prostředí) zimovišť, také poskytují první popis přenosných efektů (carry-over effects) v třeboňské populaci a slouží jako podklady a náměty pro další výzkum. Další navazující výzkumy se budou zaměřovat na propojení dosavadních dat a poznatků s izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  v peří. Stabilní izotopy budou charakterizovány v kontextu heritability, či dávány do souvislostí s různými fyziologickými a reprodukčními projevy v populaci vlaštovky obecné na Třeboňsku.

## Závěr

### Cíl 1) Srovnání $\delta^{13}\text{C}$ prostředí zimoviště určeného geolokátory s obsahy $\delta^{13}\text{C}$ v peří

Stabilní izotopy  $\delta^{13}\text{C}$  z hrudního opeření lze využít k odhadu místa zimoviště vlaštovky obecné v palearktiko-afrotropickém systému, včetně odhadu migrační strategie. Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  v peří se shodovaly s úrovní  $\delta^{13}\text{C}$  v prostředí.  $\delta^{13}\text{C}$  reflektovala vzdálenost zimoviště od hnízdiště i dobu migrace. Načasování přiletu nemělo s úrovní  $\delta^{13}\text{C}$  v peří žádný vztah.

### Cíl 2) Opakovatelnost $\delta^{13}\text{C}$ v peří a porovnání $\delta^{13}\text{C}$ různých částí opeření

Meziroční srovnání hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  vykazovalo silnou opakovatelnost pro porovnávané jedince, což naznačuje věrnost k místu zimoviště, respektive věrnost habitatu. To také validuje využití  $\delta^{13}\text{C}$  v peří pro meziroční srovnávání. Porovnání jednotlivých částí opeření (hrud', křídlo, záda) vykazovalo nejednoznačné výsledky, jistá míra diskriminace mezi různými částmi opeření je přítomna.

### Cíl 3) Zhodnocení přenosných efektů migrace

Ve jedné sezóně, v jedné populaci, kde byly zastoupeny rozptyly hodnot  $\delta^{13}\text{C}$  typické pro migrační rozhraní, nebyly pozorovány výrazné rozdíly v kontextu přenosných efektů (carry-over effects) zimoviště na morfologické znaky a hnízdní projev. Byla zjištěna závislost mezi  $\delta^{13}\text{C}$  v peří mladých samců (2K) a zkušených samic (+2K) s načasováním první snůšky (což reflektuje datum přiletu), stejně jako pravděpodobností zahnízdění u mladých samců (2K). Analýza byla provedena na malém počtu pozorování, pro objasnění těchto vztahů je zapotřebí provést další výzkum.

## Seznam obrázků, map, tabulek a grafů

### Seznam obrázků

Obr. 1 - Světelný geolokátor (Intigeo - P55B1) připevněný na dorsální straně vlaštovky obecné. Lokalita Třeboň, Obora (foto: J. Cepák). .....	12
Obr. 2 - Rychlost izotopového obratu v tkáních. Upraveno dle: Hoenig et al., 2022 .....	13
Obr. 3 - Distribuce izotopových hodnot uhlíku ( $\delta^{13}\text{C}$ ) pro rostliny typu $\text{C}_3$ a $\text{C}_4$ , rozdíl je zapříčiněn rozdílnou diskriminací $^{13}\text{C}$ v průběhu fotosyntézy. Modrá čára: referenční standard PDB (Pee Dee Belemnite), zelená čára: izotopická úroveň atmosférického $\text{CO}_2$ , červené a modré šipky indikují rozdíl v izotopické úrovni mezi $\text{C}_3$ a $\text{C}_4$ rostlinami ( $\Delta^{13}\text{C} \approx 19 \text{‰}$ ) a mezi atmosférickým $\text{CO}_2$ . Upraveno dle: Zacháry, 2019 .....	17
Obr. 4 - Vlevo: Izotopická mapa Afriky pro $\delta^{13}\text{C}$ (Hobson et al., 2012c), stanovená na základě distribuce vegetace ( $\text{C}_3$ a $\text{C}_4$ rostliny) a podnebí v Africe. Zastoupení vegetace v Africe znázorňuje satelitní snímek vpravo .....	18
Obr. 5 - Migrační strategie vlaštovky obecné ( <i>Hirundo rustica</i> ) v palearktiko-afrotropickém systému. Červeně: Zimoviště v rovníkové Africe (Konžský prales), jihozápadní migrační trasa. Modře: Zimoviště v oblastech savan jižní a východní Afriky, jihovýchodní migrační trasa. Napravo: Detail tahového rozhraní v ČR (data: zpětná hlášení ze zimovišť a migračních tras vlaštovek hnízdících v ČR, 1915-2020; Zdroj dat – Kroužkovací stanice NM).....	26
Obr. 6 - Zastoupení hodnot $\delta^{13}\text{C}$ v peří vlaštovek obecných ( <i>Hirundo rustica</i> ) v Evropě (Hobson et al., 2012b).....	28
Obr. 7 - Zastoupení $\delta^{13}\text{C}$ v peří vlaštovek obecných ( <i>Hirundo rustica</i> ), hnízdících v jižním Německu a Švýcarsku (South, severním Německu (Central) a ve Švédsku (North) (Rönn et al., 2015).....	28
Obr. 8 - Vyznačená oblast odběru hrudního opeření pro analýzu stabilních izotopů a další analýzy, vlaštovka obecná ( <i>Hirundo rustica</i> ). Foto – O. Kauzál.....	34

### Seznam map

Mapa 1 - Mapa sledovaných lokalit v CHKO Třeboňsko. Lokalita 1 – farma Břilice, lokalita 2 – Dvůr Hamr, lokalita 3 – Obora, lokalita 4 – sádky Šaloum. ....	32
Mapa 2 - Jednotlivé polohy zimovišť vlaštovky obecné na základě údajů z geolokátorů ( $n = 19$ ). Hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ , získané z peří každého jedince, jsou reprezentovány odpovídající barevnou škálou. (Mapové podklady Hobson et al., 2012c).....	35

### Seznam tabulek

Tab. 1 - Popisná statistika.....	38
Tab. 2 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými $\delta^{13}\text{C}$ prostředí zimoviště a $\delta^{13}\text{C}$ peří ( $n=19$ ; $R^2= 0.660$ ). .....	38
Tab. 3 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými vzdálenost (km) a $\delta^{13}\text{C}$ peří ( $n=19$ ; $R^2 = 0.496$ ).....	40
Tab. 4 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými vzdálenost (km) a $\delta^{13}\text{C}$ peří samců ( $n=15$ ; $R^2 = 0.488$ ) .....	41

Tab. 5 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými doba migrace (dny) a $\delta^{13}\text{C}$ peří (n=16; $R^2=0.503$ ) .....	41
Tab. 6 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými doba migrace (dny) a $\delta^{13}\text{C}$ peří samců (n=12; $R^2 = 0.691$ ).....	42
Tab. 7 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými načasováním příletu na hnízdiště a $\delta^{13}\text{C}$ peří (n=16; $R^2= 0.002$ ) .....	42
Tab. 8 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými načasováním příletu na hnízdiště a $\delta^{13}\text{C}$ peří samců (n=12; $R^2 = 0.066$ ) .....	42
Tab. 9 - popisná statistika.....	44
Tab. 10 - popisná statistika.....	48
Tab. 11 – Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří a délkou křídla a věk na vysvětlovanou proměnnou délka křídla (n=89) .....	49
Tab. 12 - Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří, pohlaví a věk na vysvětlovanou proměnnou délka ocasu (n= 89).....	50
Tab. 13 – Popisná statistika.....	51
Tab. 14 – Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model: Model GLM pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců a věk na vysvětlovanou proměnnou pravděpodobnost zahnízdění (n=52).....	51
Tab. 15 - Zobecněný lineární model GLM pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců 2K a věk na vysvětlovanou proměnnou pravděpodobnost zahnízdění (n=30; AIC 39.293).....	52
Tab. 16 – Popisná statistika.....	53
Tab. 17 – Plný model s interakcemi pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců (n=36) a věk na vysvětlovanou proměnnou načasování hnízdění. ....	53
Tab. 18 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými $\delta^{13}\text{C}$ peří samců 2K a načasováním prvního hnízdění (n=16; $R^2 = 0.196$ ) .....	54
Tab. 19 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými $\delta^{13}\text{C}$ peří samců +2K a načasováním prvního hnízdění (n=20; $R^2 = 0.086$ ) .....	54
Tab. 20 - Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou počet hnízdních pokusů (n=36).....	55
Tab. 21 - Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou zdánlivé fitness (n=36).....	56
Tab. 22 - Popisná statistika .....	56
Tab. 23 – Plný model s interakcemi pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samic a věk na vysvětlovanou proměnnou načasování hnízdění (n=36; $R^2 = 0.329$ ) .....	57
Tab. 24 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými $\delta^{13}\text{C}$ peří samic 2K a načasováním prvního hnízdění (n=20; $R^2 = 0.0233$ ) .....	57
Tab. 25 - Lineární regresní analýza mezi proměnnými $\delta^{13}\text{C}$ peří samic +2K a načasováním prvního hnízdění (n=11; $R^2 = 0.320$ ) .....	57
Tab. 26 – Plný model s interakcemi a minimální adekvátní model pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samic, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou počet hnízdních pokusů (n=36).....	59
Tab. 27 – Plný lineární model s interakcemi pro $\delta^{13}\text{C}$ v peří samic, načasování hnízdění a věk na vysvětlovanou proměnnou fitness. ....	60

## Seznam grafů

Graf 1 - Lineární regresní závislost mezi $\delta^{13}\text{C}$ prostředí zimoviště a $\delta^{13}\text{C}$ peří (n=19; p<0.001; $R^2=0.660$ ). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah mezi $\delta^{13}\text{C}$ prostředí zimoviště a $\delta^{13}\text{C}$ peří, šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval. ....	39
Graf 2 - Porovnání $\delta^{13}\text{C}$ prostředí zimoviště a $\delta^{13}\text{C}$ peří, (n = 19; p<0.001) .....	39
Graf 3 - Lineární regrese mezi proměnnými vzdálenost (km) zimoviště od hnízdiště a $\delta^{13}\text{C}$ peří (n = 19; p<0.001; $R^2 = 0.496$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval. ....	40
Graf 4 - Lineární regrese mezi proměnnými doba migrace (dny) a $\delta^{13}\text{C}$ peří (n = 16; p= 0.002; $R^2 = 0.503$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval. ....	41
Graf 5 - Úroveň $\delta^{13}\text{C}$ v peří v rámci migrační strategie (V-V, V-Z), (n=19; p=0.003) .....	43
Graf 6 - Opakovatelnost zimoviště jedince stanovená podle obsahu $\delta^{13}\text{C}$ v peří v roce n a n+1 (n=88; p<0.001, R = 0.7). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah. Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval. ....	45
Graf 7 - Meziroční konzistentnost $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců (n=75; p <0.001; R = 0.7). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah. Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.....	45
Graf 8 - Meziroční konzistentnost $\delta^{13}\text{C}$ v peří samic (n=13; p<0.001; R = 0.9). Přerušovaná linie znázorňuje absolutní vztah. Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.....	46
Graf 9 – Grafické zázornění úrovně $\delta^{13}\text{C}$ peří z hrudi (šedá plocha, referenční pera) s pery křídla a zad (n = 19). Rozdíl $\delta^{13}\text{C}$ mezi perem hrudi a křídla nebyl statisticky významný (p= 0.948), rozdíl mezi $\delta^{13}\text{C}$ a perem hrudi a zad byl na hranici statistické významnosti (p=0.069), korelace mezi perem z hrudi a zad je statisticky významná (p=0.004). ....	47
Graf 10 – Zobecněný lineární model GLM $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců 2K a pravděpodobnosti zahnízdění (n=30; p = 0.027). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval. ....	52
Graf 11 - Lineární regrese mezi hodnotami $\delta^{13}\text{C}$ v peří samců 2K a načasováním prvního hnízdění (n=16; p=0.087; $R^2 = 0.196$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval.....	54
Graf 12 - Lineární regrese mezi hodnotami $\delta^{13}\text{C}$ v peří samic +2K a načasováním prvního hnízdění (n=16; p=0.087; $R^2 = 0.320$ ). Šedá plocha indikuje 95% konfidenční interval. ....	58

## Reference

- Adams, T. S., & Sterner, R. W. (2000). The effect of dietary nitrogen content on trophic level  $^{15}\text{N}$  enrichment. *Limnology and oceanography*, 45(3), 601-607.
- Alerstam, T., Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos*, 103(2), 247-260.
- Alisauskas, R. T., & Hobson, K. A. (1993). Determination of lesser snow goose diets and winter distribution using stable isotope analysis. *The Journal of wildlife management*, 49-54.
- Ambrosini, R., Møller, A. P., & Saino, N. (2009). A quantitative measure of migratory connectivity. *Journal of Theoretical Biology*, 257(2), 203-211.
- Baillie, S. R. (1995). Uses of ringing data for the conservation and management of bird populations: a ringing scheme perspective. *Journal of Applied Statistics*, 22(5-6), 967-988.
- Balbontín, J., Hermosell, I.G., Marzal, A., Reviriego, M., De Lope, F., & Møller, A.P. (2007). Age-related change in breeding performance in early life is associated with an increase in competence in the migratory barn swallow *Hirundo rustica*. *Journal of Animal Ecology*, 76, 915-925.
- Barbet-Massin M., Walther B. A., Thuiller W., Rahbek C., Jiguet F. (2009). Potential impacts of climate change on the winter distribution of Afro-Palaeartic migrant passerines. *Biol Lett*, 5(2), 248-251. doi: 10.1098/rsbl.2008.0715.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of animal ecology*, 73(5), 1007-1012.
- Bearhop, S., Fiedler, W., Furness, R. W., Votier, S. C., Waldron, S., Newton, J., Bowen, G. J., Berthold, P., & Farnsworth, K. (2005). Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science*, 310(5747), 502-504.
- Bearhop, S., Furness, R. W., Hilton, G. M., Votier, S. C., & Waldron, S. (2003). A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology*, 270-275.
- Bensch, S., Grahn, M., Müller, N., Gay, L., & Åkesson, S. (2009). Genetic, morphological, and feather isotope variation of migratory willow warblers show gradual divergence in a ring. *Molecular ecology*, 18(14), 3087-3096.
- Berglund, A., Bisazza, A., & Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58(4), 385-399.
- Berthold, P. (2001). *Bird migration: a general survey*. Oxford University Press.

- Blight, L. K., Hobson, K. A., Kyser, T. K., & Arcese, P. (2015). Changing gull diet in a changing world: A 150-year stable isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) record from feathers collected in the Pacific Northwest of North America. *Global Change Biology*, 21(4), 1497-1507.
- Bowen, G. J. (2010). Isoscapes: spatial pattern in isotopic biogeochemistry. *Annual review of earth and planetary sciences*, 38(1), 161-187.
- Bowen, G. J., & Revenaugh, J. (2003). Interpolating the isotopic composition of modern meteoric precipitation. *Water resources research*, 39(10).
- Bowen, G. J., Wassenaar, L. I., & Hobson, K. A. (2005). Global application of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics. *Oecologia*, 143, 337-348.
- Bridge, E. S., Thorup, K., Bowlin, M. S., Chilson, P. B., Diehl, R. H., Fléron, R. W., Hartl, P., Kays, R., Kelly, J. F., Robinson, W. D., & Wikelski, M. (2011). Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience*, 61(9), 689-698.
- Briedis, M., Krist, M., Král, M., Voigt, C. C., & Adamík, P. (2018). Linking events throughout the annual cycle in a migratory bird—non-breeding period buffers accumulation of carry-over effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72, 1-12.
- Cabicar, J. *Stabilní izotopy*. Praha: Academia, 1982. 300 p.
- Carter, W. A., Bauchinger, U., & McWilliams, S. R. (2019). The importance of isotopic turnover for understanding key aspects of animal ecology and nutrition. *Diversity*, 11(5), 84.
- Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 443-453.
- Cepák, J., Procházka, P., & Bartuška, V. (2008). *Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky*. (Vyd. 1). Aventinum.
- Cernusak, L. A., Ubierna, N., Winter, K., Holtum, J. A., Marshall, J. D., & Farquhar, G. D. (2013). Environmental and physiological determinants of carbon isotope discrimination in terrestrial plants. *New Phytologist*, 200(4), 950-965.
- Connin, S. L., Virginia, R. A., & Chamberlain, C. P. (1997). Carbon isotopes reveal soil organic matter dynamics following arid land shrub expansion. *Oecologia*, 110, 374-386.
- Cooper, N. W., Sherry, T. W., & Marra, P. P. (2015). Experimental reduction of winter food decreases body condition and delays migration in a long-distance migratory bird. *Ecology*, 96(7), 1933-1942.
- Coplen, T. B., Brand, W. A., Gehre, M., Groning, M., Meijer, H. A., Toman, B., & Verkouteren, R. M. (2006). Guest Editorial After two decades a second anchor for the VPDB  $\delta^{13}\text{C}$  scale y. *Rapid Commun. Mass Spectrom*, 20, 3165-3166.
- Cresswell, W. (2014). Migratory connectivity of Palaearctic–African migratory birds and their responses to environmental change: the serial residency hypothesis. *Ibis*, 156(3), 493-510.

- Dansgaard, W. (1964). Stable isotopes in precipitation. *tellus*, 16(4), 436-468.
- Deme, S., Yeung, L. Y., Sun, T., & Lee, C. T. A. (2021). Stable isotope (C, N, O, and H) study of a comprehensive set of feathers from two *Setophaga citrina*. *Plos one*, 16(1), e0236536.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 42(5), 495-506.
- Ehleringer, J.R., Rundel, P.W. (1989). Stable Isotopes:History, Units, and Instrumentation. In: Rundel, P.W., Ehleringer, J.R., Nagy, K.A. (eds) *Stable Isotopes in Ecological Research*. Ecological Studies, vol 68. Springer, New York, NY. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_1)
- Ehlers, J., & Gibbard, P. L. (2004). *Quaternary glaciations—extent and chronology: part I: Europe*. Elsevier.
- Ellegren, H. (1993). Speed of migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden. *Ornis scandinavica*, 220-228.
- Evans, K. L., Waldron, S., & Bradbury, R. B. (2003). Segregation in the African wintering ranges of English and Swiss Swallow *Hirundo rustica* populations: a stable isotope study. *Bird Study*, 50(3), 294-299.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology*, 40(1), 503-537.
- Flack, A., Aikens, E. O., Kölzsch, A., Nourani, E., Snell, K. R., Fiedler, W., Linek, N., Bauer, H.G., Thorup, K., Partecke, J., Wikelski, M., & Williams, H. J. (2022). New frontiers in bird migration research. *Current Biology*, 32(20), R1187-R1199.
- France, R.L. & Peters, R.H. (1997) Ecosystem differences in the trophic enrichment of C-13 in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1255–1258.
- Francis, C. M., & Cooke, F. (1986). Differential timing of spring migration in wood warblers (*Parulinae*). *The Auk*, 103(3), 548-556.
- Fransson, T. (1995). Timing and speed of migration in North and West European populations of *Sylvia* warblers. *Journal of Avian Biology*, 39-48.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521, p. 318). New York: Springer.
- García-Pérez, B., & Hobson, K. A. (2014). A multi-isotope ( $\delta^{2}\text{H}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) approach to establishing migratory connectivity of Barn Swallow (*Hirundo rustica*). *Ecosphere*, 5(2), 1-12.
- Gat, J. R. (1996). Oxygen and hydrogen isotopes in the hydrologic cycle. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 24(1), 225-262.
- Goodenough, A. E., Coker, D. G., Wood, M. J., & Rogers, S. L. (2017). Overwintering habitat links to summer reproductive success: intercontinental carry-over effects in a declining migratory bird revealed using stable isotope analysis. *Bird Study*, 64(4), 433-444.

- Gordo, O. (2007). Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate research*, 35(1-2), 37-58.
- Grecian, W. J., McGill, R. A., Phillips, R. A., Ryan, P. G., & Furness, R. W. (2015). Quantifying variation in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  isotopes within and between feathers and individuals: Is one sample enough?. *Marine Biology*, 162, 733-741.
- Gunnarsson, T. G., Gill, J. A., Newton, J., Potts, P. M., & Sutherland, W. J. (2005). Seasonal matching of habitat quality and fitness in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1578), 2319-2323.
- Hallworth, M. T., Studds, C. E., Scott Sillett, T., & Marra, P. P. (2013). Do archival light-level geolocators and stable hydrogen isotopes provide comparable estimates of breeding-ground origin?. *The Auk*, 130(2), 273-282.
- Harrison, X. A., Blount, J. D., Inger, R., Norris, D. R., & Bearhop, S. (2011). Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 4-18.
- Hedenström, A. (2008). Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490), 287-299.
- Helm, B., & Liedvogel, M. (2024). Avian migration clocks in a changing world. *Journal of Comparative Physiology A*, 1-26.
- Hera, I., Díaz, J. A., Pérez-Tris, J., & Luis Tellería, J. (2009). A comparative study of migratory behaviour and body mass as determinants of moult duration in passerines. *Journal of Avian Biology*, 40(4), 461-465.
- Historie kroužkování ptáků (n.d.). Kroužkování ptáků. Dostupné z: <<https://krouzkovaniptaku.cz/historie/>> [citováno 30.7.2024]
- Hobson, K. A. (2007). Isotopic tracking of migrant wildlife. *Stable isotopes in ecology and environmental science*, 155-175.
- Hobson, K. A. (2019). Application of isotopic methods to tracking animal movements. In *Tracking animal migration with stable isotopes* (pp. 85-115). Academic Press.
- Hobson, K. A., & Clark, R. G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *The Condor*, 94(1), 181-188.
- Hobson, K. A., & Kardynal, K. J. (2016). An isotope ( $\delta^{34}\text{S}$ ) filter and geocator results constrain a dual feather isoscape ( $\delta^2\text{H}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) to identify the wintering grounds of North American Barn Swallows. *The Auk: Ornithological Advances*, 133(1), 86-98.
- Hobson, K. A., Bowen, G. J., Wassenaar, L. I., Ferrand, Y., & Lormee, H. (2004). Using stable hydrogen and oxygen isotope measurements of feathers to infer geographical origins of migrating European birds. *Oecologia*, 141, 477-488.

- Hobson, K. A., Møller, A. P., & Van Wilgenburg, S. L. (2012) - b. A multi-isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^2\text{H}$ ) approach to connecting European breeding and African wintering populations of barn swallow (*Hirundo rustica*). *Animal Migration*, 1(1), 8-22.
- Hobson, K. A., Van Wilgenburg, S. L., Wassenaar, L. I., & Larson, K. (2012) - a. Linking hydrogen ( $\delta^2\text{H}$ ) isotopes in feathers and precipitation: sources of variance and consequences for assignment to isoscapes. *PloS one*, 7(4), e35137.
- Hobson, K. A., Van Wilgenburg, S. L., Wassenaar, L. I., Powell, R. L., Still, C. J., & Craine, J. M. (2012) - c. A multi-isotope ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^2\text{H}$ ) feather isoscape to assign Afrotropical migrant birds to origins. *Ecosphere*, 3(5), 1-20.
- Hoening, B. D., Snider, A. M., Forsman, A. M., Hobson, K. A., Latta, S. C., Miller, E. T., Polito, M. J., Powell, L. L., Rogers, S. L., Sherry, T. W., Toews, D. P. L., Welch, A. J., Taylor, S. S., & Porter, B. A. (2022). Current methods and future directions in avian diet analysis. *The Auk*, 139(1), ukab077.
- Chamberlain, C. P., Bensch, S., Feng, X., Åkesson, S., & Andersson, T. (2000). Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (*Phylloscopus trochilus trochilus* and *Phylloscopus trochilus acredula*) reflect their African winter quarters. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1438), 43-48.
- Choi, C. Y., Nam, H. Y., Park, J. G., & Bing, G. C. (2020). Migration pattern of Yellow-throated buntings revealed by isotope-based geographic assignment. *International Journal of Geographical Information Science*, 34(3), 504-519.
- Imlay, T. L., Angelier, F., Hobson, K. A., Mastro Monaco, G., Saldanha, S., & Leonard, M. L. (2019). Multiple intrinsic markers identify carry-over effects from wintering to breeding sites for three Nearctic–Neotropical migrant swallows. *The Auk*, 136(4), ukz053.
- Imlay, T. L., Hobson, K. A., Roberto-Charron, A., & Leonard, M. L. (2018). Wintering areas, migratory connectivity and habitat fidelity of three declining Nearctic-Neotropical migrant swallows. *Animal Migration*, 5(1), 1-16.
- Jahn, A. E., Ouly, S., Chiang, E., Levey, D. J., & Clavijo, J. A. (2009). Opportunities through partnerships for conservation and research of austral migrants. In *Proc. 4th International Partners in Flight Conference. Partners in Flight*, McAllen, Texas, USA (pp. 557-564).
- Jenni, L., & Winkler, R. (2020). *Moult and ageing of European passerines*. Bloomsbury Publishing.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., & Mooers, A. O. (2012). The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 491(7424), 444-448.
- Jewell, Z. O. E. (2013). Effect of monitoring technique on quality of conservation science. *Conservation Biology*, 27(3), 501-508.

- Klvaňa, P., Cepák, J., Munclinger, P., Micháľková, R., Tomášek, O., & Albrecht, T. (2018). Around the Mediterranean: an extreme example of loop migration in a long-distance migratory passerine. *Journal of Avian Biology*, 49(2), jav-01595.
- Lippens, S., Denecker, G., Ovaere, P., Vandenabeele, P., & Declercq, W. (2005). Death penalty for keratinocytes: apoptosis versus cornification. *Cell Death & Differentiation*, 12(2), 1497-1508.
- Lisovski, S., Hewson, C. M., Klaassen, R. H., Korner-Nievergelt, F., Kristensen, M. W., & Hahn, S. (2012). Geolocation by light: accuracy and precision affected by environmental factors. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 603-612.
- Lok, T., Overdijk, O., & Piersma, T. (2015). The cost of migration: spoonbills suffer higher mortality during trans-Saharan spring migrations only. *Biology letters*, 11(1), 20140944.
- López-Calderón, C., Hobson, K. A., Marzal, A., Balbontín, J., Reviriego, M., Magallanes, S., García-Longoria, L., de Lope, F., & Møller, A. P. (2017). Environmental conditions during winter predict age-and sex-specific differences in reproductive success of a trans-Saharan migratory bird. *Scientific Reports*, 7(1), 18082.
- Marra, P. P., Cohen, E. B., Loss, S. R., Rutter, J. E., & Tonra, C. M. (2015). A call for full annual cycle research in animal ecology. *Biology letters*, 11(8), 20150552.
- Marra, P. P., Hobson, K. A., & Holmes, R. T. (1998). Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *science*, 282(5395), 1884-1886.
- Matyjasiak, P., Olejniczak, I., Boniecki, P., & Møller, A. P. (2013). Wing Characteristics and Spring Arrival Date in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Acta Ornithologica*, 48(1), 81–92.
- McCarroll, D., & Loader, N. J. (2004). Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 23(7-8), 771-801.
- McGlothlin, J. W., Parker, P. G., Nolan, V., & Ketterson, E. D. (2007). Correlational selection leads to genetic integration of body size and an attractive plumage trait in dark-eyed juncos. *Evolution*, 61(2), 473-484.
- McKim-Louder, M. I., Hoover, J. P., Benson, T. J., & Schelsky, W. M. (2013). Juvenile survival in a Neotropical migratory songbird is lower than expected. *PLoS One*, 8(2), e56059.
- Míčková, K., Tomášek, O., Jelínek, V., Šulc, M., Pazdera, L., Albrechtová, J., & Albrecht, T. (2023). Age-related changes in sperm traits and evidence for aging costs of sperm production in a sexually promiscuous passerine. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1105596.
- Michalik, A., McGill, R. A., Furness, R. W., Eggers, T., van Noordwijk, H. J., & Quillfeldt, P. (2010). Black and white—does melanin change the bulk carbon and nitrogen isotope values of feathers?. *Rapid Communications in Mass Spectrometry: An International Journal Devoted to the Rapid Dissemination of Up-to-the-Minute Research in Mass Spectrometry*, 24(7), 875-878.

- Møller, A. P. (2007). Tardy females, impatient males: protandry and divergent selection on arrival date in the two sexes of the barn swallow. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1311-1319.
- Møller, A. P., & De Lope, F. (1999). Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. *Journal of Animal Ecology*, 68(1), 163-171.
- Møller, A. P., & Hobson, K. A. (2004). Heterogeneity in stable isotope profiles predicts coexistence of populations of barn swallows *Hirundo rustica* differing in morphology and reproductive performance. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1546), 1355-1362.
- Møller, A. P., de Lope, F., & Saino, N. (2005). Reproduction and migration in relation to senescence in the barn swallow *Hirundo rustica*: a study of avian 'centenarians'. *Age*, 27, 307-318.
- Morbey, Y. E., Coppack, T., & Pulido, F. (2012). Adaptive hypotheses for protandry in arrival to breeding areas: a review of models and empirical tests. *Journal of Ornithology*, 153, 207-215.
- Moreau, R. E. (1952). The place of Africa in the Palaearctic migration system. *The Journal of Animal Ecology*, 250-271.
- Newton, I. (2008). *The Migration Ecology of Birds*. (Academic Press: Oxford, UK.).
- Newton, I. (2012). Obligate and facultative migration in birds: ecological aspects. *Journal of Ornithology*, 153, 171-180.
- Norberg, U. M. (2012). *Vertebrate flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution (Vol. 27)*. Springer Science & Business Media.
- Norris, R. D., & Marra, P. P. (2007). Seasonal interactions, habitat quality, and population dynamics in migratory birds. *The Condor*, 109(3), 535-547.
- O'Leary, M. H. (1988). Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*, 38(5), 328-336.
- Ouwehand, J., & Both, C. (2016). African departure rather than migration speed determines variation in spring arrival in pied flycatchers. *Journal of Animal Ecology*, 86(1), 88-97.
- Pancerasa, M., Ambrosini, R., Romano, A., Rubolini, D., Winkler, D. W., & Casagrandi, R. (2022). Across the deserts and sea: inter-individual variation in migration routes of south-central European barn swallows (*Hirundo rustica*). *Movement Ecology*, 10(1), 51.
- Poage, M. A., & Chamberlain, C. P. (2001). Empirical relationships between elevation and the stable isotope composition of precipitation and surface waters: considerations for studies of paleoelevation change. *American Journal of Science*, 301(1), 1-15.

- Robinson, W. D., Bowlin, M. S., Bisson, I., Shamoun-Baranes, J., Thorup, K., Diehl, R. H., Kunz, T.H., Mabey, S., & Winkler, D. W. (2010). Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(7), 354-361.
- Rolshausen, G., Hobson, K. A., & Schaefer, H. M. (2010). Spring arrival along a migratory divide of sympatric blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Oecologia*, 162, 175-183.
- Rosman, K. J. R., & Taylor, P. D. P. (1998). Isotopic compositions of the elements 1997 (Technical Report). *Pure and Applied Chemistry*, 70(1), 217-235.
- Rönn, J.A.C., Harrod, C., Bensch, S. and Wolf, J.B.W. (2015), Transcontinental migratory connectivity predicts parasite prevalence in breeding populations of the European barn swallow. *J. Evol. Biol.*, 28: 535-546. <https://doi.org/10.1111/jeb.12585>
- Rubenstein, D. R., & Hobson, K. A. (2004). From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in ecology & evolution*, 19(5), 256-263.
- Rubolini, D., Ambrosini, R., Caffi, M., Brichetti, P., Armiraglio, S., & Saino, N. (2007). Long-term trends in first arrival and first egg laying dates of some migrant and resident bird species in northern Italy. *International journal of biometeorology*, 51, 553-563.
- Rundel, P. W., Ehleringer, J. R., & Nagy, K. A. (Eds.). (2012). *Stable isotopes in ecological research* (Vol. 68). Springer Science & Business Media.
- Saino, N., Romano, M., Caprioli, M., Lardelli, R., Micheloni, P., Scandolaro, C., Rubolini, D., & Fasola, M. (2013). Molt, feather growth rate and body condition of male and female Barn Swallows. *Journal of Ornithology*, 154(2), 537-547.
- Saino, N., Szép, T., Romano, M., Rubolini, D., Spina, F., & Møller, A. P. (2004). Ecological conditions during winter predict arrival date at the breeding quarters in a trans-Saharan migratory bird. *Ecology letters*, 7(1), 21-25.
- Scandolaro, C., Rubolini, D., Ambrosini, R., Caprioli, M., Hahn, S., Liechti, F., Romano, A., Romano, M., Sicurella, B. and Saino, N. (2014), Impact of miniaturized geolocators on barn swallow *Hirundo rustica* fitness traits. *Journal of Avian Biology*, 45: 417-423. <https://doi.org/10.1111/jav.00412>
- Seifert N, Ambrosini R, Bontempo L, Camin F, Liechti F, Rubolini D, et al. (2018) Matching geographical assignment by stable isotopes with African non-breeding sites of barn swallows *Hirundo rustica* tracked by geolocation. *PLoS ONE* 13(9): e0202025. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202025>
- Sharp, Z. (2017). *Principles of Stable Isotope Geochemistry*, 2nd Edition, 344 s
- Shields, W. M. (1984). Factors affecting nest and site fidelity in Adirondack Barn Swallows (*Hirundo rustica*). *The Auk*, 101(4), 780-789.

- Schmaljohann, H. (2019). The start of migration correlates with arrival timing, and the total speed of migration increases with migration distance in migratory songbirds: a cross-continental analysis. *Movement Ecology*, 7, 1-18.
- Somveille, M., Manica, A., Butchart, S. H., & Rodrigues, A. S. (2013). Mapping global diversity patterns for migratory birds. *PloS one*, 8(8), e70907.
- Stanley, C. Q., MacPherson, M., Fraser, K. C., McKinnon, E. A., & Stutchbury, B. J. (2012). Repeat tracking of individual songbirds reveals consistent migration timing but flexibility in route. *PloS one*, 7(7), e40688.
- Still, C. J., & Powell, R. L. (2010). Continental-scale distributions of vegetation stable carbon isotope ratios. *Isoscapes: Understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*, 179-193.
- Stutchbury, B. J., Tarof, S. A., Done, T., Gow, E., Kramer, P. M., Tautin, J., Fox, J. W., & Afanasyev, V. (2009). Tracking long-distance songbird migration by using geolocators. *Science*, 323(5916), 896-896.
- Sulzman, E. W. (2007). *Stable isotope chemistry and measurement: a primer. Stable isotopes in ecology and environmental science*, 1-21.
- Šantrůček, J., et al. (2018) *Stabilní izotopy biogenních prvků. Použití v biologii a ekologii. Academia Praha 2018. 175*
- Tellería, J. L., & Carbonell, R. (1999). Morphometric variation of five Iberian Blackcap *Sylvia atricapilla* populations. *Journal of Avian Biology*, 63-71.
- Tellería, J. L., Pérez-Tris, J., & Carbonell, R. (2001). Seasonal changes in abundance and flight-related morphology reveal different migration patterns in Iberian forest passerines. *Ardeola*, 48(1), 27-46.
- Turner, A.K. & Rose, C. (1989). *A Handbook to the Swallows and Martins of the World. Christopher Helm, London.*
- Turner, A.K. (2006) *The Barn Swallow. T. & A.D. Poyser, London*
- Urey, H. C. (1948). Oxygen isotopes in nature and in the laboratory. *Science*, 108(2810), 489-496.
- Vágási, C. I., Pap, P. L., Vincze, O., Osváth, G., Erritzøe, J., & Møller, A. P. (2016). Morphological adaptations to migration in birds. *Evolutionary Biology*, 43, 48-59.
- Veiga, J. P., & Puerta, M. (1996). Nutritional condition and the performance of secondary sexual characters in male house sparrows (*Passer domesticus*). *Journal of Animal Ecology*, 65(6), 747-756.
- Wassenaar, L. I., & Hobson, K. A. (2000). Improved method for determining the stable-hydrogen isotopic composition ( $\delta D$ ) of complex organic materials of environmental interest. *Environmental Science & Technology*, 34(11), 2354-2360.

- Wassenaar, L. I., & Hobson, K. A. (2003). Comparative equilibration and online technique for determination of non-exchangeable hydrogen of keratins for use in animal migration studies. *Isotopes in environmental and health studies*, 39(3), 211-217.
- West, J. B., Kreuzer, H. W., & Ehleringer, J. R. (2010). Approaches to plant hydrogen and oxygen isoscapes generation. *Isoscapes: Understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*, 161-178.
- Wijk, R. E., Schaub, M., & Bauer, S. (2017). Dependencies in the timing of activities weaken over the annual cycle in a long-distance migratory bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, 1-8.
- Wilson, R. P., & McMahon, C. R. (2006). Measuring devices on wild animals: what constitutes acceptable practice? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(3), 147-154.
- Woodworth, B. K., Newman, A. E., Turbek, S. P., Dossman, B. C., Hobson, K. A., Wassenaar, L. I., Mitchell G.W., Wheelwright N.T., & Norris, D. R. (2016). Differential migration and the link between winter latitude, timing of migration, and breeding in a songbird. *Oecologia*, 181, 413-422.
- Zink, R. M., Pavlova, A., Rohwer, S., & Drovetski, S. V. (2006). Barn swallows before barns: population histories and intercontinental colonization. *Proceedings. Biological sciences*, 273(1591), 1245–1251. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3414>
- Zurell, D., Graham, C. H., Gallien, L., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2018). Long-distance migratory birds threatened by multiple independent risks from global change. *Nature Climate Change*.

## Reference statistické zpracování dat

- Bivand, R. & Rundel, C. (2021). rgeos: interface to geometry engine-open source (GEOS)(R package version 0.3-22, 2017).
- Calenge, C. 2015. Home Range Estimation in R: the adehabitatHR Package.
- Crawley, M. J. (2012). The R book. John Wiley & Sons.
- Forstmeier, W., & Schielzeth, H. (2011). Cryptic multiple hypotheses testing in linear models: overestimated effect sizes and the winner's curse. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65, 47-55.
- Hijmans, R. J., Williams, E., Vennes, C., & Hijmans, M. R. J. (2017). Package 'geosphere'. *Spherical trigonometry*, 1(7), 1-45.
- QGIS.org. 2024. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing (Version 4.3.2). R Foundation for Statistical Computing.
- Stoffel, M. A., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2017). rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in ecology and evolution*, 8(11), 1639-1644.
- Wickham H (2016). ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New
- Wickham, H., Bryan, J., Kalicinski, M., Valery, K., Leittenne, C., Colbert, B., Ho, P., Ooms, J., Hester, J., Love, J., Wickham, C., & Bryan, M. J. (2019). Package 'readxl' (Version 1.3.1).
- Wilson, R. P., & McMahon, C. R. (2006). Measuring devices on wild animals: what constitutes acceptable practice? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(3), 147-154.