

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program

Biologie

Studijní Obor

Ekologická a evoluční biologie



Michaela Rusnáková

Využití stabilních izotopů v potravní ekologii ptáků

The use of stable isotopes in the trophic ecology of birds

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Praha, 2015

Čestné 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, 31. 7. 2015

.....

Michaela Rusnáková

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Davidu Hořákovi, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady a vstřícnost při konzultacích a zpracování bakalářské práce.

Abstrakt

V posledních letech se stává používání analýz stabilních izotopů v ekologických studiích živočichů stále běžnější metodou. Tato zajímavá technika je založena na předpokladu, že izotopové složení tkání konzumentů silně souvisí s izotopovým složením konzumované potravy. Díky tomu nám umožňuje sledovat přínos různých potravních zdrojů do stravy jednotlivých druhů, populací či jedinců, a zároveň sledovat jejich postavení v trofických řetězcích. Pomocí této techniky můžeme zkoumat i omnivorní jedince konzumující variabilní potravu, která se liší živinami a izotopovým složením. Nicméně, izotopové hodnoty se mohou lišit v závislosti na rozdílech v potravních preferencích, fyziologii druhů a typech tkání použitých pro analýzy.

V této rešerši shrnuji výsledky a dosavadní znalosti pomocí tohoto přístupu zejména v průlomových ornitologických studiích, které použily stabilní izotopy ke zkoumání potravy a trofického postavení.

Klíčová slova: stabilní izotopy, strava, potravní ekologie, ptáci

Abstract

Recently, the use of stable isotope analysis has been becoming increasingly common in ecological studies of animals. This interesting method is based on the premise that the isotope composition of consumer's tissues is related to the isotope composition of the sustenance consumed. This allows us to explore the contribution of individual food sources to the diet of species, populations or individuals, and at the same time to study their position in the trophic chains. The method enables us to research even omnivores, consuming variable food with different nutrients and isotope composition. Nevertheless, isotope values can differ depending on diet preferences, species physiology and the tissue type used for the analysis.

This review summarizes current knowledge and results in the topic of stable isotope analysis, particularly in ornithological studies where the approach in question has been used to study the diet and trophic position.

Key words: stable isotopes, diet, trophic ecology, birds

OBSAH

1 Úvod	1
2 Analýza stabilních izotopů	2
2.1 Co jsou izotopy	2
2.2 Analýza izotopů ¹³C a ¹⁵N	3
2.3 Výběr tkáně pro analýzu	5
2.3.1 Variabilita tkání	5
2.3.2 Lipidová složka tkání	7
2.3.3 Směrování izotopů	7
3 Faktory ovlivňující $\delta^{15}\text{N}$ a $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty	8
3.1 Zdroje potravy	8
3.1.1 Potravní specializace	9
3.1.2 Omnivorie	11
3.1.2.1 Urbanizace a antropogenní zdroje potravy	12
3.2 Věk a pohlaví studovaných jedinců	14
3.3 Hladovění a tělesná kondice	15
3.4 Alokace živin	17
4 Závěr	19
5 Seznam použité literatury	20

1 Úvod

Výzkum pomocí stabilních izotopů je v současné době stále na vzestupu. První aplikace stabilních izotopů se využívaly v oborech jako například geologie či meteorologie a s postupem času získaly uplatnění i ve studiu archeologie, paleontologie, biochemie a fyziologie rostlin (Procházka 2006). V 80. letech 20. století, kdy byly provedeny první experimenty týkající se izotopů ^{15}N a ^{13}C (DeNiro & Epstein 1978), se tato metoda začala využívat i v potravní ekologii živočichů.

Přirozený výskyt stabilních izotopů nám umožňuje odpovídat na ekologické otázky týkající se stravy nebo pohybů živočichů a prvků v ekosystémech. Rozvoji v této metodě významně napomohl technický pokrok, díky kterému se analýza stabilních izotopů stala dostupnější a izotopová měření snadnější (Handley et al. 1991). Použití SIA k odvození stravy je velice užitečný přístup, a to zejména v kombinaci s konvenčními metodami. Mezi běžně používané techniky pro zkoumání přínosu potravních zdrojů do stravy konzumentů patří zejména analýzy žaludku a odběry stolice, které nám ale pomáhají odhadnout pouze požitou a nestrávenou potravu, a to v rozmezí od několika hodin u hmyzu, do několika dní u velkých býložravých savců (Tieszen et al. 1983). Oproti tomu analýza stabilních izotopů poskytuje informace o asimilovaných živinách, a tudíž odráží nutriční hodnotu konkrétního zdroje potravy. Proto ornitologové využívají kombinaci těchto tradičních technik a analýz stabilních izotopů (Podlesak et al. 2005).

Posouzení ptačí stravy je složité, protože zdroje potravy se obvykle v prostoru a čase mění, a jedinci různého pohlaví a věku často konzumují jiný typ potravy. Studie využívající analýzu stabilních izotopů k odvození stravy vyžadují znalosti o tom, jak spolu souvisí poměry stabilních izotopů ve tkáních konzumentů s izotopovými poměry konzumované potravy (Hobson & Clark 1992b). Už Fry et al. (1978) a DeNiro & Epstein (1978; 1981) studovali rozdíly mezi izotopovými hodnotami konzumentů a jejich potravních zdrojů. Zejména analýza stabilních izotopů uhlíku a dusíku se stala běžnou a široce používanou technikou ve studiu potravních preferencí (Peterson & Fry 1987). Obecně nám tato metoda umožňuje získat informace o stravě zahrnující různá časová období (Hobson & Clark 1992a; b). Za předpokladu, že jsou konzumentům k dispozici alespoň dva izotopicky odlišné zdroje potravy, nám izotopové analýzy poskytují kvantitativní informace o relativním přínosu jednotlivých potravních zdrojů

do stravy řady ptačích druhů (Hobson & Clark 1992a), a to včetně druhů vymřelých (Hobson & Montevecchi 1991). Výhodou stabilních isotopů je schopnost zachytit interakce druhů a sledovat průtok energie prostřednictvím ekologických společenstev, jelikož isotopové složení se mění v důsledku cyklování prvků mezi ekosystémy (Peterson & Fry 1987; Cabana & Rasmussen 1996).

V této bakalářské práci je mým hlavním cílem shrnout a utřídit dosavadní informace o aplikaci stabilních isotopů v ekologii ptáků. Dále zdůraznit nejdůležitější faktory ovlivňující isotopové hodnoty a nastínit, k čemu může být tato metoda použita v budoucích experimentech. Z důvodu omezeného rozsahu se tato práce zabývá pouze témat ohledně studia potravní ekologie, tudíž zde nerozebírám aspekty ohledně migrace ptáků a jejich geografického původu.

2 Analýza stabilních isotopů

Analýza stabilních isotopů, neboli zjednodušeně SIA (stable isotope analysis), je tedy založena na skutečnosti, že se stabilní isotopy dostávají prostřednictvím potravy do organismů (DeNiro & Epstein 1978) a následně jsou začleněny do jejich tkání. Pro správné pochopení této metody je zapotřebí vysvětlit hlavní vlastnosti stabilních isotopů.

2.1 Co jsou isotopy

Většina chemických prvků se přirozeně vyskytuje v několika formách, kterým říkáme isotopy. Isotopy neboli nuklidy daného prvku obsahují v atomovém jádře stejný počet protonů, ale liší se počtem neutronů. Stabilní isotopy se narozdíl od radioaktivních isotopů nerozpadají v průběhu času, neemitují záření a jsou naprosto neškodné člověku i přírodě. Hlavním rozdílem mezi isotopy je atomová hmotnost, a proto těžší isotopy, které obsahují větší počet neutronů, reagují v různých biochemických či metabolických procesech pomaleji než isotopy lehké. Isotopové složení zvířecích tkání obecně odráží složení jeho stravy, kdy biochemické a fyzikální procesy mají tendenci upřednostňovat lehčí a hojnější isotopy daného prvku. Proto tkáně zvířat mají obvykle tendenci být isotopicky obohacené oproti jejich zdrojům potravy (Lajtha & Michener 1994). V opačném případě, kdy tkáň živočicha vykazuje nižší isotopové

hodnoty než potrava, je tkáň označována jako isotopicky ochuzená (Lajtha & Michener 1994). Tento jev je obecně známý jako frakcionace isotopů (Peterson & Fry 1987) a vede k rozdílům v poměrech isotopů mezi různými organismy. Frakcionaci vyjadřujeme podle vzorce:

$$\delta X_t = \delta X_p + \Delta\delta_{pt}$$

kde X vyjadřuje prvek, který nás zajímá, písmenem t značíme studovanou tkáň a písmenem p potravu. $\Delta\delta_{pt}$ je označení pro faktor isotopové frakcionace, který udává, o kolik se liší isotopové složení tkáně od isotopového složení potravy (Procházka 2006).

Rozdíly isotopů běžně měříme hmotnostním spektrometrem (Peterson & Fry 1987), díky kterému byla analýza stabilních isotopů objevena. Poměr stabilních isotopů vyjadřujeme jako poměr těžšího isotopu k isotopu lehčímu (např. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), který je pak porovnán s tímž poměrem u mezinárodního standardu. Rozdíl v poměrech je pak na základě srovnání se standardem pro daný prvek zapsán pomocí delta (δ) notace v promile (‰) (O'Leary 1988) podle vzorce:

$$\delta X = [(R_{\text{vzorek}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

Mezi isotopy, které jsou užitečné ve studiích živočichů, patří zejména dusík, uhlík, síra, vodík a kyslík, ale i těžké kovy jako stroncium, rtuť či olovo (Marra et al. 1998). V potravních studiích ptáků jsou ale nejčastěji používány poměry isotopů $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ a $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ zejména kvůli tomu, že se jedná o naprosto běžné organické prvky. Proto se i já ve své práci zabývám právě těmito isotopy.

2.2 Analýza isotopů ^{13}C a ^{15}N

Rostliny jsou základem trofických řetězců, a proto mají důležitý význam pro isotopové studie zkoumající stravování živočichů. Jinak řečeno, isotopové poměry konzumentů jsou ovlivňovány isotopovými poměry požitých rostlin (Smith & Epstein 1970). Variabilní isotopové hodnoty rostlin jsou způsobeny rozdílnými fotosyntetickými dráhami (DeNiro & Epstein 1978), a proto rostliny s C_3 fotosyntézou vykazují jiné $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty než C_4 nebo CAM rostliny (O'Leary 1988; Griffiths 1992), což se následně promítne i do tkání živočicha, který

tyto rostliny konzumuje. Obecně jsou $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty obohacenější u C_4 rostlin oproti hodnotám rostlin využívajících běžnější C_3 fotosyntetickou dráhu (O'Leary 1988). V terestrických ekosystémech se tedy $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty obvykle používají k rozlišení diet na bázi rostlin s různými typy fotosyntézy. V rostlinách nacházíme i variabilní $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty, což je do velké míry způsobeno odlišnou fixací dusíku. Rozdíly v poměrech stabilních izotopů primárních producentů se následně odráží ve tkáních primárních konzumentů a přetrvávají na všech trofických úrovních v rámci potravního řetězce (Kelly 2000).

Stabilní izotopy dusíku ($\delta^{15}\text{N}$) a uhlíku ($\delta^{13}\text{C}$) umožňují nejen objasnit stravu živočichů, ale i odhadnout trofické postavení konzumentů v potravních řetězcích. Jelikož je dusík v tkáních konzumenta obohacenější v poměru $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ než dusík z potravy, všichni konzumenti vykazují s rostoucí trofickou úrovní postupné obohacování v $\delta^{15}\text{N}$ hodnotách (Minagawa & Wada 1984). Proto tkáň živočichů postavených v trofickém řetězci výše, mají tendenci být obohacenější v izotopu ^{15}N než tkáň živočichů obsazující v trofickém řetězci nižší pozice (Minagawa & Wada 1984). To je způsobeno odstraněním aminoskupin obsahujících ^{14}N působením enzymů odpovědných za deaminaci a transaminaci aminokyselin (Macko et al. 1986). Posouzení trofického postavení tedy závisí na obohacení konzumenta izotopem ^{15}N oproti potravě, které se obecně pohybuje v rozmezí 2- 4 ‰ pro každý trofický krok (Minagawa & Wada 1984). Například Mizutani et al. (1991) sledovali $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty kormoránů (*Phalacrocorax carbo*) a odhalili obohacení o 2-3 ‰ oproti potravě. V jiné studii vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*) krmené stravou na bázi okounů rostly rychleji a vykazovaly nižší $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty než vrány krmené potravou na rostlinné bázi (Hobson & Clark 1992b). Welch et al. (1992) ve své práci studovali $\delta^{15}\text{N}$ a $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty mořského potravního řetězce v Kanadě, od primárních producentů až ke dravcům, včetně mořských ptáků. Poměry izotopů uhlíku se s trofickou úrovní zvyšují v menší míře než je tomu u izotopů dusíku (Rau et al. 1983). Konzumenti ale obvykle odrážejí isotopové poměry uhlíku jejich stravy (Peterson & Fry 1987), a proto jsou poměry izotopů uhlíku využívány spíše k vystopování základních zdrojů uhlíku pro organismus.

Isotopové hodnoty živočicha nám samy o sobě neposkytují dostatek informací o jeho absolutní trofické úrovni, což je způsobeno tím, že mezi ekosystémy existují značné rozdíly v δ hodnotách báze potravního řetězce, ze které organismy čerpají dusík a uhlík, a proto bychom měli znát odhady $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ a $\delta^{13}\text{C}_{\text{base}}$ v každém systému (Post 2002). Stanovení isotopové báze

je tedy nutností pro použití analýz stabilních isotopů, protože pokud známe $\delta^{15}\text{N}$ primárních producentů a předpokládáme, že $\Delta^{15}\text{N}$ je konstantní pro každou trofickou úroveň, pak podle $\delta^{15}\text{N}$ hodnot studovaného živočicha můžeme odhadnout jeho trofické postavení (Post 2002). Zjednodušeně řečeno, tkáně konzumentů jsou obohaceny v isotopu ^{15}N oproti jejich zdrojům potravy, a proto naměřené $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty konzumenta slouží jako indikátory jeho trofického postavení. Ovšem ve vodních systémech má většina primárních producentů výraznou časovou variaci v δ -hodnotách, což komplikuje jejich přímé použití jakožto indikátorů $\delta^{13}\text{C}_{\text{base}}$ a $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ pro sekundární konzumenty, kteří integrují $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ v průběhu delšího časového období (Cabana & Rasmussen 1996).

2.3 Výběr tkáně pro analýzu

Před analýzou stabilních isotopů je důležité zjistit, zda se jedinec nebo populace pohybuje mezi oblastmi s odlišným isotopovým složením, a následně vybrat tkáň, která přinese odpovídající časový záznam o stravě (Hobson 1999). Je velmi důležité zvážit, z jaké tkáně by měly být vzorky odebrány, protože typ tkáně ovlivňuje závěry vyvozené z hodnot stabilních isotopů (Tieszen et al. 1983), a díky tomu můžeme získat potravní informace zahrnující různá časová období (Hobson & Clark 1992a).

DeNiro & Epstein (1978) a Tieszen et al. (1983) byli prvními autory, kteří sledovali variabilitu isotopových hodnot v různých tkáních u myší a pískomilů. Co se týče studia ptáků, první experiment ve sledování variabilních δ -hodnot ptačích tkání, za použití změny isotopového složení potravy, byl proveden na tkáních křepelky japonské (*Coturnix japonica*) a vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*) (Hobson & Clark 1992a). Nejčastěji se pro analýzu ptáků používají tkáně jako peří, drápy, svaly, krev, krevní plazma či kolagen. Tyto tkáně se ale liší v různých aspektech.

2.3.1 Variabilita tkání

Hlavním rozdílem mezi různými typy tkání je jejich metabolická aktivita, a proto tkáně dělíme na metabolicky aktivní a metabolicky inertní. Rychlosti metabolismu dané tkáně souvisí

s rychlostmi obratu isotopů v této tkáni (Tieszen et al. 1983; Hobson & Clark 1992a), což bylo dokázáno ve studii Bearhop et al. (2002), kde byly zkoumány metabolické rychlosti chalu velkých (*Catharacta Skua*). V různých tkáních totiž dochází po změně stravy k obměně isotopových poměrů odlišnými rychlostmi (Tieszen et al. 1983). Rychlosti obratu jsou důležité pro stanovení, jak rychle je isotopový poměr potravy začleněn do tkání živočicha. Pochopení isotopového obratu může ekologům pomoci odhalit sezónní změny ve stravování živočichů.

Používáme-li metabolicky inertní tkáně, tak po jejich syntéze zůstává poměr isotopů neměnný (Bearhop et al. 2002). Mezi takové tkáně patří například kostní kolagen nebo keratin z peří či drápů a poskytují nám informace o místě, kde byly syntetizovány (Mizutani et al. 1990; Hobson & Clark 1992a; b). V experimentech jsou drápy hojně používány zejména kvůli tomu, že jsou metabolicky inertní, ale jejich růst je nepřetržitý (Bearhop et al. 2003). Stávají se tedy trvalým záznamem stravy během růstu jedince (Pearson et al. 2003). Takovéto zachování isotopového záznamu nám umožňuje zkoumat i historické změny ve stravě nebo dokonce stravování již dávno vyhynulých druhů (Hobson & Montevecchi 1991). U nemigrujících (rezidentních) ptáků se mezi drápy a peřím očekávají podobné $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty, jelikož jsou pravděpodobně syntetizovány ve stejné lokalitě, kdežto u migrujících ptáků budou tyto tkáně vykazovat variabilní δ - hodnoty (Bearhop et al. 2003).

Svaly nebo krev řadíme mezi metabolicky aktivní tkáně, kde dochází k neustálému obratu buněk, a tudíž se poměr isotopů v průběhu času mění v závislosti na změně mezi isotopicky odlišnými dietami nebo pohybu mezi isotopicky odlišnými lokalitami (Hobson & Clark 1992a). Krev poskytuje informace staré několik dnů, kdežto informace v kosti se mohou integrovat několik let (Hobson & Clark 1992a). Plazma a játra se vyznačují vysokými rychlostmi obratu, rychle reagují na změnu potravy, a proto nám poskytují pouze krátkodobé informace o stravě (Hobson & Clark 1992b). Bylo zjištěno, že krevní plazma má u pěvců obrat v řádu hodin až dní, kdežto obrat kompletní krve integruje isotopové poměry složek potravy delší dobu (Pearson et al. 2003). Bauchinger & McWilliams (2009) ve své nedávné studii popsali kompletní rychlosti obratu u 12 tkání zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*).

Obecně tedy můžeme říci, že k nejlepším výsledkům ve sledování využívání zdrojů během různých časových období dojdeme analýzou více tkání z jednoho jedince. Například Podlesak et al. (2005) ve své práci využili variabilitu v δ - hodnotách jednotlivých tkání a stanovili rychlosti obratu uhlíku ve tkáních lesňáčka žlutokorunkatého (*Dendroica coronata*) k

identifikaci a odhadnutí časového rámce intra- individuálních změn ve stravě volně žijících pěvců. Použitím metody stabilních isotopů v kombinaci s analýzou fekálií zároveň zjistili, že si králíčci zlatohlaví (*Regulus satrapa*), králíčci američtí (*Regulus calendula*) a drozdci černohlaví (*Dumetella carolinensis*) udržovali po dlouhou dobu isotopově konzistentní stravu. Naopak naměřené $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty strnadců bělohrdých (*Zonotrichia albicollis*) indikovaly, že tito ptáci do své stravy nedávno zahrnuli C_4 potravní složky (Podlesak et al. 2005).

2.3.2 Lipidová složka tkání

Problémem ve studiu isotopů může být množství lipidů ve studované tkáni. Lipidová složka daného typu tkáně je mezi jedinci velmi variabilní a obecně je ochuzená v isotopu ^{13}C , a proto tkáň obsahující vysoký obsah lipidů vykazuje negativnější $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty než tkáň s nižším obsahem lipidů (Tieszen et al. 1983). Pokud jedinec v době odběru vzorku stále tráví nedávno požitou potravu, může lipid z potravy cirkulující v plazmě ovlivnit poměry isotopů v krvi (Bearhop et al. 2002). Bylo zjištěno, že lipidová složka v krvi dospělých jedinců i mláďat je nejspíše nízká, aby ovlivnila $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty tkáně (Bearhop et al. 2000). Oproti tomu ale může výrazně ovlivnit $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty, což je patrné zejména u mláďat, u kterých jsou koncentrace lipidů vyšší než u dospělců (Bearhop et al. 2000). Z těchto důvodů je běžné odstranit lipidy ze vzorků tkání roztokem chloroformu (Hobson 1987; 1990). Podobně bylo sledováno, jak může hodnoty stabilních isotopů ovlivnit koncentrace močoviny a kyseliny močové v krvi. Vysoké hladiny těchto dusíkatých produktů se objevují zejména u mláďat během růstu (Wolf et al. 1985) a Bearhop et al. (2000) navrhli, aby se z krve studovaných jedinců také odstraňovaly použitím chloroformu, neboť mohou mít vliv na isotopové hodnoty.

2.3.3 Směrování isotopů

Isotopové složení tkání živočichů je dále komplikováno jevem, který obecně nazýváme jako směrování isotopů (Schwarcz 1991), kdy jsou isotopy z potravních složek směrovány do různých specifických tkání a tělesných kompartmentů. Z tohoto důvodu isotopové složení mnoha tkání odráží jednotlivé komponenty živin, ze kterých jsou syntetizovány, a ne celkovou stravu (Gannes et al. 1997). Tento fenomén byl dokázán ve studii Bearhop et al. (2003), i

přestože je obecně velmi obtížné určit, do jaké míry jsou různé potravní živiny přiděleny do produkce tkání. Směrování isotopů můžeme odhadnout měřením různých tkání za kontrolované stravy a podmínek, ale i přesto se tímto jevem zabývalo relativně málo studií (Boecklen et al. 2011).

3 Faktory ovlivňující $\delta^{15}\text{N}$ a $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty

Vědecké experimenty sledující potravní ekologii ptáků odhalily řadu faktorů majících vliv na isotopové složení tkání konzumentů. Řadíme mezi ně například různé potravní specializace včetně trofické omnivorie, fyziologické a metabolické procesy nebo silnou urbanizaci přirozených lokalit.

3.1 Zdroje potravy

Nejzásadnější vliv na isotopové hodnoty živočichů má samozřejmě typ konzumované potravy. Problémem ve studiu stravy a využívání zdrojů je obtížnost odhadu přínosu potravních zdrojů do nutričního rozpočtu jednotlivých živočichů (Hobson 1987). Druhy s různou potravní preferencí vykazují ve svých tkáních odlišné poměry isotopů a SIA je tedy užitečným nástrojem při rekonstrukci jejich stravy. Potrava získaná z mořských zdrojů má často odlišné isotopové složení než potrava ze suchozemských a sladkovodních zdrojů (Chisholm et al. 1982). δ -hodnoty mořských živočichů jsou typicky o 7 ‰ obohacenější v isotopu ^{13}C než hodnoty sladkovodních živočichů, což je způsobeno odlišným zdrojem uhlíku v těchto ekosystémech (Chisholm et al. 1982; Fry et al. 1983). Zjednodušeně, jedinci konzumující sladkovodní nebo terestrickou potravu obvykle vykazují nižší $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty než jedinci shánějící si kořist v mořských lokalitách. Díky tomu můžeme isotopové rozdíly použít k odhadu využití potravy z nejrůznějších ekosystémů. Například Collier & Lyon (1991) použili analýzy stabilních isotopů k posouzení zdrojů uhlíku asimilovaných kachnami měkkozobými (*Hymenolaimus malacorhynchos*) z řeky Manganuiatea (central North Island, New Zealand). Měřili $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty ze vzorků řas, listů a vodních bezobratlých a zjistili, že řasy jsou mnohem obohacenější v isotopu ^{13}C (> - 17 ‰) než terestrická potrava (- 27 až - 31 ‰) (Collier & Lyon 1991).

Hodnoty larev chrostíků *Olinga feredayi* a *Aoteapsyche colonica* byly v této studii obvykle obohaceny v isotopu ^{13}C ($> -20\text{‰}$), což silně naznačuje vysoký obsah uhlíku odvozeného od řas. Oproti tomu například jepice *Coloburiscus humeraus* či chrostíci *Beraeoptera roria* vykazovali $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty $< -20\text{‰}$, z čehož je zřejmý vyšší podíl uhlíku terestrického původu (Collier & Lyon 1991). Variabilita v isotopových hodnotách je tedy často důsledkem shánění potravy v odlišných lokalitách nebo konzumování různých druhů kořisti (Forero & Hobson 2003; Bearhop et al. 2006).

3.1.1 Potravní specializace

Studie používají měření stabilních isotopů ve tkáních k charakterizaci ekologické niky a určení stupně potravní specializace. Porovnáním isotopového složení tkání v různých obdobích nebo tkání s odlišnými rychlostmi obratu můžeme odlišit jedince, kteří svou potravu v průběhu času mění, nebo naopak jedince s relativně konstantní stravou (Bearhop et al. 2004; Martinez del Rio 2009). Potrava herbivorních živočichů obsahuje značné množství sacharidů, které jsou obecně ochuzené v isotopu ^{13}C , a proto jsou $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty jejich tkání velmi nízké (Sponheimer et al. 2003). Oproti tomu dravci přijímají potravu s vysokým podílem proteinů, a proto jsou jejich $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty relativně vysoké (Bocherens & Drucker 2003). Jak už jsem se zmínila, rostliny se mezi sebou liší svými $\delta^{13}\text{C}$ hodnotami v závislosti na typu fotosyntetické dráhy (Peterson & Fry 1987), a proto ptáci krmící se potravou na bázi C_4 rostlin, kam řadíme například kukuřici, mají obohacější $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty než ptáci konzumující C_3 rostliny. Někteří ptáci se živí kombinací různých typů potravy, zatímco jiní jsou tzv. specialisté a soustředí své úsilí pouze na jeden konkrétní druh potravy. V reakci na dostupnost zdrojů může docházet k přesunům mezi rostlinnou a živočišnou stravou (Carnicer et al. 2008). Použitím poměrů stabilních isotopů k odhadnutí potravy šesti ptačích druhů z čeledi pipulkovitých (Pipridae) v nížinných lesích Ekvádoru bylo zjištěno, že tyto druhy, které byly dříve považovány za frugivorní, obsahují ve své stravě velké množství členovců (Fair et al. 2013).

V nedávné studii byla sledována potravní specializace a trofické postavení měřením δ -hodnot v peří čtyř druhů ptáků, astrilda černotemenného (*Estrilda nonnula*), cistovníka vysočinného (*Cisticola chubbi*), strdimila severního (*Cinnyris reichenowi*) a bulbula horského (*Andropadus tephrolaemus*), reprezentujících potravu na bázi semen, hmyzu, nektaru a plodů

(Procházka et al. 2010). Naměřené $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty se významně lišily mezi jedinci s odlišným typem stravování. Autoři dokázali, že se potrava astrilda vyznačuje nižším obsahem C_3 rostlinných zdrojů než u ostatních zmíněných ptačích druhů, a proto tento druh vykazuje obohacnější $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty (Procházka et al. 2010). Měřením $\delta^{15}\text{N}$ hodnot zjistili, že cistovník a strdimil zaujímají vyšší trofické pozice z důvodu získávání dusíku konzumací hmyzu (Procházka et al. 2010), jelikož nektar ptákům poskytuje pouze zanedbatelné množství dusíku (Gottsberger et al. 1984). Zároveň nalezená široká škála δ - hodnot u astrilda naznačila, že tento druh zaujímá širokou isotopovou niku.

Podobně byly měření $\delta^{15}\text{N}$ a $\delta^{13}\text{C}$ v krvi sledovány potravní specializace několika druhů tučňáků hnízdících na Crozet Islands (Cherel et al. 2007). Naměřené hodnoty rozřadily pět druhů subantarktických tučňáků do čtyř nepřekrývajících se trofických nik. Tučňáci patagonští (*Aptenodytes patagonicus*) a dva druhy lachtanů (*Arctocephalus gazella*, *Arctocephalus tropicalis*) konzumovali převážně ryby z čeledi Myctophidae, ale našla se segregace mezi oblastmi krmení, druhy potravy či velikostmi kořisti. Tučňáci skalní (*Eudyptes chrysocome*) a tučňáci žltorozí (*Eudyptes chrysolophus*) se specializovali zejména na korýše, ovšem v různých poměrech. Mezi těmito specializacemi navíc figurovaly i sezonní a prostorové variace (Cherel et al. 2007). Hodum & Hobson (2000) našli velký překryv $\delta^{15}\text{N}$ hodnot v krvi čtyř buňáků hnízdících v Antarktidě (*Fulmarus glacialisoides*, *Thalassoica antarctica*, *Daption capense* a *Pagodroma nivea*), kde dominuje několik druhů dostupné kořisti. Podobná studie mnoha vzorků krve jedinců různého pohlaví a věku několika druhů mořských ptáků v argentinské Patagonii zjistila vysoký stupeň překrývání $\delta^{15}\text{N}$ a $\delta^{13}\text{C}$ hodnot (Forero & Hobson 2003). Výsledky této práce zároveň naznačily, že jsou ptačí komunity silně zranitelné snižováním populací ryb v důsledku rybaření (Forero & Hobson 2003).

Před pár lety byl vysvětlen rozdíl mezi potravní a isotopovou specializací (Newsome et al. 2007). Jedince můžeme nazvat jako isotopového specialistu v případě, že v několika jeho tělesných tkáních s různými rychlostmi obratu najdeme podobné isotopové složení (Del Rio et al. 2009). Isotopový specialista nemusí konzumovat jediný typ potravy, ale může se krmit různorodou potravou stejného isotopového složení (Del Rio et al. 2009). To vede ke skutečnosti, že isotopový specialista není to samé co potravní specialista. Na základě těchto poznatků byla pomocí SIA několika tkání sledována potravní a isotopová specializace třech druhů skorcovců *Cinclodes oustaleti*, *Cinclodes patagonicus* a *Cinclodes nigrofumosus* (Del

Rio et al. 2009). Autoři zjistili, že jelikož *C. oustaleti* konzumuje široké spektrum isotopicky různorodé potravy, řadíme ho mezi isotopové i potravní generalisty. Naopak, poněvadž potrava *C. nigrofumosus* je sezonně neměnná a její isotopické složení je velmi podobné, nazýváme tento druh jako isotopového i potravního specialistu (Del Rio et al. 2009).

3.1.2 Omnivorie

Všeobecným problémem komplikujícím odvození potravní ekologie ptáků je omnivorie konzumentů. Omnivorní stravování se týká zejména mnoha druhů mořských ptáků (Polis & Hurd 1996), kteří mohou využívat nejrůznější zdroje potravy získané z variabilních habitatů. Z tohoto důvodu u nich najdeme velmi širokou škálu isotopových hodnot, jelikož jejich potrava zahrnuje jak rostlinnou tak živočišnou složku. Proto druhy s variabilní stravou mohou mít výrazné rozdíly v isotopových poměrech ve svých tkáních oproti druhům s monotónní stravou (Bearhop et al. 1999). U všežravých ptáků jsou významné změny v potravní ekologii ovlivňovány především dostupností kořisti (Caron-Beaudoin et al. 2013). Zejména rackové jsou v potravních studiích hojně sledováni, jelikož patří mezi všežravé ptáky konzumující různé typy potravy.

Ve studiích mnoha druhů racků, například racků šedokřídých (*Larus glaucescens*) či racků západních (*Larus occidentalis*), bylo navrženo, že $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty pod -20 ‰ naznačují vysoký podíl terestrické či sladkovodní potravy (Hobson 1987). Hodnoty $\delta^{13}\text{C}$ ve všech studovaných tkání hnízdicích racků delawarských (*Larus delawarensis*) se pohybují v rozmezí od -24 ‰ do -18 ‰, což naznačuje, že se tento druh během inkubační doby krmí sladkovodní nebo terestrickou potravou (Caron-Beaudoin et al. 2013). Hebert et al. (1999) ve své studii zkoumali hodnoty stabilních isotopů dusíku ($\delta^{15}\text{N}$) a uhlíku ($\delta^{13}\text{C}$) ve vaječných tkáních racka stříbřitého (*Larus argentatus*) a došli k závěru, že potrava získaná z terestrických habitatů je obohacenější v isotopu ^{13}C než potrava z vodních lokalit. Hodnoty stabilních isotopů racčích vajec se v této studii podstatně měnily v průběhu sledovaného období, což může být způsobeno poklesem v dostupnosti ryb.

Podobná studie byla provedena sledováním kormoránů *Phalacrocorax carbo* ve vnitrozemských rybářských oblastech v Anglii k posouzení rozsahu sladkovodního krmení

tohoto omnivorního druhu krmícího se širokou škálou ryb (Bearhop et al. 1999). Byly sledovány $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty peří volně žijících kormoránů *Phalacrocorax carbo* z vnitrozemských sladkovodních rybářských oblastí a poměry peří kormoránů císařských (*Phalacrocorax aristotelis*) krměných výhradně mořskou potravou. Porovnání průměrné naměřené $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty konzumovaných ryb (-24,5 ‰) s průměrnou $\delta^{13}\text{C}$ hodnotou peří sledovaných jedinců (-22,2 ‰) naznačilo dlouhodobé pobývání a krmení kormoránů ve sladkovodních systémech. Li et al. (2004) použili δ - hodnoty ve svalech káňat horských (*Buteo hemilasius*) a jejich potenciálních druhů potravy ke zjištění, která ze studovaných kořistí nejvíce přispívá do stravy těchto ptáků. Na základě zjištěných hodnot potravních zdrojů stanovili, že káňata závisí především na pišťuchách (*Ochotona curzoniae*) (74,56 %) a ostatní druhy potravy, kam se řadí cokoři (*Myospalax fontanierii*), hraboši (*Lasiopodomys fuscus*) a několik druhů pěvců, přispívají do jejich stravy jen malou částí (25,44 %) (Li et al. 2004).

3.1.2.1 Urbanizace a antropogenní zdroje potravy

Ptáci mohou do svého jídelníčku začleňovat i potravu odvozenou od lidí, což se týká druhů žijících v urbanizovaných oblastech, kde mají ptáci přístup ke skládkám či lidským odpadkům. Urbanizované ekosystémy se obvykle vyznačují sníženou druhovou diverzitou, ale zvýšenou abundancí druhů schopných využívat antropogenní zdroje potravy (Newsome et al. 2010). Ptáci, kteří se pohybují v urbanizovaných oblastech, mohou využívat antropogenní zdroje potravy ve městech či na skládkách, obzvláště v období nízké hojnosti přirozené kořisti (Auman et al. 2011). Dostupnost potravy odvozené od lidí je hlavní příčinou růstu populací mnoha racciích druhů. Například Smith & Carlile (1993) dokázali konzumaci takovýchto zdrojů potravy u většiny racků australských (*Larus novaehollandiae*) sledovaných v lokalitě Big Island blízko Sydney. Podobná studie byla provedena ke kvantifikaci závislosti racků australských na přísunu antropogenně odvozené potravy porovnáním $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ hodnot mezi racky v neurbanizované lokalitě s hodnotami naměřenými v městské osadě v Tasmánii (Auman et al. 2011). Analýza stabilních isotopů v této práci odhalila, že racci z neurbanizované oblasti konzumují smíšenou potravu z několika zdrojů, zatímco racci obývající městské prostředí konzumují potravu ze zdrojů sladkovodního původu.

Konzumace lidských odpadků se studovala již v dřívější práci sledováním rozdílů mezi $\delta^{13}\text{C}$ hodnotami racků šedokřídlých (*Larus glaucescens*) konzumujících potravu odvozenou z terestrických zdrojů a zahrnujících do svého jídelníčku i odpad ze skládek, a $\delta^{13}\text{C}$ hodnotami racků západních (*Larus occidentalis*), kteří převážně konzumují přirozenou potravu získanou z mořských lokalit (Hobson 1987). Analýza isotopového složení peří mládřat racka středomořského (*Larus michahellis*) hnízdícího na pobřeží Španělska odhalila geografickou variabilitu, kdy mládřata ze severních kolonií konzumují velké množství žižal, kdežto mládřata ze západních kolonií ve své stravě obsahují převážně lidské odpadky (Moreno et al. 2010).

Bylo zjištěno, že raci konzumující antropogenní potravu ve formě odpadků ze skládek vykazují nižší hodnoty $\delta^{15}\text{N}$ a $\delta^{13}\text{C}$ (Ramos et al. 2009; Newsome et al. 2010) což je způsobeno tím, že jsou zpracované potraviny ochuzenější v isotopu ^{15}N než přirozená potrava. Ke stejnému závěru došli i Caron-Beaudoin et al. (2013), kteří sledovali potravní ekologii omnivorního racka delawarského (*Larus delawarensis*) hnízdícího ve vysoce urbanizované krajině (Montréal area, Quebec, Kanada) a vyznačujícího se konzumací široké škály potravy z různorodých stanovišť. Použitím analýzy stabilních isotopů zjistili, že se jedinci shánějící potravu v antropogenních oblastech také vyznačují výrazně nižšími hodnotami $\delta^{15}\text{N}$, což opět koreluje s konzumací zpracovaných potravin. Sledováním vajec racků bylo prokázáno, že silnější závislost na terestrické potravě a antropogenních odpadech způsobuje výrazný pokles v jejich trofickém postavení (Hebert et al. 2008).

V nedávné práci byl pomocí SIA studován zajímavý fenomén týkající se souvislosti mezi antropogenní stravou a deformacemi zobáku u sýkor černohlavých (*Poecile atricapillus*) (Hemert et al. 2012). Tito autoři analyzovali poměry isotopů uhlíku a dusíku v krvi sýkor odchycených ve třech polourbanizovaných lokalitách na Aljašce. Dále měřili δ - hodnoty přirozené potravy, kam patří členovci, semena a plody, a isotopové hodnoty antropogenních potravin zahrnujících zejména slunečnicová semena, arašídové máslo a lůj. Jedinci s deformacemi zobáku vykazovali nižší $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty a variabilnější $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty než ptáci s normálními zobáky, což pravděpodobně souvisí s tím, že postižení ptáci konzumují méně členovců a slunečnicových semínek a více arašídového másla a přírodních semen z důvodu snížené funkčnosti zobáku, což vede k nižšímu příjmu důležitých proteinů (Hemert et al. 2012). Tyto informace přináší zjištění, že variabilita stravování v důsledku těchto deformací může ovlivňovat fitness a úmrtnost postižených jedinců.

3.2 Věk a pohlaví studovaných jedinců

Věk a pohlaví studovaných jedinců jsou dalšími faktory ovlivňující variabilitu v isotopových hodnotách. Několik studií zjistilo, že se mláďata vyznačují vyššími $\delta^{15}\text{N}$ hodnotami než dospělci, což je nejspíše způsobeno variabilitou ve stravování, kdy dospělci krmí mláďata kořistí vyšší trofické úrovně a výživových hodnot, než kterou sami konzumují (Hodum & Hobson 2000; Forero et al. 2002). Ricklefs et al. (1998) navrhli, že rostoucí mláďata potřebují získat z potravy větší množství energie než dospělci, a proto se dospělci mohou krmit jinou kořistí než mláďata.

Forero et al. (2002) sledovali variabilitu ve stravě tučňáků magellanských (*Spheniscus magellanicus*) rozmnožujících se na pobřeží argentinské Patagonie měřením δ - hodnot v krvi mláďat a dospělců a také δ - hodnot jejich potravy. Zjistili, že věk jedinců výrazně ovlivnil naměřené isotopové hodnoty, a v důsledku toho mláďata vykazovala nižší $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty než dospělci či mladí ptáci. V této práci bylo pomocí SIA zjištěno, že hlavní potravou tučňáků magellanských jsou chobotnice a sardele, ale jejich procentuální poměr se mezi jedinci různého věku liší. Nejvyšší zastoupení sardelí je konzumováno mláďaty, což je nejspíše způsobeno tím, že rostoucí mláďata vyžadují výživnější kořist než dospělci (Forero et al. 2002). Tato úvaha by také mohla vysvětlit významnou pozitivní korelaci nalezenou mezi podílem sardelí v potravě a tělesnou kondicí mláďat (Forero et al. 2002). Jiná studie zkoumala dopady růstu na δ hodnoty naměřené u mláďat papuchalka růžkatého (*Cerorhinca monocerata*). Bylo zjištěno, že $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty v krvi mláďat mohou být ochuzené až o 0,5 ‰ oproti hodnotám z krve dospělců konzumujících stejnou potravu z důvodu rychlejšího metabolismu zapříčiněného růstem (Sears et al. 2009).

Práce zabývající se studiem buňňáků obrovských (*Macronectes giganteus*) posuzovala rozdíly v $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ hodnotách v krvi a peří tohoto druhu v souvislosti s pohlavím a věkem (Rey et al. 2012). Analýzou stabilních isotopů v krvi zjistili významnou potravní segregaci mezi pohlavími u hnízdících dospělců během období rozmnožování. Kromě toho se naměřené δ - hodnoty v krvi výrazně lišily mezi mláďaty a dospělci, což silně naznačuje, že dospělci zaopatřovali své potomky relativně vyšším množstvím tučňáčích a tuleňích kořistí (Rey et al. 2012). Tato práce svými výsledky potvrdila předchozí práci sledující potravní segregaci mezi jedinci různého pohlaví a stáří, kde bylo také zjištěno, že jsou mláďata buňňáků obrovských krmena mršinami tučňáků a tuleňů vyšší kvality (Forero et al. 2005). Autoři v této studii našli i

významné rozdíly ve stravování mezi jedinci různého pohlaví, kdy samci z lokality Patagonie vykazovali výrazně vyšší $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty než samice a naopak v lokalitě South Georgia samice vykazovaly vyšší δ - hodnoty než samci (Forero et al. 2005). Tento opačný trend byl způsoben různými trofickými úrovněmi konzumovaných mršin tučňáků a tuleňů, kteří v těchto lokalitách konzumují odlišnou potravu (Forero et al. 2005).

Hobson & Montevecchi (1991) provedli analýzy isotopů dusíku mořských živočichů na pobřeží Newfoundland a Georges Bank k vytvoření modelu předpovídajícího $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty kolagenu mořských ptáků krměných na různých trofických úrovních. Jednak dokázali, že isotopová složení mohou být použita v paleoekologických rekonstrukcích u vyhynulých zvířat, ale zároveň poukázali na skutečnost, že mláďata mohou vykazovat rozdílné $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty než dospělci, pokud se živí jinou potravou nebo v případě, že se jejich metabolismus liší od dospělých jedinců. Zjistili, že se jedinci vyhynulé alky velké (*Pinguinus impennis*) krmili potravou různých trofických úrovní. Jedinci, kteří měli vysoké $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty, se pravděpodobně krmili potravou vyšší trofické úrovně, kam řadíme například bentické ryby, a jednalo se převážně o starší ptáky. Jedinci s nižšími $\delta^{15}\text{N}$ hodnotami, kam zařadili mladé ptáky, konzumovali především kořist nižší trofické úrovně, kam patří například krunýřovky (Hobson & Montevecchi 1991). Díky tomu můžeme analýzou různě starých jedinců ve sledované populaci nalézt širokou škálu isotopových hodnot.

Isotopové složení se může lišit mezi samci a samicemi zejména u druhů s výrazným pohlavním dimorfismem, kdy má větší pohlaví obecně vyšší energetické nároky (Magrath et al. 2007). Například pomocí dimorfismu terejů modronohých (*Sula nebouxi*) bylo možné prozkoumat, jak se isotopové poměry liší mezi samci a samicemi vzhledem k velikosti těla a rychlosti růstu (Cruz et al. 2012). Tato studie ovšem nezjistila žádný významný rozdíl mezi pohlavími, ale dokázala, že hodnoty stabilních izotopů uhlíku a dusíku souvisí s tělesným stavem mláďat.

3.3 Hladovění a tělesná kondice

Problémem v určování stravy a trofického postavení je hladovění živočichů, ke kterému dochází zejména v souvislosti s rozmnožováním, migrací či pelicháním (Mrosovsky & Sherry

1980). U hladovějících jedinců dochází k úbytku svalové hmoty, kdy není vylučovaný "lehčí" dusík nahrazen proteiny ze stravy, a proto jejich tkáně vykazují významný nárůst v poměru $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ oproti normálně krmeným jedincům (Hobson et al. 1993). Ptáci vystavení hladovění mají nízký či nulový příjem potravy, a proto se spoléhají pouze na živiny uložené v rezervách (Sears et al. 2009). Cherel et al. (2005) byli prvními autory, kteří zkoumali vliv dlouhodobého půstu na isotopové složení tkání u tučňáků císařských (*Aptenodytes patagonicus*). Dokázali, že 25 dnů nedostatku potravy vyvolá obohacení tkání v isotopu ^{15}N , což může vést k chybným interpretacím isotopových hodnot (Cherel et al. 2005). K nejvýznamnějšímu obohacení dochází v plazmě, která se vyznačuje rychlým obratem isotopů a představuje potravní informace v řádu několika dnů až týdne (Hobson & Clark 1992a; Hobson et al. 1993).

Hobson et al. (1993) provedli obdobnou studii zkoumáním hladovějící husy bělostné (*Chen rossii*), kde také našli vyšší obohacení v ^{15}N v játrech než ve svalech, což je způsobeno rychlejším obratem isotopů. Nedostatek potravy má větší vliv u podvyživených zvířat s téměř nulovými lipidovými rezervami nebo u jedinců s vysokými energetickými výdaji, například při migraci na dlouhou vzdálenost (Cherel et al. 2005). Studované vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*) krmené rostlinnou stravou vykazovaly mnohem obohacnější $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty než vrány krmené rybami, což bylo nejspíše způsobeno nízkým množstvím proteinů v potravě (Hobson & Clark 1992b). Hladovění má vliv i na $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty, u kterých ale naopak dochází k ochuzení, což je způsobeno vyšším plazmatickým obsahem lipidů, které jsou obecně ochuzené v isotopu ^{13}C (Tieszen et al. 1983). U všech hladovějících tučňáků královských byla plazma ochuzená v ^{13}C , což silně naznačuje vliv lipidů na plazmatické $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty (Cherel et al. 2005).

Kempster et al. (2007) provedli laboratorní experiment k testování hypotézy, že existuje souvislost mezi δ - hodnotami a nutričním stresem. Jedince mladých strnadců zpěvných (*Melospiza melodia*) rozdělili do dvou skupin. V první skupině byli ptáci krmeni dle libosti a ve druhé byli ptáci vystaveni hladovění. Narozdíl od výsledků ze studie japonských křepelek (*Coturnix japonica*) (Hobson et al. 1993), v této práci autoři nenašli žádné rozdíly v $\delta^{13}\text{C}$ či $\delta^{15}\text{N}$ hodnotách mezi hladovějícími a nehladovějícími ptáky. Potravní omezení ale významně ovlivnilo fyziologii, růst a vývoj mladých strnadců (Kempster et al. 2007). Své výsledky vysvětlili nižší úrovní hladovění a navrhli, že může existovat něco jako prahová hodnota nutričního stresu, pod kterou budou pravděpodobně změny isotopového složení zanedbatelné.

Ke změnám v isotopovém složení může docházet i ve spojitosti s tělesnou kondicí (Forero & Tella 2002). Již zmíněná studie terejů modronohých (*Suxa nebouxii*) našla silnou negativní korelaci mezi poměry stabilních isotopů uhlíku a dusíku v peří mláďat a jejich tělesnou kondicí (Rey et al. 2012). Z toho důvodu, změny v $\delta^{15}\text{N}$ hodnotách ve tkáních konzumentů mohou být použity jakožto indikátory změn v tělesné kondici (Hobson et al. 1993; Gannes et al. 1997). Například mláďata tučňáku magellanských (*Spheniscus magellanicus*) se živí zejména sardelema, které se vyznačují vyššími $\delta^{15}\text{N}$ hodnotami oproti chobotnicím, a proto jedinci konzumující vyšší podíl sardelí mají vyšší tělesnou kondici (Forero & Tella 2002).

3.4 Alokace živin

Ptáci si v období vysokých energetických nároků ukládají živiny do tělesných rezerv, a proto má SIA obrovský význam při sledování alokace živin do reprodukce, kdy živočichové využívají jak příjem potravy, tak i své endogenní rezervy. Tělesné rezervy mají obrovský význam zejména pro hnízdící samice, které využívají živiny z rezerv pro produkci vajec (Alisauskas & Ankney 1992). Rozdíl mezi poměry stabilních isotopů endogenních tkání a poměry lokálního potravního řetězce umožňují využití stabilních isotopů ke sledování relativní alokace živin do vejce, kdy samice dorazí na hnízdiště s endogenními rezervy isotopicky odlišnými od místních zdrojů potravy (Hobson et al. 2004). Už Hobson & Clark (1992a) ve své práci tvrdili, že by SIA mohla být použita pro určení relativního přínosu endogenních a exogenních zdrojů živin pro produkci vajec. Navrhli hypotézu, že by migrující ptáci, kteří přiletí na hnízdiště s endogenními rezervy pro syntézu vajec, měli snášet vejce s poměry isotopů, které představují potravu získanou na onom stanovišti (Hobson & Clark 1992a). Alokace zdrojů pro reprodukci je u ptáků velmi důležitou záležitostí, protože pokud samice nemají k dispozici dostatek potravy nebo nedisponují dostatečným množstvím živin uložených v rezervách, nemůže dojít ke hnízdění (Hobson et al. 2000).

Některé druhy ptáků se při produkci vajec zcela spoléhají na aktuální příjem potravy, jiné zase zásadně využívají své lipidové a proteinové rezervy. To závisí na mnoha faktorech, mezi které řadíme například velikost či hmotnost snůšky nebo kvalitu potravy dostupné při tvorbě vajec (Jönsson 1997; Hobson et al. 2004). Ptáci si vyvinuli různé strategie, z čehož

většina druhů používá smíšené strategie, kdy využívají jak aktuální příjem potravy, tak endogenní zásoby (Ankney et al. 1991, Hobson et al. 2004).

Například Ankney & Afton (1988) studovali lžičáky pestré (*Anas clypeata*) a u samic, které vyprodukovaly více než pět vajec, našli pozitivní korelaci mezi počtem vyvíjejících se folikulů a množstvím lipidových rezerv. Z těchto důvodů tvrdili, že endogenní zásoby lipidů jsou u tohoto druhu limitující pro velikost snůšky (Ankney & Afton 1988), což bylo potvrzeno i ve studii jiných druhů vodních ptáků (Ankney et al. 1991). Studováním nemigrujících racků žlutohých (*Larus fuscus*) bylo zjištěno, že zaznamenávají pokles tělesného proteinu během tvorby vajec a proteinové rezervy samic jsou v přímé souvislosti s celkovým počtem vajec (Houston et al. 1983). V jiné práci bylo sledováním kachnice kaštanové (*Oxyura jamaicensis*) stanoveno, že jsou samičí tkáně významným zdrojem živin pro tvorbu vajec, ale velikost snůšky závisí zejména na minerálních rezervách, které ovlivňují počet vaječných folikulů (Alisauskas & Ankney 1994). Řada arktických brodivých ptáků získává živiny pro produkci vajec z terestrických bezobratlých na hnízdištích, což naznačuje, že se tolik nespolehají na své endogenní rezervy (Klaassen et al. 2001).

Hobson et al. (2004) ve své studii zkoumali využití endogenních rezerv u samic poláka amerického (*Aythya americana*) a došli k závěru, že měřením isotopových hodnot ve vejci můžeme odhadnout, ze které oblasti byly živiny pro produkci vajec odvozeny, a do jaké míry se ptáci při produkci vajec spoléhají na endogenní rezervy nebo příjem místní potravy. $\delta^{13}\text{C}$ hodnoty vajec se výrazně lišily od δ - hodnot samičích tkání, což naznačuje, že samice tohoto druhu při tvorbě vajec spoléhají zejména na lipidy a proteiny z potravy, a tudíž jsou endogenní rezervy použity spíše ke splnění energetických požadavků samic (Hobson et al. 2004). Podobně byly sledovány $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{15}\text{N}$ hodnoty lokální potravy, tělesných tkání a živin ve vejcích několika druhů racků a rybáků. Isotopovou analýzou vaječných žloutků a uhličitanu vaječné skořápky bylo navrženo, že u většiny jmenovaných druhů bylo k produkci vajec využito jen zanedbatelné množství endogenních proteinových rezerv (Hobson et al. 2000).

4 Závěr

Analýzy stabilních izotopů se staly obzvláště důležitou metodou ve studiu potravní ekologie ptáků a v mnoha případech jsou jedinou proveditelnou možností, jak stanovit závěry o stravě. V této rešerši jsem shrnula nejdůležitější poznatky ohledně aplikace SIA do studia potravní ekologie ptáků. Pomocí této metody můžeme jednak nahlédnout do potravních preferencí konkrétních druhů, ale i sledovat faktory, které významně ovlivňují naměřené izotopové hodnoty. I přestože je v této technice stále velké množství nejasností, jde o velmi zajímavou metodu sloužící k hledání odpovědí na nejrůznější ekologické otázky týkající se potravy ptačích druhů.

Hlavním omezením SIA je skutečnost, že ji můžeme použít pouze u potravních zdrojů či geografických lokalit s kontrastními poměry izotopů. Proto by měly být vyvinuty přesnější analytické metody, které umožní zkoumání rozdílů u zdrojů, které se svým izotopovým složením liší jen nepatrně. Mnoho studií bylo provedeno v zajetí, což není informativní pro ptáky žijící v přirozených podmínkách s výrazně vyššími rychlostmi metabolismu (Nagy 1987), a proto je zapotřebí, aby budoucí práce probíhaly výhradně ve volné přírodě. I přestože bylo pomocí SIA provedeno relativně velké množství studií, mnoho aspektů zůstává stále nevysvětlených, a proto je i nadále potřeba dalších a dalších experimentů zabývajících se touto tematikou.

Důležitým zjištěním této bakalářské práce je skutečnost, že studium potravní ekologie je významně propojeno se studiem fyziologie. Proto by v budoucnu měly být studovány další faktory, které mohou ovlivnit SIA, a to právě zejména fyziologické a metabolické procesy nebo sezonní variace ve stravování. Dále by měly být znovu prozkoumány výsledky dávných studií, o které se současní autoři opírají. Je totiž možné, že rekonstrukcí již v minulosti provedených experimentů dojdeme k naprosto odlišným výsledkům. Některé druhy jsou v současné době poměrně velmi dobře prostudované, kdežto o jiných druzích máme k dispozici pouze malé množství potravních informací, a proto by měl být v budoucích pracích kladen větší důraz na prozkoumání potravní ekologie i takových jedinců, kterým se doposud věnovalo minimum autorů. Předpokládám rapidní pokrok v této analýze v podobě aplikace nových modelů, analytických technik a izotopů dalších prvků, což vědcům umožní prozkoumat neprobádané oblasti týkající se potravní ekologie nejrůznějších ptačích druhů.

5 Seznam použité literatury

- Alisauskas, R. T., & Ankney, C. D. (1992). Spring habitat use and diets of midcontinent adult lesser snow geese. *The Journal of wildlife management*, 43-54.
- Alisauskas, R. T., & Ankney, C. D. (1994). Nutrition of breeding female Ruddy Ducks: the role of nutrient reserves. *Condor*, 878-897.
- Ankney, C. D., & Afton, A. D. (1988). Bioenergetics of breeding Northern Shovelers: diet, nutrient reserves, clutch size, and incubation. *Condor*, 459-472.
- Ankney, C. D., Afton, A. D., & Alisauskas, R. T. (1991). The role of nutrient reserves in limiting waterfowl reproduction. *Condor*, 1029-1032.
- Auman, H. J., Bond, A. L., Meathrel, C. E., & Richardson, A. M. (2011). Urbanization of the Silver Gull: evidence of anthropogenic feeding regimes from stable isotope analyses. *Waterbirds*, 34(1), 70-76.
- Bauchinger, U., & McWilliams, S. (2009). Carbon turnover in tissues of a passerine bird: allometry, isotopic clocks, and phenotypic flexibility in organ size. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82(6), 787-797.
- 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., 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*, 17(2), 270-275.
- Bearhop, S., Phillips, R. A., McGill, R., Cherel, Y., Dawson, D. A., & Croxall, J. P. (2006). Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 157-164.
- Bearhop, S., Teece, M. A., Waldron, S., & Furness, R. W. (2000). Influence of lipid and uric acid on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of avian blood: implications for trophic studies. *The Auk*, 117(2), 504-507.
- Bearhop, S., Thompson, D. R., Waldron, S., Russell, I., Alexander, G., & Furness, R. W. (1999). Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology*, 36(1), 75-84.
- Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S. C., & Furness, R. W. (2002). Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and biochemical zoology*, 75(5), 451-458.
- Bocherens, H., & Drucker, D. (2003). Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *International Journal of Osteoarchaeology*, 13(1-2), 46-53.
- Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., & James, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 411-440.
- Cabana, G., & Rasmussen, J. B. (1996). Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(20), 10844-10847.
- Carnicer, J., Abrams, P. A., & Jordano, P. (2008). Switching behavior, coexistence and diversification: comparing empirical community-wide evidence with theoretical predictions. *Ecology Letters*, 11(8), 802-808.

- Caron-Beaudoin, É., Gentes, M. L., Patenaude-Monette, M., Hélie, J. F., Giroux, J. F., & Verreault, J. (2013). Combined usage of stable isotopes and GPS-based telemetry to understand the feeding ecology of an omnivorous bird, the Ring-billed Gull (*Larus delawarensis*). *Canadian Journal of Zoology*, 91(10), 689-697.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Bailleul, F., & Groscolas, R. (2005). Nutrition, physiology, and stable isotopes: new information from fasting and molting penguins. *Ecology*, 86(11), 2881-2888.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C., & Vanpe, C. (2007). Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology*, 76(4), 826-836.
- Chisholm, B. S., Nelson, D. E., & Schwarcz, H. P. (1982). Stable-Carbon Isotope Ratios as Measure of Marine Versus Terrestrial Protein in Ancient Diets. *Science*, 216(4550), 1131-1132.
- Collier, K. J., & Lyon, G. L. (1991). Trophic pathways and diet of blue duck (*Hymenolaimus malacorhynchos*) on Manganuiateao River: a stable carbon isotope study. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 25(2), 181-186.
- Cruz, L. L., McGill, R. A., Goodman, S. J., & Hamer, K. C. (2012). Stable isotope ratios of a tropical marine predator: confounding effects of nutritional status during growth. *Marine biology*, 159(4), 873-880.
- Del Rio, C. M., Sabat, P., Anderson-Sprecher, R., & Gonzalez, S. P. (2009). Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia*, 161(1), 149-159.
- 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.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45(3), 341-351.
- Fair, J. M., Ryder, T. B., Loiselle, B. A., Blake, J. G., Larson, T. E., Davis, P., ... & Heikoop, J. M. (2013). Estimates of dietary overlap for six species of Amazonian manakin birds using stable isotopes. *Isotopes in environmental and health studies*, 49(3), 420-435.
- Forero, M. G., González-Solís, J., Hobson, K. A., Donázar, J. A., Bertellotti, M., Blanco, G., & Bortolotti, G. R. (2005). Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Marine Ecology-Progress Series*, 296, 107-113.
- Forero, M. G., & Hobson, K. A. (2003). Using stable isotopes of nitrogen and carbon to study seabird ecology: applications in the Mediterranean seabird community. *Scientia Marina*, 67(S2), 23-32.
- Forero, M. G., Tella, J. L., Hobson, K. A., Bertellotti, M., & Blanco, G. (2002). Conspecific food competition explains variability in colony size: a test in Magellanic penguins. *Ecology*, 83(12), 3466-3475.
- Fry, B., Joern, A., & Parker, P. L. (1978). Grasshopper food web analysis: use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, 498-506.
- Fry, B., Scalan, R. S., & Parker, P. L. (1983). $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in marine food webs of the Torres Strait, Queensland. *Marine and Freshwater Research*, 34(5), 707-715.
- Gannes, L. Z., O'Brien, D. M., & del Rio, C. M. (1997). Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*, 78(4), 1271-1276.
- Gottsberger, G., Schrauwen, J., & Linskens, H. F. (1984). Amino acids and sugars in nectar, and their putative evolutionary significance. *Plant Systematics and Evolution*, 145(1-2), 55-77.

- Griffiths, H. (1992). Carbon isotope discrimination and the integration of carbon assimilation pathways in terrestrial CAM plants. *Plant, Cell & Environment*, 15(9), 1051-1062.
- Handel, C. M., Pajot, L. M., Matsuoka, S. M., Hemert, C. V., Terenzi, J., Talbot, S. L., ... & Trust, K. A. (2010). Epizootic of beak deformities among wild birds in Alaska: An emerging disease in North America?. *The Auk*, 127(4), 882-898.
- Handley, L. L., Scrimgeour, C. M., Thornton, S. F., & Sprent, J. I. (1991). Determination of the natural abundances of the stable isotopes of ^{15}N and ^{13}C by mass spectrometry: a simplified manual method for the preparation of N_2 and CO_2 . *Functional ecology*, 119-124.
- Hebert, C. E., Shutt, J. L., Hobson, K. A., & Weseloh, D. C. (1999). Spatial and temporal differences in the diet of Great Lakes herring gulls (*Larus argentatus*): evidence from stable isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(2), 323-338.
- Hebert, C. E., Weseloh, D. C., Idrissi, A., Arts, M. T., O'Gorman, R., Gorman, O. T., ... & Roseman, E. F. (2008). Restoring piscivorous fish populations in the Laurentian Great Lakes causes seabird dietary change. *Ecology*, 89(4), 891-897.
- Hemert, C. V., Handel, C. M., & O'brien, D. M. (2012). Stable isotopes identify dietary changes associated with beak deformities in black-capped chickadees (*Poecile atricapillus*). *The Auk*, 129(3), 460-466.
- Hobson, K. A. (1990). Stable isotope analysis of marbled murrelets: evidence for freshwater feeding and determination of trophic level. *Condor*, 897-903.
- Hobson, K. A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120(3), 314-326.
- Hobson, K. A. (1987). Use of stable-carbon isotope analysis to estimate marine and terrestrial protein content in gull diets. *Canadian Journal of Zoology*, 65(5), 1210-1213.
- Hobson, K. A., Alisauskas, R. T., & Clark, R. G. (1993). Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor*, 388-394.
- Hobson, K. A., Atwell, L., Wassenaar, L. I., & Yerkes, T. (2004). Estimating endogenous nutrient allocations to reproduction in redhead ducks: a dual isotope approach using δD and $\delta^{13}\text{C}$ measurements of female and egg tissues. *Functional Ecology*, 18(5), 737-745.
- Hobson, K. A., & Clark, R. G. (1992a). Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor*, 181-188.
- Hobson, K. A., & Clark, R. G. (1992b). Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor*, 189-197.
- Hobson, K. A., & Montevecchi, W. A. (1991). Stable isotopic determinations of trophic relationships of great auks. *Oecologia*, 87(4), 528-531.
- Hobson, K. A., Sirois, J., & Gloutney, M. L. (2000). Tracing nutrient allocation to reproduction with stable isotopes: a preliminary investigation using colonial waterbirds of Great Slave Lake. *The Auk*, 117(3), 760-774.
- Hodum, P. J., & Hobson, K. A. (2000). Trophic relationships among Antarctic fulmarine petrels: insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable-isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses. *Marine ecology. Progress series*, 198, 273-281.

- Houston, D. C., Jones, P. J., & Sinly, R. M. (1983). The effect of female body condition on egg laying in lesser black-backed gulls *Larus fuscus*. *Journal of Zoology*, 200(4), 509-520.
- Jönsson, K. I. (1997). Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, 57-66.
- Kelly, J. F. (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78(1), 1-27.
- Kempster, B., Zanette, L., Longstaffe, F. J., MacDougall-Shackleton, S. A., Wingfield, J. C., & Clinchy, M. (2007). Do stable isotopes reflect nutritional stress? Results from a laboratory experiment on song sparrows. *Oecologia*, 151(3), 365-371.
- Klaassen, M., Lindström, Å., Meltofte, H., & Piersma, T. (2001). Ornithology: Arctic waders are not capital breeders. *Nature*, 413(6858), 794-794.
- Lajtha, K., & Michener, R. H. (1994). Stable isotopes in ecology and environmental science. *Blackwell Scientific, London*, 1-21
- Li, L. X., Yi, X. F., Li, M. C., & Zhang, X. A. (2004). Analysis of diets of upland buzzards using stable carbon and nitrogen isotopes. *Israel Journal of Zoology*, 50(1), 75-85.
- Macko, S. A., Estep, M. L. F., Engel, M. H., & Hare, P. E. (1986). Kinetic fractionation of stable nitrogen isotopes during amino acid transamination. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 50(10), 2143-2146.
- Magrath, M. J., Van Lieshout, E., Pen, I. D. O., VISSER, G., & Komdeur, J. A. N. (2007). Estimating expenditure on male and female offspring in a sexually size-dimorphic bird: a comparison of different methods. *Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1169-1180.
- 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.
- Minagawa, M., & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48(5), 1135-1140.
- Mizutani, H., Fukuda, M., Kabaya, Y., & Wada, E. (1990). Carbon isotope ratio of feathers reveals feeding behavior of cormorants. *The auk*, 400-403.
- Mizutani, H., Kabaya, Y., & Wada, E. (1991). Nitrogen and carbon isotope compositions relate linearly in cormorant tissues and its diet. *Isotopenpraxis*, 27, 166-168
- Moreno, R., Jover, L., Munilla, I., Velando, A., & Sanpera, C. (2010). A three-isotope approach to disentangling the diet of a generalist consumer: the yellow-legged gull in northwest Spain. *Marine Biology*, 157(3), 545-553.
- Mrosovsky, N., & Sherry, D. F. (1980). Animal anorexias. *Science*, 207(4433), 837-842.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429-436.
- Newsome, S. D., Ralls, K., Job, C. V. H., Fogel, M. L., & Cypher, B. L. (2010). Stable isotopes evaluate exploitation of anthropogenic foods by the endangered San Joaquin kit fox (*Vulpes macrotis mutica*). *Journal of Mammalogy*, 91(6), 1313-1321.
- O'Leary, M. H. (1988). Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*, 328-336.

- Pearson, S. F., Levey, D. J., Greenberg, C. H., & del Rio, C. M. (2003). Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia*, 135(4), 516-523.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics*, 293-320.
- Podlesak, D. W., McWilliams, S. R., & Hatch, K. A. (2005). Stable isotopes in breath, blood, feces and feathers can indicate intra-individual changes in the diet of migratory songbirds. *Oecologia*, 142(4), 501-510.
- Polis, G. A., & Hurd, S. D. (1996). Linking marine and terrestrial food webs: allochthonous input from the ocean supports high secondary productivity on small islands and coastal land communities. *American naturalist*, 396-423.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.
- Procházka, P. (2006). Analýza stabilních izotopů– alternativní metoda studia migrace ptáků Stable isotopes analysis—an alternative approach in the study of bird migration. *Sylvia* [online]. 42, 3-21
- Procházka, P., Reif, J., Hořák, D., Klvaňa, P., Lee, R. W., & Yohannes, E. (2010). Using stable isotopes to trace resource acquisition and trophic position in four Afrotropical birds with different diets. *Ostrich*, 81(3), 273-275.
- Ramos, R., Ramírez, F., Sanpera, C., Jover, L., & Ruiz, X. (2009). Feeding ecology of yellow-legged gulls *Larus michahellis* in the western Mediterranean: a comparative assessment using conventional and isotopic methods. *Marine Ecology Progress Series*, 377, 289-297.
- Rau, G. H., Mearns, A. J., Young, D. R., Olson, R. J., Schafer, H. A., & Kaplan, I. R. (1983). Animal C/C correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*, 1314-1318.
- Rey, A. R., Polito, M., Archuby, D., & Coria, N. (2012). Stable isotopes identify age-and sex-specific dietary partitioning and foraging habitat segregation in southern giant petrels breeding in Antarctica and southern Patagonia. *Marine biology*, 159(6), 1317-1326.
- Ricklefs, R. E., Starck, J. M., & Konarzewski, M. (1998). Internal constraints on growth in birds. *OXFORD ORNITHOLOGY SERIES*, 8, 266-287.
- Schwarcz, H. P., & Schoeninger, M. J. (1991). Stable isotope analyses in human nutritional ecology. *American Journal of Physical Anthropology*, 34(S13), 283-321.
- Sears, J., Hatch, S. A., & O'Brien, D. M. (2009). Disentangling effects of growth and nutritional status on seabird stable isotope ratios. *Oecologia*, 159(1), 41-48.
- Smith, B. N., & Epstein, S. (1970). Biogeochemistry of the stable isotopes of hydrogen and carbon in salt marsh biota. *Plant Physiology*, 46(5), 738-742.
- Smith, G. C., & Carlile, N. (1993). Food and feeding ecology of breeding Silver Gulls (*Larus novaehollandiae*) in urban Australia. *Colonial waterbirds*, 9-16.
- Sponheimer, M., Robinson, T., Ayliffe, L., Passey, B., Roeder, B., Shipley, L. & Ehleringer, J. (2003). An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores. *Canadian Journal of Zoology*, 81(5), 871-876.
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57(1-2), 32-37.

Welch, H. E., Bergmann, M. A., Siferd, T. D., Martin, K. A., Curtis, M. F., Crawford, R. E., ... & Hop, H. (1992). Energy flow through the marine ecosystem of the Lancaster Sound region, arctic Canada. *Arctic*, 343-357.

Wolf, S. H., Schreiber, R. W., Kahana, L., & Torres, J. J. (1985). Seasonal, sexual and age-related variation in the blood composition of the brown pelican (*Pelecanus occidentalis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 82(4), 837-846.