

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Vymezení oblasti migračního rozhraní u rákosníka
obecného (*Acrocephalus scirpaceus*)

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Mgr. Vojtěch Brlík

Konzultant práce: RNDr. Petr Procházka, Ph.D

Diplomant: Bc. Boris Prudík

2023

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Boris Prudík

Inženýrská ekologie

Ochrana přírody

Název práce

Vymezení oblasti migračního rozhraní u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*)

Název anglicky

Delineation of migratory divide zone in the Eurasian Reed Warbler

Cíle práce

Hlavním cílem práce je vymežit oblast tahového rozhraní mezi dvěma migračními fenotypy rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) v Evropě a určit šířku této kontaktní zóny.

Metodika

Student primárně využije nově vytvořené mapy distribuce stabilních izotopů síry k určení tahových fenotypů jedinců. Jedincům hnízdícím na lokalitách v předpokládané oblasti tahového rozhraní odebere vzorky per. Tyto vzorky s původem na afrických zimovištích následně podrobí analýze stabilních izotopů síry (d34S). Přiřazením d34S hodnot jednotlivých vzorků do izotopové mapy určí zimoviště a tahový fenotyp jedinců. Poté vypočte proporci těchto dvou fenotypů na vzorkovaných lokalitách. V posledním kroku student určí oblast tahového rozhraní v Evropě a také šířku oblasti, kde se sympatricky vyskytují oba fenotypy.

Doporučený rozsah práce

20 stran

Klíčová slova

ekologie, ptáci, migrace, distribuce, fenotyp

Doporučené zdroje informací

- Bearhop, S., Fiedler, W., Furness, R. W., Votier, S. C., Waldron, S., Newton, J., Bowen, G. J., Berthold, P. and Farnsworth, K. 2005. Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science* 310: 502–504.
- Delmore, K. E. and Irwin, D. E. 2014. Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide. *Ecol. Lett.* 17: 1211–1218.
- Delmore, K. E., Fox, J. W. and Irwin, D. E. 2012. Dramatic intraspecific differences in migratory routes, stopover sites and wintering areas, revealed using light-level geolocators. – *Proc. R. Soc. B* 279: 4582–4589.
- Møller, A. P., Garamszegi, L. Z., Peralta-Sánchez, J. M. and Soler, J. J. 2011. Migratory divides and their consequences for dispersal, population size and parasite-host interactions. – *J. Evol. Biol.* 24: 1744–1755.
- Procházka, P., Brlík, V., Yohannes, E., Meister, B., Ilieva, M. and Hahn, S. 2018. Across a migratory divide: divergent migration directions and non-breeding grounds of Eurasian reed warblers revealed by geolocators and stable isotopes. – *J. Avian Biol.* 49: e01769.
- Procházka, P., Hahn, S., Rolland, S., Jeugd, H. Van Der, Csörgö, T., Jiguet, F., Mokwa, T., Liechti, F., Vangeluwe, D. and Korner-Nievergelt, F. 2017. Delineating large-scale migratory connectivity of reed warblers using integrated multistate models. – *Divers. Distrib.* 23: 27–40.
-

Předběžný termín obhajoby

2022/23 LS – FŽP

Vedoucí práce

Vojtěch Brlík

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

RNDr. Petr Procházka, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 24. 2. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 25. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 27. 02. 2023

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma **Vymezení oblasti migračního rozhraní u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*)** vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědom, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V dne

podpis:

Poděkování

Na prvním místě bych rád poděkoval nejdůležitější osobě v mém životě - Elišce Hanuš, za nekonečnou psychickou podporu a vlastní psychickou výdrž, především pak těsně před odevzdáním této práce. Bez ní bych práci jen těžko odevzdal. *“Protože i kdyby bylo tělo muže naprosto vyčerpáno, stačí na moment opřít čelo o hrud' milované osoby a hned má zase plno sil - Jack London - Mořský vlk”*.

Neskonale díky patří také mému školiteli Vojtěchu Brlíkovi, který byl i přes vlastní vytížení schopen se mnou projít styl psaní každé z kapitol znova a znova, než jsem nakonec snad pochopil, jak se diplomová práce píše. Také děkuji, že mi zprostředkoval náhled do fascinujícího světa vědecké ornitologie. Považuji naše seznámení za velké štěstí.

V neposlední řadě bych rád poděkoval mnohým dalším, kteří měli významný vliv na odevzdání této práce. Jmenovitě: Petru Procházkovi za cenné rady a konzultace, své rodině - Vojtěchu, Soně a Viktorovi Prudíkovým, že nade mnou nezlomili hůl, Vlastovi Hanušovi za korekturu a připomínky, Tereze Gelnarové za psychickou podporu a konzultace, Twitch/Youtubovému kanálu Cheshbrah za hudební playlisty, které mě doprovázeli při zpracovávání této práce a mnoha dalším.

Abstrakt

Migrační rozhraní je oblast, ve které se překrývají hnízdní areály dvou populací s rozdílnými zimovišti a migračními trasami. Tento fenomén je známý u mnoha druhů ptáků a v oblasti migračního rozhraní může často docházet k hybridizaci a následnému vzniku reprodukčních bariér, které mohou mít dopad na fitness jedinců a dynamiku populací. Geografické vymezení migračního rozhraní je proto zásadním předpokladem pro studium ekologie a evoluce tažných druhů. Zkoumání přítomnosti migračního rozhraní je s použitím přímých sledovacích metod v mnoha ohledech náročné, a proto se často přistupuje k metodám nepřímým. V této práci byla použita metoda analýzy stabilních izotopů síry spolu s nově vytvořenou izotopovou mapou síry pro oblast subsaharské Afriky k identifikaci zimovišť jedinců rákosníka obecného *Acrocephalus scirpaceus*. Informace o zimovištích 280 jedinců z deseti hnízdních lokalit ve střední Evropě byly následně využity ke geografickému vymezení oblasti migračního rozhraní a určení šířky této oblasti. Migrační rozhraní bylo potvrzeno na území Slovenska a Maďarska, a jeho šířka byla odhadnuta na 170-280 km. Výsledky této práce zpřesňují zjištění předchozích prací, rozšiřují znalosti o ekologii rákosníka obecného, a v neposlední řadě poslouží jako podklad ke studiu vlivů přítomnosti migračního rozhraní na změny velikosti populací.

Klíčová slova: migrační fenotyp, stabilní izotopy, síra, $\delta^{34}\text{S}$, migrace

Abstract

A migratory divide is an area where the breeding ranges of two populations with distinct wintering grounds and migration routes overlap. This phenomenon is known to occur in many bird species and can cause hybridization and reproductive barriers that impact population dynamics and have consequences for conservation. The geographical delineation of migratory divides is therefore an essential basis for studying ecology and evolution of a given species. Investigating the presence of a migratory divide is challenging with direct tracking techniques and thus indirect tracking methods are often employed. In this study, we used stable sulphur isotopes in feathers together with a sulphur isoscape for sub-Saharan Africa to identify the wintering grounds of individual Common Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. Information on the wintering grounds of 280 individuals from ten breeding sites in Central Europe was subsequently used to geographically delineate the migratory divide area and determine its width. The presence of the migratory divide was confirmed in Central Europe and its width was estimated to be 170-280 km. The results of this work thus refine the findings of previous studies, expand our knowledge of the ecology of the Common Reed Warbler, and ultimately serve as a basis for studying the effects of the presence of a migratory divide on changes in population size.

Key words: migration phenotype, stable isotopes, sulphur, $\delta^{34}\text{S}$, migration

Obsah

1 Úvod	1
2 Cíle práce	3
3 Literární rešerše	4
3.1 Ptačí migrace	4
3.2 Migrační rozhraní	5
3.3 Rákosník obecný	7
3.4 Souhrn rešerše	9
4 Metodika	10
4.1 Zájmové území a lokality	10
4.2 Sběr dat	11
4.3 Analýza vzorků	13
4.4 Analýza dat	14
5 Výsledky	16
6 Diskuse	18
6.1 Migrační rozhraní rákosníka obecného	18
6.2 Mapa stabilních izotopů síry a její aplikace	20
7 Závěr	21
8 Přehled literatury	22
9 Přílohy	30

1 Úvod

Tažné druhy tvoří značnou část diverzity avifauny severní polokoule (Somveille *et al.* 2013). Zároveň jsou citlivější k hrozbám vyvstávajícím z činností člověka a měnícího se klimatu, než druhy stálé (Both *et al.* 2006; Kirby *et al.* 2008; Bairlein 2016). Ochrana stěhovavých ptáků je však velmi složitá z důvodu rozlohy jejich areálů a potřeby specifického přístupu pro každou z jeho částí, kterými jsou: hnízdiště, zimoviště, tahové zastávky a migrační trasy (UNEP 1979; UNEP 1995; Faaborg *et al.* 2010, Rung *et al.* 2015). K tomu je potřeba brát v potaz, že populace mohou využívat různá zimoviště, na která vedou různé migrační trasy, což je označováno jako migrační fenotypy. Pokud dojde k překryvu oblastí hnízdišť populací s různými migračními fenotypy, označujeme tento překryv jako migrační rozhraní (Mayr 1942; Berthold 1996). Dnes je známé migrační rozhraní u mnoha druhů, Møller *et al.* (2011) například uvádí, že 26 % ze 103 zkoumaných evropských pěvců vykazuje známky přítomnosti migračního rozhraní.

Vymezení migračních rozhraní mnoha druhů je většinou určeno s velmi nízkou přesností - pouze na základě zpětných odchytů (Reichlin *et al.* 2008; Møller *et al.* 2011; Marx *et al.* 2016;) nebo malého množství vzorků sledovacích zařízení (Viljoen *et al.* 2016; Procházka *et al.* 2018). V posledních desetiletích se začaly ve větší míře používat metody, které umožňují získání informace o geografickém původu jedince na základě specifické vlastnosti jeho tkáně. Hlavní výhodou těchto metod je především získání informace z každého odchyceného jedince bez nutnosti jej chytit znovu (Coiffait *et al.* 2009). Z této skupiny metod je ke sledování různých aspektů ptačí migrace často používaná metoda analýzy stabilních izotopů (Hobson *et al.* 2008). Tato metoda je založena na existenci geografických oblastí s různými poměry stabilních izotopů jednoho chemického prvku. Hodnoty poměru izotopů se po frakcionaci v průběhu průchodu potravním řetězcem ukládají do tkání. S využitím hmotnostní spektrometrie lze tyto hodnoty následně odhadnout. Jedinci s rozdílným migračním fenotypem (u druhů s migračním rozhraním) zimují v geograficky oddělených oblastech. Tkáně, které byly na těchto zimovištích vytvořeny, pak nesou izotopovou stopu tohoto regionu. Na základě této izotopové

stopy lze odlišit morfologicky identické ptáky z odlišných populací i v oblasti migračního rozhraní, kde se jedinci různých migračních fenotypů setkávají.

Jedním z modelových druhů ptáků s migračním rozhráním pro aplikaci analýzy stabilních izotopů k určení zimoviště a podrobnému vymezení migračního rozhraní je rákosník obecný (*Acrocephalus scirpaceus*). Poprvé bylo jeho migrační rozhraní popsáno v práci Bibby *et al.* (1981) a později byla upřesněna jeho poloha na základě zpětných hlášení Procházkou *et al.* (2008). V Evropě se vyskytují dvě populace rákosníka obecného s migračním rozhráním v oblasti střední a východní Evropy. Západní migrační fenotyp táhne z hnízdišť jihozápadním směrem do západní části subsaharské Afriky a východní migrační fenotyp jihovýchodní tahovou cestou do východní a střední části subsaharské Afriky (Zwarts *et al.* 2009). Pro severní oblast subsaharské Afriky byla nedávno publikovaná izotopová mapa síry ($\delta^{34}\text{S}$), která vykazuje gradient napříč těmito oblastmi a má tak potenciál jedince s rozdílnými zimovišti a tedy i migračním fenotypem efektivně rozlišit. První aplikace této izotopové mapy také představuje způsob, jak hodnoty $\delta^{34}\text{S}$ a novou izotopovou mapu $\delta^{34}\text{S}$ využít k určení migračních fenotypů (Brlík *et al.* 2022). Za pomoci aplikace této nové metody určení migračních fenotypů by tedy mohlo být možné detailně vymežit oblast migračního rozhraní, zjistit rozsah překryvu a průběh změny poměrů migračních fenotypů.

2 Cíle práce

Tato práce má dva hlavní cíle:

1. Vymezit oblast migračního rozhraní u rákosníka obecného ve střední Evropě.
2. Určit šířku tohoto migračního rozhraní a znázornit průběh změn poměrů migračních fenotypů v této oblasti.

3 Literární rešerše

3.1 Ptačí migrace

V této práci se pod pojmem “*ptačí migrace*” rozumí pravidelný sezónní pohyb ptačích druhů mezi hnízdištěm a zimovištěm. Širší pojetí a další významy tohoto výrazu diskutují například Baker (1978) nebo Berthold (2001). V rámci tohoto pohledu můžeme migraci rozdělit na následující části, které se opakují s roční periodou: hnízdění, příprava na podzimní tah, podzimní tah s migračními zastávkami, zimování, příprava na jarní tah a jarní tah (Newton 2008). Jednotlivé roční fáze probíhají sousledně a to, jak se jedinci daří v každé z těchto fází, může být ovlivněno událostmi v některé z předchozích fází (Harrison *et al.* 2011). Například nepříznivé počasí nebo nízká kvalita habitatu zimoviště mohou negativně ovlivnit úspěšnost hnízdění (Marra *et al.* 1998; Smith *et al.* 2020).

Migrace je i přes energetickou náročnost (Wikelski *et al.* 2003) výhodnou životní strategií, kterou můžeme nalézt napříč celým fylogenetickým stromem ptačí říše u přibližně 19% druhů (Kirby *et al.* 2008). Jedna z hlavních teorií vzniku migrace je, že se vyvinula homoplazicky u rychle expandujících druhů, které se za dob meziledových rozšířily z tropických oblastí směrem k pólům (Helbig 2003), díky čemuž získaly výhody, jakými jsou volná nika pro hnízdění, nižší konkurence o zdroje, nižší parazitismus a predace (Gilg *et al.* 2010). Tažné druhy ptáků hnízdí nejčastěji v mírném pásmu, kde tvoří značnou část biodiverzity avifauny (Someville *et al.* 2013). V těchto oblastech ale zároveň dochází k největšímu rozvoji lidské činnosti, která má za následek hrozby pro migrující druhy (Zhang *et al.* 2019). Z těchto důvodů jsou tažné druhy předmětem zájmu ochrany přírody. Na jejich ochranu byla uzavřena Bonnská úmluva o ochraně stěhovavých druhů a v rámci ní také dohoda AEWA (z angl. *Agreement on the Conservation of African-Eurasian Migratory Waterbirds*) o ochraně africko-euroasijských migrujících vodních ptáků (UNEP 1979; UNEP 1995). Pro efektivní ochranu tažných druhů ptáků je potřeba znát jejich zimoviště a trendy změn početností jednotlivých populací s různými tahovými strategiemi (Bibby 2003). Tyto informace pro většinu migrujících druhů nejsou známy vůbec nebo pouze okrajově z důvodu náročnosti sledování přesunů mezi hnízdištěm a zimovištěm (O’Sullivan *et al.* 2008; Faaborg *et al.* 2010).

3.2 Migrační rozhraní

Různé populace tažných druhů mohou mít rozdílné polohy zimovišť a trasy migrace. U druhů s odlišnými trasami a zimovišti může dojít ke vzniku tzv. migračního rozhraní - oblasti překryvu hnízdních populací s odlišnými migračními fenotypy (Mayr 1942, Berthold 2001). Příčinou jeho vzniku je nejčastěji sekundární kontakt populací při zpětném osidlování kontinentů z geograficky oddělených refugií po konci doby ledové. V oblasti migračního rozhraní se pak potkávají jedinci parapatrických populací z nichž každá má jinou genetickou predispozici k migračnímu chování (Berthold 2001). Mezi těmito populacemi může migrační rozhraní působit jako reprodukční bariéra redukující genetický tok mezi populacemi. Z dlouhodobého hlediska tak může vést ke speciaci čistě na základě rozdílnosti v migračním chování (Scordato *et al.* 2020). Mezi krátkodobější efekty přítomnosti migračního rozhraní patří obecně větší areály druhů s migračním rozhráním, větší diverzita ekologických přizpůsobení prostředí, ale také vyšší prevalence výskytu parazitů a patogenů, nižší genetická variabilita způsobená fragmentací původní populace a ztráta produktivity populací vlivem přítomnosti hybridů s nižší zdatností (Møller *et al.* 2011, Delmore *et al.* 2014). Hlavním selekčním tlakem působícím proti hybridům z migračního rozhraní je využití suboptimálních migračních tras, které často vedou přes migrační bariéry a snižují pravděpodobnost přežití jedince (Delmore *et al.* 2014). Hybridní jedinci v migračním rozhraní využívají nevhodné migrační trasy, protože migrační chování je podmíněno dědičnou informací rodičů (Berthold 1991) a bylo dokázáno, že rozdílné směry tahu rodičů mohou vést k průměrování tohoto chování u potomků (Berthold 1996). Hybridní jedinci tedy táhnou intermediálním směrem (Delmore *et al.* 2014).

Migrační rozhraní bylo identifikováno u mnoha druhů ptáků. Můžeme jej nalézt například u pěnice černohlavé *Sylvia atricapilla* (Helbig 1992), budníčka většího *Phylloscopus trochilus* (Bensch *et al.* 1999), vlaštovky obecné *Hirundo rustica* (Ambrosini *et al.* 2009) nebo drozda západního *Catharus ustulatus* (Delmore *et al.* 2012). Prokázání a případná lokalizace migračního rozhraní ovšem závisí na možnostech identifikovat tahové trasy a případně zimoviště u většího množství jedinců. Sledování migrace malých druhů ptáků je ovšem značně komplikované - především pak migrantů na dlouhou vzdálenost. První skupinou metod sledování migračního chování jsou způsoby přímého získávání informací pomocí unikátních identifikátorů (nejčastěji kroužků) a následném odečtu (Spina *et al.* 2022). Møller *et*

al. (2011) dokázali díky zpětným hlášením kroužkovaných jedinců nalézt známky přítomnosti migračního rozhraní u 26 % ze 106 evropských migrujících pěvců. Velkou nevýhodou těchto metod je však malá návratnost značených jedinců (Viljoen *et al.* 2016, Procházka *et al.* 2018). Další možností je identifikace tahových tras a zimovišť s pomocí sledovacích zařízení. S využitím geolokátorů určil van Bemmelen *et al.* (2019) přibližnou polohu migračního rozhraní a popsal migrační trasy a zimoviště lyskonoha úzkozobého *Phalaropus lobatus*. Tento druh hnízdí v arktické a subarktické tundře přičemž jedna jeho populace zimuje u Arabského moře a druhá u západního pobřeží střední a jižní Ameriky. V jiné práci byla pomocí vysílacích zařízení sledována kompletní migrace obou migračních fenotypů čápa černého *Ciconia nigra* (Bobek *et al.* 2008).

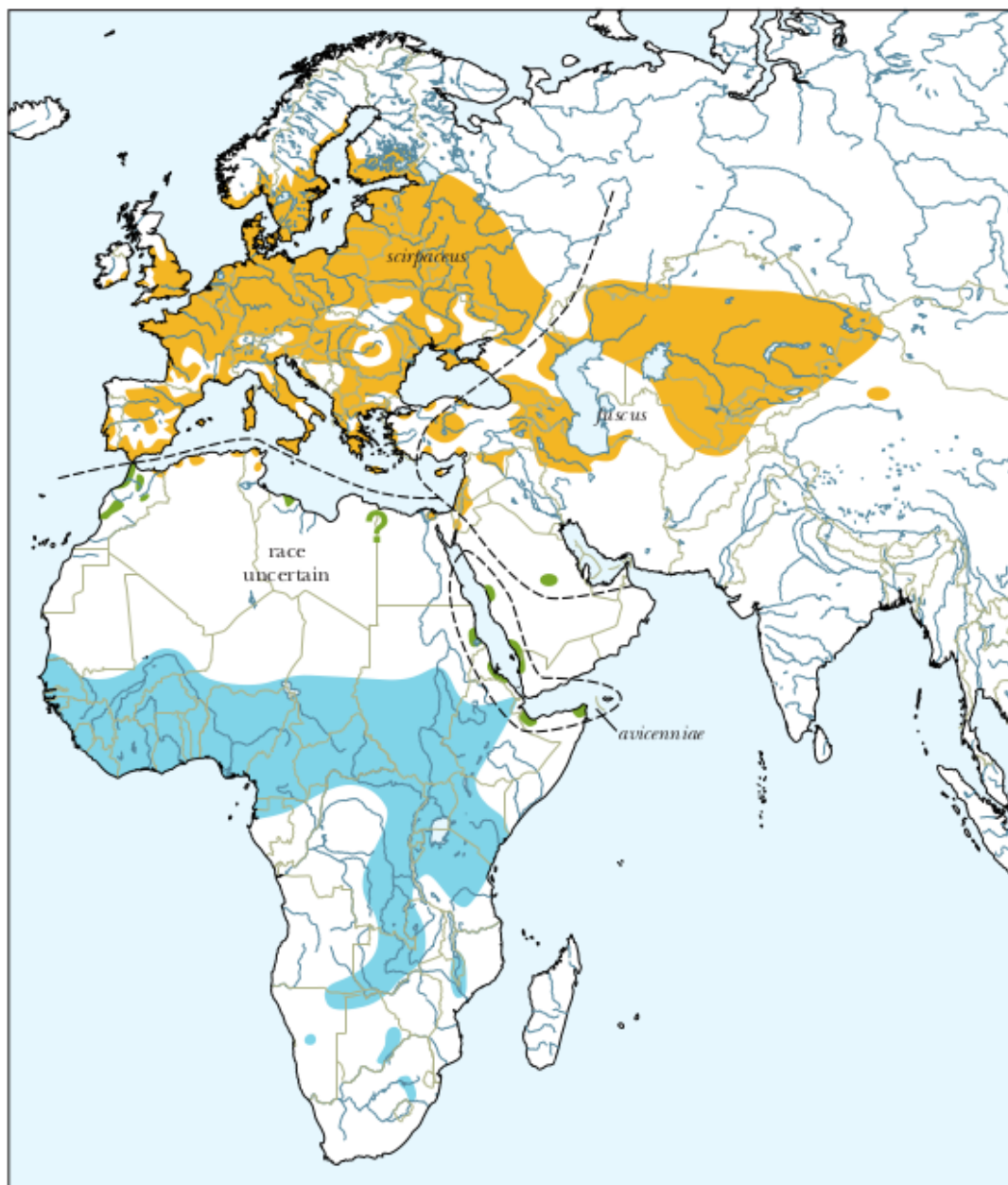
Druhou skupinou metod je nepřímé získávání informace o migračních směrech, trasách a zimovištích. Jejich hlavní výhodou je, že informaci získáme z každého odchyceného jedince nezávisle na tom zda byl dříve značený, což je spojeno s výrazně větším objemem získaných dat v porovnání s metodami přímého sledování při stejném úsilí. K získání informace je možné použít široké spektrum běžně se vyskytujících vrozených značek jako například unikátní barevné vzory peří nebo přítomnost specifických parazitů a nemocí (Hobson *et Noris* 2008), mezi univerzálnější z těchto metod patří také genetické či proteinové markery a stabilní izotopy prvků (Coiffait *et al.* 2009). Molekulární metody zkoumání genetické informace živočichů patří mezi rapidně se rozvíjející směr. Při studiu ptačí migrace jsou však možnosti stále omezeny, jelikož identifikace částí genomu kódující informaci o migračním chování (zejména směru) jsou známy pouze pro pár druhů (Sokolovskis *et al.* 2023), což limituje naše schopnosti rozlišit jednotlivé populace (Coiffait *et al.* 2009). Stabilní izotopy se v ekologii začaly používat ve větší míře od roku 1989 (Rundel *et al.* 1989, Hobson *et Wassenaar* 2008). Od té doby bylo pomocí této metody popsáno mnoho aspektů migrace ptáků. Kelly *et al.* (2001) například odhalili skokovou migraci u lesňáčka čepičatého *Cardellina pusilla*. Jedinci ze severněji položených hnízdišť zimují na jižněji položených zimovištích v porovnání s jižně hnízdícími populacemi. V rámci studia migračního rozhraní byly stabilní izotopy používány samostatně (Hobson *et al.* 2012; Scordato 2020), ale i v kombinaci s jinými metodami (Chamberlain 2000; Clegg *et al.* 2003; Procházka 2018).

Analýza stabilních izotopů je založena na existenci různých forem prvků běžně přítomných v živočišných tkáních. Stabilní izotopy jsou různé formy téhož chemického prvku, které se liší množstvím neutronů v jádře a tedy atomovou hmotností. Díky rozdílné hmotnosti těchto forem se různě chovají v chemických procesech a ukládají se do tkání v různých poměrech, to se běžně vyjadřuje jako množství těžší formy ku množství lehčí formy prvku ($\text{atomové číslo } X / \text{atomové číslo } X$). Látky živočišných tkání svým izotopovým poměrem v pozměněné verzi odpovídají izotopovému složení potravy, ze které vznikly, stejně jako potrava odpovídá předchozím skladebním materiálům (Procházka 2006; Martínez del Rio *et al.* 2010). V migrační ekologii se stabilní izotopy využívají, protože existují geografické rozdíly v hodnotách poměrů stabilních izotopů mezi oblastmi. Ty vznikají na základě různých environmentálních podmínek, jako jsou úhrny srážek, vzdálenost od pobřeží, geologické podloží a mnoha dalších (Rundel *et al.* 1986; Procházka 2006; Hobson *et Wassenaar* 2008). Pro geografické přiřazení poměrů stabilních izotopů v tkáních je potřeba znát geografické rozložení izotopů v prostředí - izotopové mapy - a případné rozdíly mezi izotopovými hodnotami prostředí a tkáně pro případnou kalibraci (Hobson *et al.* 2012; Bowen *et al.* 2005). Geografické vzory izotopových map různých prvků se v rámci jedné oblasti mohou lišit a výběr prvku je pro úspěch rozlišení původu tkání zásadní. Mezi nejčastěji užívané stabilní izotopy pro výzkum migrace patří vodík ($^2\text{H}/^1\text{H}$), uhlík ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), dusík ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), kyslík ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$), síra ($^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$) a stroncium ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$; Hobson *et Noris* 2008).

3.3 Rákosník obecný

Rákosník obecný je široce rozšířený pěvec, který hnízdí v Evropě, západní Asii a na Blízkém východě. Jedná se o dálkového migranta, který migruje na zimoviště v subsaharské Africe. Nejpočetnějším a nejrozšířenějším poddruhem je *Acrocephalus scirpaceus scirpaceus*, který hnízdí v Evropě a severní Africe (Obr. 1). Jeho hnízdní početnost se odhaduje na 2-4 miliony párů (IUCN 2022), bez výrazných změn velikosti populace za posledních 40 let (Brlík *et al.* 2021). Na území Evropy se nachází migrační rozhraní a oblast, ve které se setkává západní populace hnízdicí od Pyrenejského poloostrova přes Velkou Británii až po Litvu a severní Švédsko s východní populací, která primárně hnízdí na území střední Evropy, východní Evropy a Balkánu (Procházka *et al.* 2008).

Hnízdním biotopem rákosníka obecného jsou téměř výhradně porosty rákosu obecného *Phragmites australis*. Nejčastěji se tedy vyskytuje v okolí rybníků, podél řek a kanálů, v lagunách či ústích řek. Živí se převážně hmyzem, který sbírá z vegetace nebo v letu mimo porosty rákosí, vždy však v jeho okolí. Hnízdní teritoria jsou poměrně malá ~300 m² a druh se tak často vyskytuje ve velkých hnízdních hustotách. Dospělí jedinci rákosníka obecného se často vrací na hnízdiště využívané v předchozích letech a podobnou věrnost vykazuje i na tahových zastávkách a zimovištích (Zwarts *et al.* 2009; Kennerley *et Pearson* 2010).



Obrázek 1: Areál rozšíření všech tří poddruhů rákosníka obecného. Hnízdiště je znázorněno oranžovou, zimoviště modrou a oblasti stálého výskytu zelenou (převzato z Kennerley *et Pearson* 2010).

Na zimu létají jedinci z obou evropských populací do subsaharské Afriky. Západní migrační fenotyp zimuje v západní Africe a východní migrační fenotyp ve střední a východní Africe (Procházka *et al.* 2018). Po příletu na zimoviště ptáci kompletně pelichají - vyměňují veškeré opeření křídel a ocasu. Na zimovištích rákosníci obecní využívají stejně jako na hnízdištích mokřadní biotopy, můžeme se s nimi setkat ale i v sušších prostředích jakými jsou houštiny, vysoká tráva a byliny, okraje lesů a zahrady. Na hnízdiště vyráží rákosníci obecní na přelomu března a dubna a na hnízdiště přiletají mezi koncem dubna, kdy přilétají první ptáci do jižní Evropy, a přelomem května a června, kdy dorazí poslední jedinci do nejsevernější části hnízdního areálu ve Skandinávii (Zwarts *et al.* 2009; Kennerley *et Pearson* 2010). Migrační rozhraní rákosníka obecního bylo vymezeno v práci Procházka *et al.* (2008) na základě zpětných hlášení kroužkovaných jedinců. Později Procházka *et al.* (2018) rozšířil znalosti o migračním rozhraní druhu s pomocí světelných geolokátorů, které umožnily detekovat přibližné polohy zimoviště evropských ptáků a počáteční směr migrace po odletu z hnízdiště. V roce 2022 publikoval Brlík *et al.* izotopovou mapu stabilních izotopů síry ($\delta^{34}\text{S}$) pro severní oblast subsaharské Afriky, kterou využil k vytvoření nástroje pro určení migračního fenotypu jedinců rákosníka obecního. Na základě výsledků této práce je možné určit migrační fenotyp podle hodnot poměrů stabilních izotopů síry v peří, které vyrostlo na zimovišti.

3.4 Souhrn rešerše

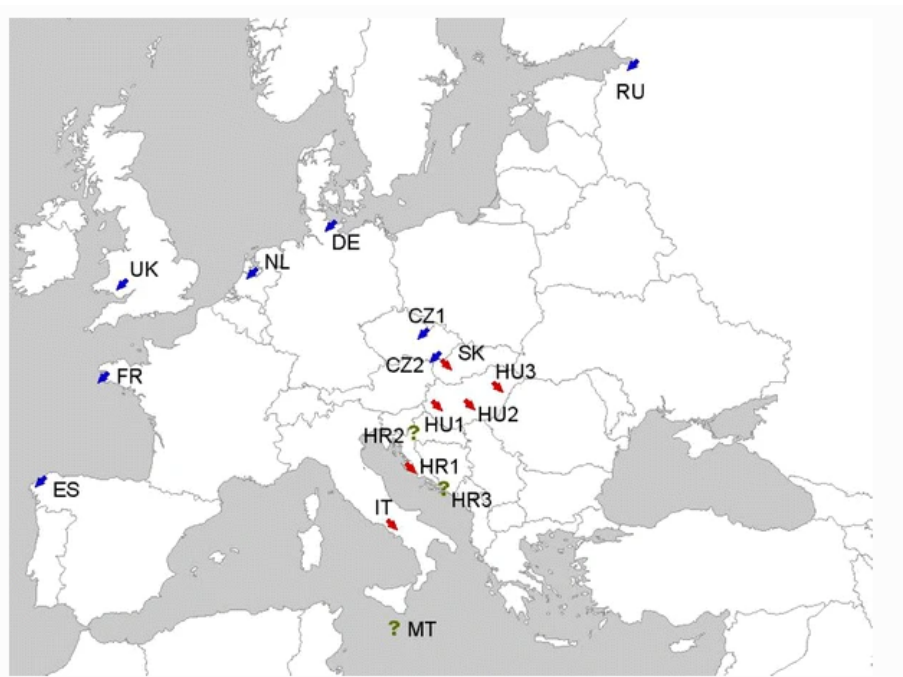
- Pro efektivní ochranu ptáků jsou zcela zásadní informace o geografické rozloze a struktuře jejich areálů, ty však pro většinu migrantů nejsou úplné.
- Migrační rozhraní je oblast, ve které se překrývají hnízdní areály populací s rozdílnými zimovišti a migračními trasami. Jeho přítomnost hraje zásadní roli ve struktuře geografických areálů migrujících druhů.
- Stabilní izotopy jsou vhodný nástroj ke zkoumání geografických aspektů ptačí migrace včetně migračního rozhraní.
- U rákosníka obecního byla prokázána přítomnost migračního rozhraní ve střední Evropě a pro určení migračního fenotypu tohoto druhu byl vyvinut přístup využívající nové izotopové mapy síry.

4 Metodika

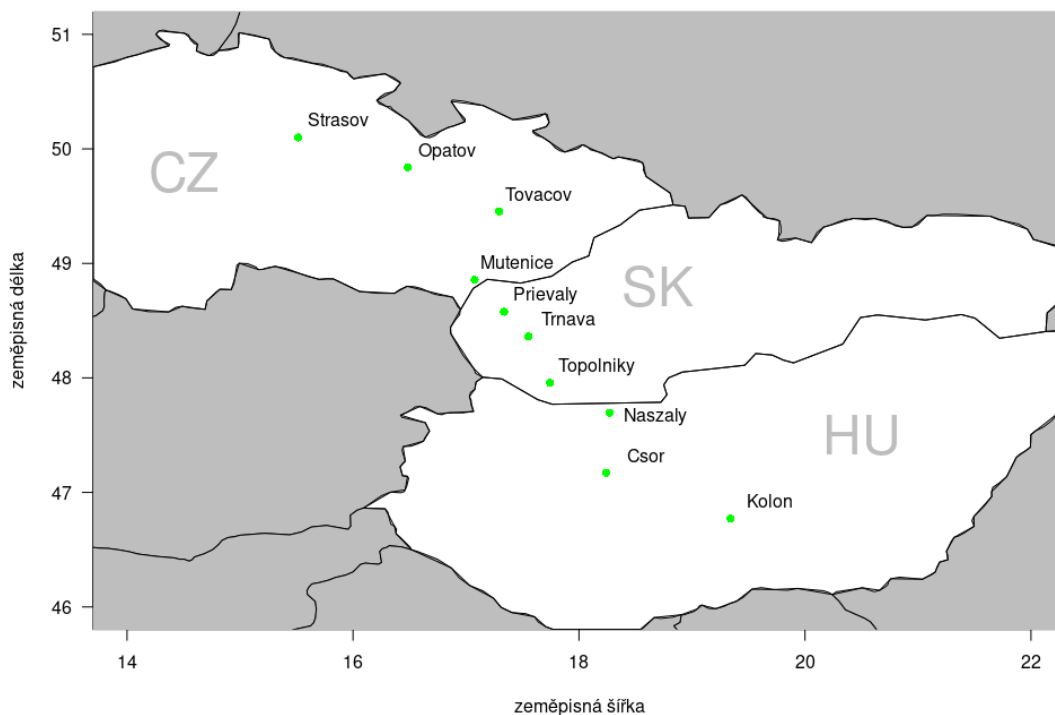
Práce spočívala v odebrání vzorků peří dospělým jedincům rákosníka obecného, kteří přiletěli z afrických zimovišť na svá hnízdiště v Evropě. U odebraných vzorků byly stanoveny hodnoty poměrů stabilních izotopů a podle nich byl určen migrační fenotyp každého jedince. Takto byla určena proporce migračních fenotypů na transektu lokalit v oblasti střední Evropy. Tím jsme geograficky vymezili oblast migračního rozhraní (cíl 1) určili šířku této oblasti a znázornili změny v poměrech počtů migračních fenotypů mezi jednotlivými lokalitami (cíl 2).

4.1 Zájmové území a lokality

Pro vymezení studijního území byly použity práce Procházky *et al.* (2008) a Procházky *et al.* (2018), ve kterých autoři naznačují přibližnou polohu migračního rozhraní cílového druhu na základě zpětných odchytů kroužkovaných jedinců a za pomoci využití světelných geolokátorů. Migrační rozhraní rákosníka obecného se podle zmíněných prací nachází ve střední a východní Evropě (Obr. 2).



Obrázek 2: Šipkami jsou vyznačeny jihovýchodní nebo jihozápadní iniciační směry migrace různých populací rákosníka obecného napříč Evropou. Otazníky znázorňují, že u dané populace směr není známý (převzato z Procházka *et al.* 2008).



Obrázek 3: Lokality sběru vzorků pojmenované podle přilehlé obce napříč třemi Evropskými státy: Česká republika (CZ), Slovensko (SK) a Maďarsko (HU). K vytvoření mapy byly použity R balíčky “maps” (Becker *et al.* 2022) a “ggplot2” (Wickham 2016).

V této oblasti byly vybrány lokality na transektu, který procházel oblastí očekávaného migračního rozhraní a protínal pomyslnou zónu styku obou fenotypů kolmě. Linie transektu lokalit se nacházela v nížinných oblastech střední Evropy mezi západním koncem Karpatského oblouku a severovýchodní částí Alp. Nejseverozápadnější lokalita se nacházela ve středních Čechách poblíž obce Strašov, dále transekt pokračoval přes Moravu a západní Slovensko do středního Maďarska. Nejjihoovýchodnější lokalita byla ve středu Panonské pánve u maďarského města Kolon (Obr. 3). Průměrná vzdálenost mezi lokalitami byla 59 km ($n = 9$, $SD = 21$ km). První a poslední lokalita byly od sebe vzdáleny 530 km. Lokality byly pro přehlednost pojmenovány podle přilehlé obce (Obr. 3).

4.2 Sběr dat

Sběr vzorků probíhal v rákosinách, které jsou primárním hnízdním prostředím studovaného druhu v období od 1. do 29. června 2020. V tomto období probíhá

hlavní fáze hnízdění studovaného druhu a u odchycených jedinců je velká pravděpodobnost, že jsou lokálního původu - na lokalitě hnízdí. Jelikož je v tomto období již po konci jarního tahu a pohnízdni rozptyl a tah ještě nezačal, výsledky by neměly být ovlivněny jedinci, protahujícími na jiná hnízdiště s odlišným poměrem migračních fenotypů.

Na každé lokalitě bylo odchyceno 30 dospělých jedinců rákosníka obecného, jimž byly odebrány vzorky. Odchyt probíhal za pomoci nárazových sítí, které byly umístěny do nejrozsáhlejší části rákosiny s předpokladem vysoké hnízdní hustoty. Nárazové sítě byly pravidelně kontrolovány a všichni odchycení ptáci ze sítě vytaženi a přeneseni v látkových pytlích na místo odběru vzorků. Zde byli ptáci okroužkováni a byly jim změřeny základní biometrické údaje: délka křídla, délka tarsu, váha, tučnost a pohlaví. Tučnost byla stanovena na stupnici 0-8 podle rozsahu viditelné tukové tkáně přes kůži na břicho a hrudi, které je možné odkrýt rozfouknutím peří. Všechny zmíněné způsoby odběru se shodují s metodikou, která se využívá při projektu CES (z angl. *Constant Effort Sites*; Jelínek 2023).

Každému jedinci byl odebrán vzorek desáté ruční letky z levého křídla (Obr. 4). Tento vzorek byl následně použit k analýze poměrů stabilních izotopů síry a stanovení migračního fenotypu (viz kapitola 4.4). Tento typ pera byl zvolen, protože bylo potřeba získat tkáň, která v sobě nese informaci o izotopové stopě oblasti, ve které jedinec zimoval. Rákosník obecný obměňuje veškeré opeření na zimovišti (Kennerley *et* Pearson 2010) a desátá ruční letka (Obr. 4) je první letkou, která je vyměněna. Pro jednotnost bylo každému jedinci odebráno pero z levého křídla. Vzorek pera byl odebrán vytrhnutím, protože tento způsob spustí proces růstu nového pera a minimalizuje možné negativní efekty tohoto zákroku, které by přetrvávaly až do období pelichání, jak by tomu bylo po odběru pouhé části pera jeho zastřížením. Pro odlišení dospělců od mladých ptáků bylo kontrolováno jejich stáří na základě zbarvení duhovky, běháků a skvrn na jazyce, podle (Demongin 2016). Pohlaví bylo určeno podle přítomnosti inkubační nažiny u samic a kloakální protuberance u samců.

Hned po změření a odebrání vzorků byli ptáci vypouštěni. Vzorky peří byly uzavřeny do plastových zipových sáčků a popsány identifikačními údaji. Tyto vzorky byly následně odeslány do italské laboratoře Traceability Unit v Research and Innovation Centrena Fondazione Edmund Mach, ve které byly stanoveny hodnoty poměrů stabilních izotopů síry.



Obrázek 4: Označení vnitřní 10. ruční letky na křídle rákosníka obecného. Upravená fotografie z galerie Ondřeje Kauzála (Kauzál 2022).

4.3 Analýza vzorků

Před odesláním vzorků do zahraniční laboratoře byly vzorky tkáně opláchnuty roztokem chloroformu a methanolu v poměru 2:1. Roztok rozpouští tuky a oleje na povrchu, které by mohly ovlivnit hodnoty poměrů stabilních izotopů (Hobson *et* Wassenaar 2008). Po vyjmutí vzorků z roztoku se těkavý roztok nechal ze vzorků per odpařit. Následně bylo ze všech per ve stejném úseku apikální části naváženo po 300 μg (SD = 10 μg) tkáně, která byla pro další zpracování zabalena do cínových kapslí. V laboratoři byly následně vzorky tkáně převedeny do plynné formy v tepelné koloně a z SO_2 plynů bylo pomocí hmotnostní spektrometrie stanoveno množství izotopů ^{34}S v poměru k atomům ^{32}S . Hodnoty se převedly na delta notaci, která se uvádí jako promile vzácnějšího (těžšího) prvku vůči poměru těchto izotopů ve standardu ($\delta^{34}\text{S}_{\text{VCDT}} = -0,3\text{‰}$, $^{34}\text{S}/^{32}\text{S} = 22,64$). Standard využit v této práci byl troilit z meteoritu kaňonu Diablo (VCDT). Konečné výsledky byly tedy vyjádřeny jako poměry hodnot vzorků oproti hodnotě standardu, od kterých bylo odečteno číslo jedna [(poměr $\delta^{34}\text{S}/\delta^{34}\text{S}$ ve vzorku/poměr $\delta^{34}\text{S}/\delta^{34}\text{S}$ ve standardu-1)*1000]. Izotopové hodnoty jsou prezentovány v delta notaci jako $\delta^{34}\text{S}$.

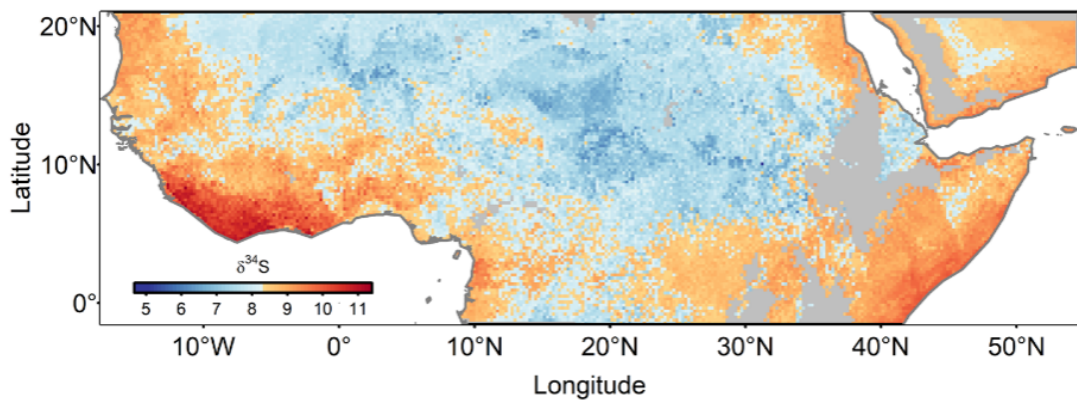
4.4 Analýza dat

Při analýze dat bylo pracováno s geografickou pozicí lokalit a hodnotami poměrů izotopů ve vzorcích per. Výpočty byly provedeny v programu R (R Core Team 2021) za pomoci software RStudio (RStudio Team 2020).

Celkově byly získány hodnoty stabilních izotopů ze 280 vzorků, jelikož se z části vzorků nepodařilo získat izotopové hodnoty. Nejdřív se na základě pravděpodobnosti testu dobré shody otestovalo, jestli byly počty vzorků napříč lokalitami vyrovnané. Poté byly hodnoty poměrů stabilních izotopů vizualizovány pomocí základních popisných statistik (Příloha 1) a pomocí boxplotů (Příloha 2).

K určení migračního fenotypu byl využit postup publikovaný Brlíkem *et al.* (2022), na základě kterého je možné určit oblast, ve které vyrostlo pero podle hodnoty $\delta^{34}\text{S}$. Ve zmíněné práci byla nejdříve vytvořena izotopová mapa síry pro subsaharskou Afriku (Obr. 5) na základě hodnot poměrů stabilních izotopů z peří rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) se známou geografickou pozicí zimoviště a environmentálních dat v těchto oblastech. Tato mapa byla následně aplikována k vývoji dvou způsobů určení migračního fenotypu rákosníka obecného. V této práci využívám pravděpodobnostní způsob (v práci nazývaný “*probabilistic marker*”) vzhledem k vyšší míře přesnosti určování migračních fenotypů na kontrolním vzorku (Brlík *et al.* 2022). *Pravděpodobnostní* způsob určení je založen na vypočítání šance, že izotopová hodnota pochází ze zimoviště východního fenotypu nebo zimoviště západního fenotypu. Dosazením této hodnoty do cvičného datasetu jedinců se známým původem se určí migrační fenotyp. Detailní popis metodiky je v kapitole 2.2 v práci Brlík *et al.* (2022).

Po získání informace o migračním fenotypu každého jedince bylo otestováno testem dobré shody, jestli jeho určení nebylo vychýleno ve prospěch některého pohlaví, jelikož poměr samců a samic se mezi lokalitami mírně lišil (Příloha 1). Pro geografické vymezení migračního rozhraní byly poměry fenotypů jednotlivých lokalit zobrazeny v podobě koláčových grafů nad příslušnými souřadnicemi zeměpisné šířky a délky. Pro zobrazení míry změn proporcí migračních fenotypů napříč očekávaným migračním rozhraním byl použit sloupcový diagram s procentuálním zastoupením každého z fenotypů na lokalitách od severozápadu na



Obrázek 5: Izotopová mapa subsaharské Afriky pro $\delta^{34}\text{S}$ (převzato z Brlík *et al.* 2022).

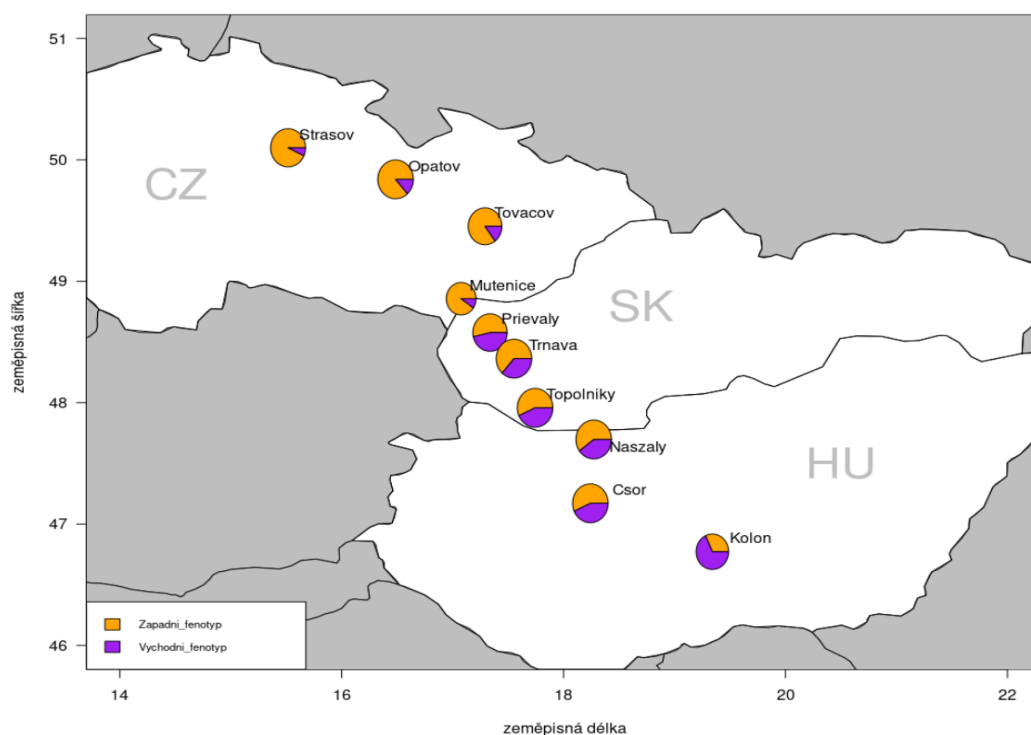
jihovýchod. Jelikož není možné odlišit chybu určení migračního fenotypu od nízkého procentuálního zastoupení tohoto fenotypu, bylo migrační rozhraní určeno na základě absence dominantního fenotypu na dané lokalitě. Převládající migrační fenotyp byl určen při hodnotě poměru migračních fenotypů 2:1 a vyšších.

Šířka migračního rozhraní byla určena dvěma hodnotami - minimální a maximální šířkou. Minimální šířka migračního rozhraní byla vypočítána jako vzdálenost mezi nejvzdálenějšími lokalitami, které se nacházely uvnitř rozhraní, a maximální šířka byla vypočítána jako vzdálenost mezi oběma lokalitami s převládajícím migračním fenotypem sousedícími s lokalitou bez převládajícího migračního fenotypu. Vzdálenost byla vypočítána za pomoci Harvesinova vzorce a zaokrouhlena na celé kilometry.

5 Výsledky

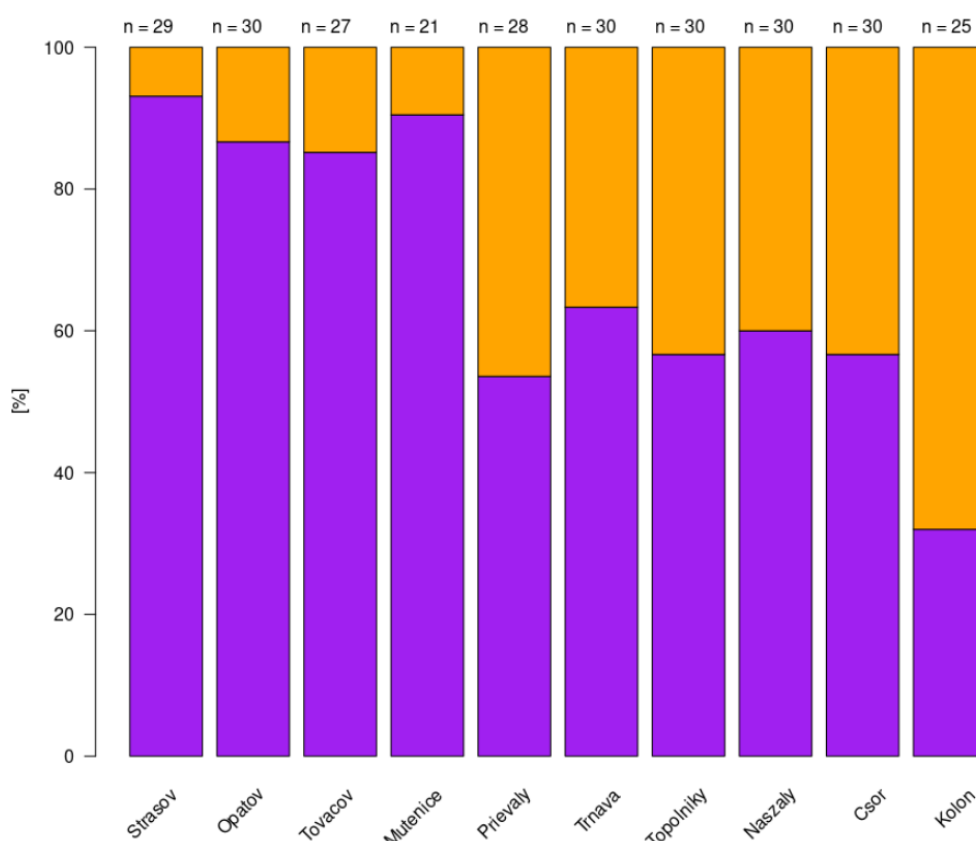
Počet vzorků se mezi lokalitami statisticky významně nelišil ($\chi^2 = 2,9$; $df = 9$; $p = 0,97$). Poměr pohlaví jedinců byl na každé lokalitě vychýlen ve prospěch samců (Příloha 1). Hodnoty poměrů stabilních izotopů $\delta^{34}\text{S}$ se v celém datasetu pohybovaly mezi -3,9 po 20,7 (průměr = 8,55; $SD = 2,97$). Základní statistiky a vizualizaci hodnot poměrů za pomoci boxplotů jsou v Příloze 1 a 2.

Na základě pravděpodobnostního způsobu určení migračního fenotypu byl z celého datasetu západní migrační fenotyp identifikován u 189 jedinců a východní migrační fenotyp u 91 jedinců. Určení fenotypu nebylo ovlivněno pohlavím jedinců ($\chi^2 = 0,13$; $df = 1$; $p = 0,72$). Na všech lokalitách byli zaznamenáni ptáci obou fenotypů (Obr. 6). Migrační rozhraní bylo dle přístupu absence dominantního fenotypu potvrzeno na pěti z deseti lokalit (Prievaly, Trnava, Topolníky, Nászaly, Csor) na území západního Slovenska a severozápadního Maďarska. Na severozápadní i jihovýchodní hranici migračního rozhraní je vidět výrazná změna v poměru migračních fenotypů (Obr. 6).



Obrázek 6: Poměry fenotypů na jednotlivých lokalitách znázorněné koláčovým grafem. Počet vzorků na každé lokalitě se pohyboval v rozmezí 21-30 Příloha 1. K vytvoření mapy byly použity R balíčky “maps” (Backer *et al.* 2022) a “ggplot2” (Wickham 2016).

Napříč rozhraním byly na všech lokalitách poměry migračních fenotypů velmi vyrovnané, průměrně se jednalo o 58 % jedinců s určeným západním fenotypem a 42 % jedinců s východním fenotypem (SD = 4 %) (Obr. 7). Minimální šířka migračního rozhraní (vzdálenost lokalit Csor a Prievaly) je 170 km a maximální šířka (vzdálenost lokalit Mutěnice a Kolon) je 280 km. Severozápadní hranice migračního rozhraní se vyskytuje v intervalu 36 km mezi lokalitou Mutěnice a Prievaly a jihovýchodní hranice v intervalu 94 km mezi lokalitou Csor a Kolon.



Obrázek 7: Procentuální zastoupení migračních fenotypů napříč lokalitami. Fialová barva reprezentuje západní fenotyp a oranžová barva východní fenotyp. Lokality jsou seřazeny zleva doprava od severozápadní po jihovýchodní.

6 Diskuse

V této práci byla potvrzena přítomnost migračního rozhraní u rákosníka obecného v oblasti střední Evropy, konkrétně na území jižního Slovenska a severozápadního Maďarska. Výsledky této práce také naznačují, že šířka tohoto rozhraní je přibližně 200 km a v rámci oblasti migračního rozhraní, zóny kontaktu populací s rozdílným migračním chováním, byly zaznamenány vyrovnané počty jedinců obou migračních fenotypů.

6.1 Migrační rozhraní rákosníka obecného

Výsledky této práce ukázaly, že migrační rozhraní rákosníka obecného se rozprostírá na území jižního Slovenska a severozápadního Maďarska. To odpovídá výsledkům předchozích prací, které vymezují jeho polohu pomocí zpětných hlášení kroužkovaných jedinců (Procházka *et al.* 2008; Møller *et al.* 2011) a světelných geolokátorů (Procházka *et al.* 2018). Tato práce však přináší komplexnější informaci o přítomnosti migračního rozhraní v této oblasti, vzhledem k množství zkoumaných lokalit. Předchozí práce vycházely z malého počtu lokalit, na kterých byly využity ke sledování migrace geolokátory, nebo naopak z velkého množství lokalit rozmístěných na rozsáhlém území v případě zpětných hlášení kroužkovaných ptáků (Spina *et al.* 2022). Identifikace migračního rozhraní také naznačuje, že východní populace táhnoucí do oblasti střední Afriky (Procházka *et al.* 2018) je výrazně menší (velikost hnízdního areálu), než západní populace, protože pravděpodobně (Procházka *et al.* 2008) zahrnuje pouze oblast jihovýchodní Evropy. Z rozdílných velikostí areálů jednotlivých populací a distribuce rákosu obecného v Evropě (Guo *et al.* 2013) pak plynou možné závěry pro případné ochranné aktivity pro tento druh, které by měly směřovat zejména do oblasti jihovýchodní Evropy.

Tato práce dokumentuje také šířku migračního rozhraní a jedná se o první odhad tohoto parametru u rákosníka obecného. V porovnání se šířkou migračního rozhraní u motáka stepního *Circus macrourus*, které se rozpíná přes 1000 km (Terraube *et al.* 2012), jsou naše odhady výrazně nižší. Existence takto široké hybridní zóny je u motáka stepního s velkou pravděpodobností podmíněna nízkým selekčním tlakem proti hybridům a vysokou mobilitou jedinců, kteří jsou schopni denně překonávat velké vzdálenosti. Naopak velice úzké migrační rozhraní bylo zaznamenáno u pěníce černohlavé, u které dosahuje šířky přibližně 10-30 kilometrů

(Delmore *et al.* 2020). U tohoto druhu bylo také zjištěno, že hybridní jedinci využívají intermediální směr migrace (Helbig 1991), který může způsobit vysokou míru mortality při překonávání migračních bariér a zimování v suboptimálních podmínkách (Delmore *et Irwin* 2014). Pěnice černošedá a rákosník obecný jsou oba malí pěvci s migračními rozhraními ve střední Evropě a počáteční směry migrace migračních fenotypů u těchto druhů jsou značně podobné. Jedinci západního fenotypu směřují u obou druhů jihozápadním směrem a jedinci východního fenotypu jihovýchodním směrem (Delmore *et al.* 2020, Procházka *et al.* 2018), avšak šířka jejich migračních rozhraní se výrazně liší. Důvodem tohoto rozdílu by mohl být způsob mezigeneračního přenosu migračního směru, který u rákosníka obecného nemusí vyústit v intermediální směr migrace hybridních jedinců. Takový příklad nalezneme u budníčka většího, který má migrační rozhraní srovnatelné šířky s rákosníkem obecným. U hybridních jedinců budníčka většího určuje směr tahu dominantní alela genu, který je zodpovědný za regulaci orientačního mechanismu jedince (Sokolovskis *et al.* 2023) a hybridní jedinci tedy nevyužívají intermediální tahové trasy jako tomu je u hybridních jedinců pěnice černošedé (Helbig 1991). Abychom ale mohli identifikovat mechanismy, které formují migrační rozhraní u rákosníka obecného, museli bychom sekvenovat DNA jedinců s rozdílnými trasami, jejich hybridy a sledovat dopady migrační trasy na přežívání. V obecné rovině se naše výsledky šířky migračního rozhraní pohybují v rozmezí hodnot naměřených u dalších podobně velkých tažných ptáků, např.: drozda západního *Catharus ustulatus* (Rueg 2007), vlaštovky obecné *Hirundo rustica* (Scordato *et al.* 2020) a budníčka většího *Phylloscopus trochilus* (Sokolovskis *et al.* 2023).

Migrační rozhraní rákosníka obecného bylo v této práci geograficky vymezeno na základě vzorků nasbíraných na jednom transektu. Pro podrobnější vymezení hranice zóny kontaktu dvou populací a určení šířky této oblasti by bylo vhodné sbírat vzorky tkání v rozsáhlé síti bodů. Výsledky takového vzorkování by umožnily porovnat měnící se šířku a pozici migračního rozhraní vzhledem k migračním bariérám a dalším topografickým vlastnostem krajiny. Méně náročné a realističtější rozšíření výsledků této práce by mohlo proběhnout na podobném transektu lokalit napříč očekávanou oblastí migračního rozhraní v jiné části hnízdního areálu druhu (Scordato *et al.* 2020). Tento transekt by mohl například procházet oblastí východní Evropy, ve které se o přítomnosti jedinců s rozdílným migračním chováním ví velice málo (Procházka *et al.* 2008).

6.2 Mapa stabilních izotopů síry a její aplikace

První aplikace izotopové mapy síry ukazuje možnosti využití tohoto nástroje k efektivnímu odhalování zimovišť vysoce mobilních tažných druhů ptáků. V porovnání s izotopovými mapami vodíku, uhlíku a dusíku tato mapa poskytuje gradient izotopových hodnot přes zeměpisné délky a jeví se tedy jako ideální nástroj pro identifikaci oblastí zimovišť v západní a východní Africe. Právě tyto dvě oblasti často hostí rozdílné populace tažných druhů ptáků, nejen rákosníka obecného (Berthold 2001). Tato pilotní studie využívající izotopovou mapu síry tedy naplňuje proroctví autorů Coffait *et al.* (2009), kteří odhadovali značný potenciál využití stabilních izotopů síry při sledování geografického původu tkání živočichů.

7 Závěr

Systematickým sběrem tkání a analýzou stabilních izotopů síry v perech rákosníků obecných na území střední Evropy tato práce ukazuje, že migrační rozhraní rákosníka obecného se rozprostírá v panonské nížině na území západního Slovenska a severozápadního Maďarska a šířka této zóny je přibližně 200 km mezi obcemi Prievaly (Slovensko) a Csor (Maďarsko). Výsledky této práce tak do značné míry potvrzují zjištění předchozích prací, které naznačovaly přítomnost migračního rozhraní v této oblasti. Tato práce však přináší výrazně detailnější pohled a ukazuje také, že šířka migračního rozhraní je srovnatelná s podobnými pracemi zabývající se malými pěvci. Přestože oblast migračního rozhraní rákosníka obecného ve střední Evropě patří mezi nejlépe zkoumané oblasti tohoto typu, stále chybí informace o jeho poloze ve východní části Evropy. V neposlední řadě je možné výsledky této práce využít ke studiu důsledků parapatrie dvou migračních fenotypů pro hybridizaci, funkce migračního rozhraní jako reprodukční bariéry a zejména pak jeho dopadu na populační dynamiku druhu s možnými implikacemi pro cílenou ochranu.

8 Přehled literatury

- Ambrosini R., Møller A. P., Saino N., 2009: A quantitative measure of migratory connectivity. *Journal of Theoretical Biology*, 257(2): 203-211.
- Bairlein K., 2016: Migratory birds under threat. *Science*, 354: 547-548.
- Baker R., 1978: The Evolutionary Ecology of Animal Migration. *Holmes & Meier*, New York.
- Becker R. A., Wilks A. R. - (Authors of original S code), R version by Brownrigg R., Enhancements by Minka T. P., Deckmyn A., 2022: maps: Draw Geographical Maps. R package version 3.4.1. Dostupné z <<https://CRAN.R-project.org/package=maps>>.
- Bensch S., Andersson T., Åkesson S., 1999: Morphological and molecular variation across a migratory divide in willow warblers, *Phylloscopus trochilus*. *Evolution*, 53(6): 1925-1935.
- Berthold P., 1991: Genetic control of migratory behaviour in birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(8): 254-257.
- Berthold P., 1996: Control of bird migration. *Chapman & Hall*, London.
- Berthold P., 2001: Bird migration: a general survey (2. vydání). *Oxford University Press*, New York.
- Bibby C. J., 2003: Conservation of Migratory Birds. In: Berthold P., Gwinner E., Sonnenschein E. (eds.): Avian Migration. *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg, 407-420.
- Bibby C. J., Green R. E., 1981: Autumn Migration Strategies of Reed and Sedge Warblers. *Ornis Scandinavica*, 12(1): 1-12.
- Bobek M., Hampl R., Peške L., Pojer F., Šimek J., Bureš S., 2008: African Odyssey project – satellite tracking of black storks *Ciconia nigra* breeding at a migratory divide. *Journal of Avian Biology*, 39(5): 500-506.
- Both Ch., Bowhuis S., Lessells C. M., Visser M. E., 2006: Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441(7089): 81-83.

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.

Brlík V., Šilarová E., Škorpilová J., Alonso H., Anton M., Aunins A., Benkő Z., Biver G., Busch M., Chodkiewicz T., Chylarecki P., Coombes D., de Carli E., del Moral J. C., Derouaux A., Escandell V., Eskildsen D. P., Fontaine B., Foppen R. P. B., Gamero A., Gregory R. D., Harris S., Herrando S., Hristov I., Husby M., Ieronymidou Ch., Jiquet F., Kålås J. A., Kamp J., Kmecl P., Kurlavičius P., Lehikoinen A., Lewis L., Lindström Å., Manolopoulos A., Martí D., Massimino D., Moshøj Ch., Nellis R., Noble D., Paquet A., Paquet J.-Y., Portolou D., Ramírez I., Redel C., Reif J., Ridzoň J., Schmid H., Seaman B., Silva L., Soldaat L., Spasov S., Staneva A., Szép T., Florenzano G. T., Teufelbauer N., Trautmann S., van der Meij T., van Strien A., van Turnhout C., Vermeersch G., Vermouzek Z., Vikstrøm T., Voříšek P., Weiserbs A., Klvaňová A., 2021: Long-term and large-scale multispecies dataset tracking population changes of common European breeding birds. *Scientific Data*, 8: 21.

Brlík V., Procházka P., Hansson B., Stricker C. A., Yohannes E., Powell R. L., Wunder L. B., 2022: Animal tracing with sulfur isotopes: Spatial segregation and climate variability in Africa likely contribute to population trends of a migratory songbird. *Journal of Animal Ecology*, 1– 12.

Clegg S. M., Kelly J. F., Kimura M., Smith T. B., 2003: Combining genetic markers and stable isotopes to reveal population connectivity and migration patterns in a Neotropical migrant, Wilson's warbler. *Molecular Ecology*, 12(4):819-830.

Chamberlain C. P., Bensch S., Feng X., Akesson 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, Biological Sciences*, 267(1438): 43-8.

Coiffait L., Redfern Ch., Bevan R. M., Newton J., Wolff K., 2009: The use of intrinsic markers to study bird migration. *Ring and Migration* 24(3):169-174.

Delmore K. E., Fox J. W., Irwin D. E., 2012: Dramatic intraspecific differences in migratory routes, stopover sites and wintering areas, revealed using light-level geolocators. *Proceedings of the Royal Society B*, 279(1747): 4582-4589.

Delmore K. E., Irwin D. E., 2014: Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide. *Ecology Letters*, 17-10.

Delmore K. E., Van Doren B. M., Conway G. J., Curk T., Garrido-Garduño T., Germain R. R., Hasselmann T., Hiemer D., van der Jeugd H. P., Justen H., Ramos J. S. L., Maggini I., Meyer B. S., Phillips R. J., Remisiewicz M., Roberts G. C. M., Sheldon B. C., Vogl W., Liedvogel M., 2020: Individual variability and versatility in an eco-evolutionary model of avian migration. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1938): e33143577.

Demongin L., 2016: Identification Guide to Birds in the Hand. *Laurent Demongin*.

Faaborg J., Holmes R. T., Anders A. D., Bildstein K. L., Dugger K. M., Gauthreaux Jr S. A., Heglund P., Hobson K. A., Jahn A. E., Johnson D. H., Latta S. C., Levey D. J. 2nd, Marra P. P., Merkord Ch. L., Nol E., Rothstein S. I., Sherry T. W., Sillett T. S., Thompson F. R. 3rd, Warnock N., 2010: Conserving migratory land birds in the new world: do we know enough? *Ecological Applications*, 20(2): 398-418.

Gilg O., Yoccoz N. G., 2010: Explaining Bird Migration. *Science*, 327(5963): 276-277.

Guo W., Lambertini C., Li X.-Z., Mayerson L., Brix H., 2013: Invasion of Old World *Phragmites australis* in the New World: precipitation and temperature patterns combined with human influences redesign the invasive niche. *Global Change Biology*, 19(11):3406–3422.

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: 4-18.

Helbig A. J., 1991: Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 9-12.

Helbig A. J., 1992: Population differentiation of migratory directions in birds: comparison between ringing results and orientation behaviour of hand-raised migrants. *Oecologia*, 90(4): 483-488.

- Helbig A. J., 1996: Genetic basis, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in Palaearctic warblers (Aves: *Sylviidae*). *Journal of Experimental Biology*, 199: 49–55.
- Helbig A. J., 2003: Evolution of Bird Migration: A Phylogenetic and Biogeographic Perspective. In Berthold P., Gwinner E., Sonnenschein E. (eds.) *Avian Migration*. *Springer-Verlag*, Berlin, Heidelberg, 3-20.
- Hobson K. A., Noris D. R., 2008: Animal Migration: Context for Using New Techniques and Approaches. In: Hobson K. A., Wassenaar L. I., (eds.) 2008: *Tracking Animal Migration With Stable Isotopes*. *Elsevier*, Saskatoon, 1-20.
- Hobson K. A., Wassenaar L. I. (eds.), 2008: *Tracking Animal Migration With Stable Isotopes*. *Elsevier*, Saskatoon.
- Hobson K. A., Van Wilgenburg S. L. , Wassenaar L. I. , Powell R. L., Still C. J., Craine J. M., 2012: 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.
- IUCN, 2022: The IUCN Red List of Threatened Species. Verze 2022-2. <<https://www.iucnredlist.org>>.
- Jelínek M., 2023: Projekt CES - Metodika [online]. Dostupné z: <<https://krouzkovaniptaku.cz/projekt-ces/>>.
- Kauzal O., 2022: Ondřej Kauzál - Galerie. Dostupné z: <<http://www.ondrejkauzal.org/gallery/index.html>>.
- Kelly J. F., Autodorei V., Sharp Z. D., Finch D. M., 2001: Insights into Wilson's Warbler migration from analyses of hydrogen stable-isotope ratios. *Oecologia* 130: 216–221.
- Kennerley P., Pearson D., 2010: *Reed And Bush Warblers*. *Bloomsbury Publishing*, London.
- Kirby J.S., Stattersfield A.J., Butchart S.H.M., Evans M.I., Grimmett R.F.A., Jones V. R., 2008: Key conservation issues for migratory land- and waterbird species on the world's major flyways. *Bird Conservation International*, 18: 49–73.

- 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.
- Martínez del Rio C., Wolf N., Carleton S. A., Gannes L. Z., 2010: Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, 84: 91–111.
- Marx M., Korner-Nievergelt F., Quillfeldt P., 2016: Analysis of Ring Recoveries of European Turtle Doves *Streptopelia turtur* - Flyways, Migration Timing and Origin Areas of Hunted Birds. *Acta Ornithologica*, 51(1): 55-70.
- Mayr E., 1942: Systematic and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist. *Columbia University Press*, New York.
- Møller A. P., Garamszegi L.Z., Peralta-Sánchez J. M., Soler J. J., 2011: Migratory divides and their consequences for dispersal, population size and parasite–host interactions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(18): 1744-1755.
- Newton I., 2008: The Migration Biology of Birds. *Academia Press*, London.
- O'Sullivan J., Tucker G. M., Newton I., 2008: Key conservation issues for migratory land and waterbird species on the world's major flyways. *Bird Conservation International*, 18: 49–73.
- Procházka P., 2006: Analýza stabilních izotopů - alternativní metoda studia migrace ptáků. *Sylvia*, 42, 3-21.
- Procházka P., Hobson K. A., Karcza Z., Kraj J., 2008: Birds of a feather winter together: migratory connectivity in Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Ornithology*, 149: 141-150.
- Procházka P., Hahn S., Rolland S., van der Jeugd H., Csörgö T., Jiguet F., Mokwa T., Liechti F., Vangeluwe D., Korner-Nievergelt F., 2017: Delineating large-scale migratory connectivity of reed warblers using integrated multistate models. *Diversity and Distributions*, 23: 27-40.
- Procházka P., Brlík V., Yohannes E., Meister B., Auerswald J., Ilieva M., Hahn S., 2018: Across a migratory divide: divergent migration directions and non-breeding

grounds of Eurasian reed warblers revealed by geolocators and stable isotopes. *Journal of Avian Biology*, 49(6): e012516.

R Core Team, 2021: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Reichlin T. S., Schaub M., Menz M. H. M., Mermod M., Portner P., Arlettaz R., Jenni L., 2008: Migration patterns of Hoopoe *Upupa epops* and Wryneck *Jynx torquilla*: an analysis of European ring recoveries. *Journal of Ornithology*, 150: 393–400.

RStudio Team, 2020: RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Ruegg K., 2007: Genetic, Morphological, and Ecological Characterization of a Hybrid Zone that Spans a Migratory Divide. *Evolution* 62(2): 452–466.

Rundel P. W., Ehleringer J. R., Nagy K. A., 1989: Stable Isotopes in Ecological Research. *Springer*, New York.

Rung C. A., Watson J. E. M., Butchart S. H. M., Hanson J. O., Possingham H. P., Fuller R. A., 2015: Protected areas and global conservation of migratory birds. *Science*, 6265(350): 1255-1258.

Scordato E. S., Smith Ch. C. R., Semenov G. A., Liu Y., Wilkins M. R., Liang W., Rubtsov A., Sundev G., Koyama K., Turbek S. P., Wunder M. B., Stricker C. A., Safran R. J., 2020: Migratory divides coincide with reproductive barriers across replicated avian hybrid zones above the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 23(2): 231-241.

Smith R. J., Hatch M. I., Carey M., 2020: Arrival timing and the influence of weather experienced during the nonbreeding and breeding periods on correlates of reproductive success in female field sparrows (*Spizella pusilla*) breeding in northeastern Pennsylvania, USA. *International Journal of Biometeorology*, 64: 1285–1293.

- Sokolovskis K., Lundberg M., Åkesson S., Willemoes M., Zhao T., Caballero-Lopez V., Bensch S., 2023: Migration direction in a songbird explained by two loci. *Nature Communication*, 14: 165.
- Somveille M., Manica A., Butchart S. H. M., Rodrigues A. S. L., 2013: Mapping Global Diversity Patterns for Migratory Birds. *PLOS ONE*, 8(8): e70907.
- Spina F., Baillie S.R., Bairlein F., Fiedler W., Thorup K. (eds.), 2022: The Eurasian African Bird Migration Atlas. Dostupné z: <<https://migrationatlas.org>>.
- Terraube J., Mougeot F., Cornulier T., Verma A., Gavrillov A., Arroyo B., 2011: Broad wintering range and intercontinental migratory divide within a core population of the near-threatened pallid harrier. *Diversity and Distribution*, 18: 401–409.
- UNEP, 1979: The Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals. Bonn.
- UNEP, 1995: African-Eurasian Migratory Waterbird Agreement. Haag.
- van Bemmelen R. S. A., Kolbeinsson Y., Ramos R., Gilg O., Alves J. A., Smith M., Schekkerman H., Lehikoinen A., Petersen I. K., Þórisson B., Sokolov A. A., Välimäki K., van der Meer T., Okill J. D., Bolton M., Moe B., Hanssen S. A., Bollache L., Petersen A., Thorstensen S., González-Solís J., Klaassen R. H. G., Tulp I. 2019: A Migratory Divide Among Red-Necked Phalaropes in the Western Palearctic Reveals Contrasting Migration and Wintering Movement Strategies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 86.
- Viljoen G. J., Luckins A. G., Naletoski I., 2016: Animal Migration Tracking Methods. In Viljoen G. J., Luckins A. G., Naletoski I.: Stable Isotopes to Trace Migratory Birds and to Identify Harmful Diseases. *Springer*, eBook 11-30.
- Wickham H., 2016: ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. *Springer-Verlag* New York.
- Wikelski M., Tarlow E., Raim A., Deihl R. H., Larkin R. P., Visser G. H., 2003: Costs of migration in free-flying songbirds. *Nature*, 423: 704.

Zhang L., Ouyang Z., 2019: Focusing on rapid urbanization areas can control the rapid loss of migratory water bird habitats in China. *Global Ecology and Conservation*, 20: e00801.

Zwarts L., Bijlsma R. G., van der Kamp J., Wymenga E., 2009: Living on the edge. *KNNV Publishing, Zeist*.

9 Přílohy

Příloha 1

Deskriptivní údaje o počtu vzorků, poměru pohlaví a hodnotách $\delta^{34}\text{S}$ naměřených na jednotlivých lokalitách. Lokality jsou seřazeny sestupně od severozápadu po jihovýchod.

Lokalita	Poměr pohlaví	Průměr $\delta^{34}\text{S}$	Medián $\delta^{34}\text{S}$	Směrodatná odchylka	Počet vzorků	Západní fenotyp	Východní fenotyp
Strašov	1,9	11,6	11,16	2,33	29	27	2
Opatov	2,33	10,8	10,32	2,17	30	26	4
Tovačov	2,38	9,1	9,05	1,65	27	23	4
Mutěnice	1,1	9,4	10,17	2,11	21	19	2
Prievally	2,11	7,95	7,44	3,26	28	15	13
Trnava	1,73	8,2	7,8	2,9	30	19	11
Topolníky	2,75	7,9	8,12	1,56	30	17	13
Naszály	1,73	8,1	7,28	3,07	30	18	12
Csor	1,73	7,95	7,56	3,7	30	17	13
Kolon	1,27	7,3	6,83	2,72	25	8	17

Příloha 2

Hodnoty poměrů stabilních izotopů $\delta^{34}\text{S}$ na jednotlivých lokalitách seřazených od severozápadu po jihovýchod napříč migračním rozhraním.

