

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE

Migrační chování evropských populací kulíka říčního
(*Charadrius dubius*)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

VEDOUCÍ PRÁCE: Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

BAKALANT: Šimon Kronus

2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Šimon Kronus

Environmentální vědy
Aplikovaná ekologie

Název práce

Migrační chování evropských populací kulíka říčního (*Charadrius dubius*)

Název anglicky

Migratory movements of European populations of Little Ringed Plover (*Charadrius dubius*)

Cíle práce

- 1) Shrnout dostupnou literaturu zabývající flexibilitou migračních tras ptáků a zejména vznikem a udržováním migračních rozhraní.
- 2) Deskripce migrace modelového druhu kulíka říčního (*Charadrius dubius*) na základě databáze zpětných hlášení vedených evropskou kroužkovací centrálou EURING.

Metodika

- 1) Proběhne důkladné shromažďování dostupných literárních zdrojů, zejména pomocí webu Google Scholar.
- 2) S využitím vhodných metod a softwarového prostředí R proběhne analýza již dostupných dat, získaných na základě kroužkování modelového druhu napříč Evropou.

Doporučený rozsah práce

20 stran

Klíčová slova

kulík říční, bahňáci, migrační rozhraní

Doporučené zdroje informací

COX, G W. *Bird migration and global change*. Washington, Wash.: Island Press, 2010. ISBN 978-1-59726-688-8.

Sandercock, Brett K., et al. "A Migratory Divide Among Red-Necked Phalaropes in the Western Palearctic Reveals Contrasting Migration and Wintering Movement Strategies."

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Martin Sládeček

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 29. 4. 2019

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 29. 4. 2019

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 29. 06. 2020

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Migrační chování evropských populací kulíka říčního (*Charadrius dubius*)“ 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 bakalářskou 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 bakalářské/závěrečné 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 Praze 29.06.2020

.....

Podpis autora práce

PODĚKOVÁNÍ

Chtěl bych poděkovat svému vedoucímu práce Martinu Sládečkovi za cenné rady a pomoc při psaní této práce, a také Vojtěchu Brlíkovi za poskytnutá data, která jsem v této práci zpracovával.

Abstrakt

Hlavním cílem této práce je popsat migrační chování evropských populací kulíka říčního (*Charadrius dubius*), vytvořit statistický model predikující směr jeho migrace na základě místa hnízdění a geograficky vymezit migrační rozhraní mezi dvěma evropskými subpopulacemi. Využil jsem data z kroužkovací databáze EURING z let 1930-2017, z nichž jsem vybral záznamy, kdy byl jedinec kroužkován na hnízdišti a poté zvu odchycen na zimovišti nebo cestou na něj. Pro vyhodnocení těchto vektorů jsem použil Bayesovský model, který predikuje směr migrace na základě zeměpisných souřadnic hnízdiště. Tento model ukázal že populace kulíků obývajících severní Skandinávii a Pobaltí preferuje migraci jihovýchodním směrem na zimoviště v Indii, zatímco populace ze zbytku Evropy zimuje na pobřeží Středozemního moře a v subsaharské Africe. Migrační rozhraní mezi oběma subpopulacemi prochází od jižního Dánska po střední Švédsko a od Litvy po jižní Finsko. Jeho další průběh ve východní Evropě je stávajících dat nemožné zjistit. Jediným faktorem se signifikantním vlivem na směr migrace je zeměpisná šířka (severněji hnízdící ptáci migrují východněji), vliv zeměpisné délky a kombinace obou faktorů jsou zanedbatelné. Prokázal jsem tím existenci širokého migračního rozhraní, které může být dalším výzkumem lépe prozkoumáno.

Klíčová slova: bahňáci, migrační rozhraní, kroužkování

Abstract

Main goal of this work was to describe the migratory movements of European populations of Little Ringed Plover (*Charadrius dubius*), to build a model which predicts the direction of migration and describe the migratory divide between the two European populations of this bird. I used data from the EURING database between years 1930 and 2017. I selected only the retraps, which one was in breeding site and the second on wintering site or during migration. These vectors of directions were analysed by fitting Bayesian circular General Linear Model, which predicated the direction of migration based on geographical coordinates of breeding site. According to this model, the populations from northern Scandinavia and Finland migrate to the south-east, to Indian wintering site. Other European populations migrate south to sub-Saharan Africa. Migratory divide lies between southern Denmark to middle Sweden and between Lithuania and southern Finland. In Eastern Europe there are no data from migratory Little Ringed Plover, so the divide cannot be described there. The only factor with significant influence on the direction of migration is latitude (northerly breeding birds migrate more to the east), the longitude or the combination of these factors are unimportant. In this thesis I proved the existence of this wide migratory divide in Europe, which could be more detailed described by further research.

Key words: waders, migratory divide, ringing

Obsah

1. Úvod	Error! Bookmark not defined.
2. Cíle práce.....	Error! Bookmark not defined.
3. Literární rešerše	Error! Bookmark not defined.
3.1 Vznik migračních cest.....	Error! Bookmark not defined.
3.2 Flexibilita migračního chování	Error! Bookmark not defined.
3.3 Migrační rozhraní.....	Error! Bookmark not defined.
3.3.1 Migrační bariéry	Error! Bookmark not defined.
3.3.2 Výběrové párování.....	Error! Bookmark not defined.
3.3.3 Selektce proti hybridům	Error! Bookmark not defined.
3.4 Migrace kulíka říčního (<i>Charadrius dubius</i>)	Error! Bookmark not defined.
4. Metodika	Error! Bookmark not defined.
5. Výsledky	Error! Bookmark not defined.
6. Diskuse	Error! Bookmark not defined.
7. Závěr.....	Error! Bookmark not defined.
8. Seznam literatury	Error! Bookmark not defined.

1. Úvod

Kulík říční (*Charadrius dubius*) patří, podobně jako většina ostatních druhů z řádu bahňáků (*Charadriiformes*), mezi dálkové migranty (Hudec a Šťastný 2005; Gill et al. 2005; Piersma et al. 2008; Hedenström et al. 2013). Ačkoli jeho zimoviště jsou známa, tak migrační trasy evropských populací tohoto druhu jsou zatím slabě prozkoumané. Vzhledem k rozsáhlému areálu hnízdišť i zimovišť lze očekávat u některých populací preferování určitého směru migrace, což ostatně naznačují starší výzkumy (Cepák et al. 2008; Hedenström et al. 2013). Tento jev (tzv. migrační rozhraní) byl již podrobně popsán u řady jiných druhů ptáků, stejně jako mechanismy jeho vzniku (Helbig 1991; Alerstam 2001; Delmore a Irwin 2014; Literák et al. 2017), avšak podrobnější analýza směrů migrace u kulíka říčního zatím nebyla provedena.

Dosavadní poznatky o migračním chování kulíků se zatím opíraly převážně o izolované záznamy okroužkovaných jedinců odchycených na svých zimovištích (Cepák et al. 2008). V této práci jsem pracoval se všemi dostupnými záznamy o zpětných odchycích okroužkovaných kulíků říčních z celé Evropy.

2. Cíle práce

Cílem této práce bylo provést podrobnou analýzu dostupných kroužkovacích dat ze zpětných odchyťů kulíka říčního z databáze EURING, a z nich vytvořit statistický model predikující směr migrace kulíků vůči místu jejich hnízdiště. Zvláštní důraz jsem kladl na prokázání existence migračního rozhraní (situace, kdy dvě sousedící populace migrují odlišným směrem na dvě různá zimoviště), případně jeho geografické vymezení a závislost na zeměpisné šířce a délce. Výsledky budu konfrontovat se závěry jiných autorů týkajících se migračního rozhraní u kulíka říčního i jiných druhů evropských ptáků.

3. Literární rešerše

Migrace je široce rozšířeným jevem u prakticky všech skupin živočichů. Lze ji definovat jako pravidelné a předvídatelné stěhování mezi dvěma (či více) oblastmi (Berthold 2001). Vznik migračního chování je reakcí na měnící se podmínky okolního prostředí, ať už se jedná o teplotu, světlo, dostupnost potravy, vody a živin nebo o zvýšenou konkurenci. Migrace proto má pro organismy řadu výhod: umožňuje jim využívat širší spektrum zdrojů a zároveň snižuje vnitro- i mezidruhovou konkurenci i tlak ze strany predátorů a parazitů (Alerstam a Hogstedt 1982). Přírodní výběr by tedy měl upřednostňovat takové jedince, kteří dokáží nejlépe vyžít omezené zdroje energie. Optimalizace energetických výdajů se zdá být klíčovým faktorem nejen pro vysvětlení rozmanitých forem migrace ptáků, ale i pro celkové rozložení diverzity ptačích druhů na Zemi, neboť jich přibližně 15 % náleží mezi sezónní migranty (Evans et al. 2005; Somveille et al. 2018).

Migrace ptáků je výrazně ovlivněna sezónními cykly a zpravidla se odbývá na větší vzdálenosti (v řádu kilometrů až tisíců kilometrů). V našich zeměpisných šířkách ovšem převažuje migrace dálková, kdy ptáci ze svých hnízdišť táhnou na zimu do míst s příhodnějšími podmínkami k životu (Berthold 2001).

Dnes je již známo, že migrační chování nejsilněji ovlivňuje genetická výbava jedinců, a jen některé fenomény (například schopnost jedinců zimovat každý rok ve stejné oblasti) mohou být způsobeny přejímáním zkušeností od starších jedinců (viz kap. 2.2). Toto přejímání se ale může uplatnit jen u dlouhověkých druhů (zpravidla migrujících v hejnech), u nichž může docházet k mezigeneračnímu přenosu těchto informací (Perdeck 1958; Berthold 1999).

3.1 Vznik migračních cest

Na severní polokouli se tahové cesty ve své současné podobě vyvinuly až po ústupu pevninského ledovce na konci pleistocénu před asi 12 000 lety. Mnohé druhy toto klimaticky nepříznivé období doby ledové přečkaly v refugiiích v jižní Evropě (Iberský, Apeninský a Balkánský poloostrov), odkud poté vyrazily ke kolonizaci severnějších oblastí, kde vznikaly příznivější podmínky k životu (Taberlet et al. 1998; Hewitt 2000). V současné době v Evropě migruje na větší vzdálenosti přes 185 druhů

ptáků, přičemž většina z nich zimuje v teplejších oblastech Evropy (Středomoří, západní Evropa) a v Africe (Rappole a Jones 2002). Jen několik evropských druhů využívá zimoviště v Indii, například hýl rudý (*Carpodacus erythrinus*) nebo lejsek malý (*Ficedula parva*). Oba tyto druhy se postupně šíří ze Sibiře a východní Evropy na západ, přesto zůstávají věrné svým původním zimovištím na Indickém subkontinentu, na jejich tahových trasách se tak odráží jejich východní (sibiřský) původ (Pavlova et al. 2005; Mitrus et al. 2005). Mnohé druhy svými tahovými cestami kopírují směr šíření ze svých čtvrtohorních refugií. Jedním z nejvýraznějších příkladů tohoto chování je tahová cesta bělořita obecného (*Oenanthe oenanthe*), který ze své domoviny na Blízkém východě expandoval až na Aljašku a do Kanady. Tyto populace přesto zůstaly věrné svým původním zimovištím v subsaharské Africe a nevyžívají tak bližší vhodná zimoviště v Americe nebo jižní Asii (Böhning-Gaese et al. 1998).

Mezi ptáky vznikly různé formy migrace mnohokrát nezávisle na sobě napříč téměř všemi taxonomickými skupinami od řádů po jednotlivé druhy (Sutherland 1998). Například v rámci budníčků rodu *Phylloscopus* se vyskytuje široké spektrum migračních strategií u blízce příbuzných druhů. Druhy táhnoucí mnoho tisíc kilometrů mezi hnízdištěm (zpravidla Evropa nebo Sibiř) a zimovištěm (subsaharská Afrika nebo jižní Asie) jsou tak příbuznější s druhy stálými, obývajícími nižší zeměpisné šířky, než s ostatními dálkovými migranty téhož rodu, hnízdícími ve stejném regionu (Helbig 2003).

3.2 Flexibilita migračního chování

Zásadní roli v řízení migračního chování hrají genetické predispozice. Zvláště výrazné je to u drobných pěvců, u kterých je očekávaná délka života menší než 2 roky, a tudíž na zimoviště a zpět poletí jen jednou (Berthold 1991; Helbig 1996). U takových druhů je jejich genetická výbava jediným faktorem určujícím jejich migrační chování. Ptáci musí být schopni se připravit na cestu dříve, než se lokální podmínky stanou příliš nepříznivé. Geneticky podmíněné (skrze produkci hormonu prolaktinu) jsou už přípravy na migraci: hyperfagie (zvýšený příjem potravy) a vytváření tukových rezerv. Spouštěčem tohoto chování je zpravidla zkracující se délka dne, která signalizuje zhoršující se klimatické podmínky a nedostatek potravy (Sharp 2005). Geny dále určují, kdy se mají ptáci vydat na zimoviště, jakým směrem a jakou rychlostí mají letět

a kde cestu ukončit. Tento mechanismus umožňuje většině jedinců v populaci dorazit na obvyklé zimoviště (Berthold 1991). Genetické nastavení dokonce umožňuje v určitou chvíli změnit směr migrace, typicky u pěvců migrujících přes Balkánský poloostrov a Blízký Východ (tzn. jihozápadním směrem) se postupně směr letu stáčí přímo na jih, do jejich zimovišť v západní Africe (Helbig et al. 1989). Na konci cesty ptáci citlivěji reagují na prostředí (potravní nabídka, struktura biotopů), proto mohou v případě nalezení vhodných podmínek zimovat i na bližších (nebo vzdálenějších) zimovištích (Terrill 1990).

I v rámci jednotlivých druhů existuje dostatečná genetická variabilita k tomu, aby populace dříve stálé začaly migrovat, a naopak (Pulido 2007). Například u pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) se migrace vyvinula několikrát u různých populací téhož druhu jako reakce na postupnou kolonizaci Evropy po ústupu ledovce. Původně stálé nebo částečně tažné populace ze Středomoří se během expanze na sever staly obligátně tažné a svou tahovou trasou kopírují směr původní expanze. Východoevropské populace tak táhnou přes Balkán a Blízký východ do východní Afriky, zatímco západoevropské zimují již ve Španělsku nebo pokračují dále na jih do Afriky. Zhruba od 60. let 20. století se začal zvětšovat počet jedinců táhnoucích západním směrem a zimujících na Britských ostrovech. Tito jedinci pochází z jižního Německa a přilehlých oblastí a dnes již tvoří značnou část místní populace (7-11 %) se stabilizovanou tahovou trasou (Berthold et al. 1992; Pérez-Tris et al. 2006; Rolshausen et al. 2009). Ještě lépe je zdokumentován vznik migrace u původně stálého zvonohlíka zahradního (*Serinus serinus*). Tento druh, původně obývajících okolí Středozezemního moře, začal se na konci 19. století šířit na sever a postupně expandoval až na Skandinávský poloostrov a do Finska. Zde ovšem nebyli ptáci schopni přežít zimu, a proto museli začít migrovat do oblastí svého původního výskytu. Ačkoli se mnoho jedinců pokoušelo zimovat i v severnějších oblastech, jejich počty se každoročně snižovaly. Dnes je zvonohlík ve střední a severní Evropě druhem částečně tažným, ačkoli se vzhledem k současnému oteplování klimatu počty jedinců zimujících ve střední Evropě zvyšují (Berthold 1999). Migrace tudíž podléhá relativně rychlým evolučním změnám, které mohou být geneticky zafixovány již během několika generací (Salewski a Bruderer 2007).

U druhů déle žijících (a zejména u těch, kteří migrují v hejnech) se kromě genů na jejich migrační strategii významně podílí i učení se od starších jedinců, kteří již cestu na zimoviště absolvovali (Perdeck 1958; Mouritsen 2003). Při experimentu s přemístěním špačků obecných (*Sturnus vulgaris*) byli v Nizozemsku během podzimního tahu odchyceni ptáci původem z rozsáhlé oblasti (od Švédska přes Dánsko, severní Polsko až po Pobaltí a jižní Finsko). Tohoroční mláďata (bez přítomnosti dospělců) pokračovala původním jihozápadním směrem a zimovali v jihozápadní Francii a ve Španělsku. Dospělci, vypuštění na jiném místě, se ovšem vydali na severozápad a dorazili tak na svá původní zimoviště na severu Francie a Britských ostrovech, kde zimovali v předchozích letech (Perdeck 1958). Po absolvování prvního migračního cyklu již role genů slábne, ptáci se mohou rozhodovat na základě aktuálních okolností a nikoli striktně podle svého vnitřního harmonogramu. Také se již dokáží lépe orientovat v prostoru, a tudíž přesně nalézt cestu mezi hnízdišti a zimovišti, stejně jako osvědčené tahové zastávky (Åkesson a Hedenström 2007).

Ačkoli oba tyto způsoby přenosu informací mezi generacemi probíhají odlišnými mechanismy, ke změnách v nich může docházet s podobnou rychlostí (van Noordwijk et al. 2006).

3.3 Migrační rozhraní

Migrační rozhraní vzniká na místě styku dvou populací, které využívají různé tahové cesty a různá zimoviště. Vzniká tak hybridní zóna, kde se jedinci obou populací mohou setkávat, párovat se a produkovat potomstvo (Barton a Hewitt 1989; Bearhop et al. 2005). Rozdílné tahové cesty způsobují změny v chování, zejména v načasování příletu na hnízdiště i fenotypu (viz předchozí kapitola), která vedu k tomu, že se přednostně párují jedinci ze „svých“ populací (tzv. výběrové párování), čímž se vytváří bariéra, která může vést k další speciaci (Bensch 1999; Bearhop et al. 2005).

Před asi 12 000 lety začal ustupovat pevninský ledovec, který do té doby zabíral severní část evropského kontinentu až po Britské ostrovy, střední Německo, Polsko a Pobaltí. Většina druhů, které tehdy Evropu obývaly, přežívala v refugiích nacházejících se na Pyrenejském, Apeninském a Balkánském poloostrově (Hewitt 2004). V jednotlivých refugiích se druhy vyvíjely do značné míry nezávisle, jelikož je

dělily obtížně překonatelné geografické bariéry: Středozemní moře a vysoká pohoří a nehostinná chladná step na předpolí ledovce (Taberlet et al. 1998; Hewitt 2000). Jak se klima postupně oteplevalo, některé druhy začaly z refugií expandovat na sever. Zde se mohly po několika tisících letech tyto izolované populace opět setkat, a tudíž se jedinci z těchto populací mohli křížit a produkovat potomstvo. Takovýchto hybridních zón se v Evropě nachází mnoho. Jedna z nejvýznamnějších prochází Alpami, které tvoří velmi těžko překonatelnou bariéru, která mnoha druhům nedovolila po roztátí ledovce osídlit zbytek Evropy (Hewitt 2001). Předpokládá se proto, že daleko větší roli v expanzi na sever hrála refugia na Pyrenejském a Balkánském poloostrově (ačkoli i tam tvoří vysoká pohoří významnou bariéru).

Druhy, šířící se od jihu do nových oblastí, se po nějakém čase musely setkat. Tak vznikly další důležité hybridní zóny: první prochází poledníkovým směrem střední Evropou (v závislosti na jednotlivých druzích od Francie po Českou republiku), druhá rovnoběžníkovým směrem napříč Skandinávským poloostrovem (Taberlet et al. 1998; Bensch et al. 2002; Hewitt 2004). Kromě výše zmíněných zón se v Evropě nachází ještě množství dalších, méně významných (zpravidla jen pro několik málo druhů). Nutno zdůraznit, že takovéto hybridní zóny jsou kromě ptáků dobře zdokumentovány i u jiných skupin organismů, zejména u obratlovců a vyšších rostlin (Taberlet et al. 1998; Hewitt 2004). U migrujících druhů ptáků nabývá tento jev na důležitosti, protože značná část ptáků při cestě na zimoviště kopíruje směr svého šíření v holocénu, a proto na místech hybridních zón může vznikat migrační rozhraní (Irwin a Irwin 2005; Rugg 2008).

Pokud mají rozdílné migrační strategie hrát důležitou roli při vzniku reprodukční bariéry, musí být splněno následujících 5 podmínek (Irwin a Irwin 2005):

1. Genetická výbava musí mít vliv na migraci.
2. Selektce musí probíhat směrem k optimalizaci tahových tras (s ohledem na vzdálenost, dostupnost vhodných míst k doplnění energie, tlak ze strany predátorů nebo převažující směr větrů) a zároveň se na některých nachází významná bariéra, kterou je obtížné překonat (pouště, moře, vysoké hory).

3. Pokud se zkříží ptáci využívající různé tahové cesty, potomstvo si bude instinktivně vybírat střední cestu.
4. Takoví kříženci budou evolučně znevýhodněni, neboť jimi preferovaná střední cesta je povede přes obtížně překonatelné bariéry.
5. Takto působící postzygotická selekce se posléze rozšíří i na bariéru prezygotickou (tvoří se přednostně páry, kde oba ptáci využívají stejnou tahovou cestu, tzv. výběrové párování).

O vlivu genetické výbavy na migraci již byla řeč. V následujících kapitolách představím ostatní fenomény: vliv bariéry na migrační trase, výběrové párování a selekci proti hybridům.

3.3.1 Migrační bariéry

Jedním ze zásadních problémů, jakým ptáci na svých cestách čelí, je, že hnízdiště a zimoviště jsou obvykle odděleny rozsáhlými oblastmi s nepříznivými podmínkami. Ačkoli by většina jedinců byla schopna je překonat, často volí cestu okolo takových míst. Musí tak sice uletět větší vzdálenost, ale zkracují tím pobyt v extrémně nepříznivém prostředí (Alerstam 2001). Pro evropské ptáky takovými překážkami jsou zejména Středozevní moře a Sahara, v menší míře pak vysoká pohoří, například Alpy (Helbig 1996). Některé druhy mají více než jednu optimální cestu okolo geografických bariér, což má za důsledek vznik migračního rozhraní i reprodukční bariéry.

Tato situace je dobře popsána například u pěnice černošedé nebo budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*), kde některé populace (původem z pyrenejského refugia) táhnou na své zimoviště v subsaharské Africe přes západní Evropu podél pobřeží Atlantiku, a ostatní (z balkánského refugia) přes Balkánský poloostrov a Blízký Východ (Hedenström a Pettersson 1987; Helbig 1991). Další příklady můžeme nalézt i mimo Evropu. U drozda malého (*Catharus ustulatus*), který má migrační rozhraní ve Skalistých horách, se rozlišují dva poddruhy: pobřežní a vnitrozemský. Ptáci patřící k pobřežnímu poddruhu hnízdí na západě areálu tohoto druhu, táhne podél pobřeží Tichého oceánu a zimují ve Střední Americe. Vnitrozemští ptáci naopak hnízdí ve východní části areálu, jejich podzimní tah probíhá nejprve východním směrem, poté

se stáčí k jihu a překonávají Mexický záliv, aby zimovali v Kolumbii a Venezuele. Na jaře táhnou na sever kratší cestou, podél pobřeží Atlantiku. U tohoto druhu navíc existuje silný tlak proti hybridům obou poddruhů (viz následující kapitola) (Delmore et al. 2012). Také ptáci hnízdící na Sibiři a v Arktidě se na své cestě na svá zimoviště v jižní Asii musí vypořádat s množstvím přírodních překážek: pouští Gobi, Tibetskou náhorní plošinou i Himálají (Irwin a Irwin 2005).

Pro arktické druhy může být takovou bariérou i Atlantský oceán, kdy část populace (například z evropské části Arktidy) zimuje ve Starém světě a část v Americe. U populací lyskonoha úzkozobého je navíc rozdíl i v letové strategii: ptáci z Islandu a Britských ostrovů zimující ve Střední a Jižní Americe mají na své trase rovnoměrněji rozložené zastávky na krmení, na zimovišti se přesouvají jen na kratší vzdálenosti a na jaře se rychleji vracejí na hnízdiště. Naopak populace ze Skandinávie a severního Ruska (zimující na Blízkém Východě a v západní Africe) zpravidla udělají na své cestě jen jednu zastávku (pobřeží Černého a Kaspického moře) a na zimovišti se častěji přesunují i na větší vzdálenosti (v závislosti na množství dostupné potravy). Západní populace migrující na větší vzdálenost mají také signifikantně delší a užší křídla (van Bemmelen et al. 2019).

3.3.2 Výběrové párování

K výběrovému párování dochází v situaci, kdy se na určitém území vyskytují dvě subpopulace téhož druhu, ale přednostně se párují ptáci ze stejné subpopulace (Bearhop et al. 2005). Za jeho vznikem stojí rozdíly v morfologii i fenologii obou subpopulací, neboť ptáci mají tendenci vybírat si partnera, který je jim co nejpodobnější (Orr a Smith 1998).

S migračními návyky je totiž obvykle spojena fenotypová variabilita, zejména kvůli vzdálenostem, kterou musí ptáci uletět (Pulido a Berthold 2003). Příkladem mohou být střeoevropské populace pěnice černočelá z jižního Německa a Rakouska, u nich část jedinců táhne do Británie a zbytek na Iberský poloostrov. Ptáci migrující na Britské ostrovy mají kratší a kulatější křídla (absolvují kratší cestu) a slabší zobák (v Británii se živí především semeny na krmítkách, ve Španělsku především dužnatými plody) (Rolshausen et al. 2009). V některých případech ovšem nelze určit, zda je daný

znak důsledkem migrační strategie, nebo jiných faktorů, například prostředí, kondice nebo potravy (Pulido a Berthold 2003).

Jedním z nejčastějších projevů fenologické plasticity v rámci jednoho druhu je rozdílná doba příletu na hnízdiště. Tento jev je dobře zdokumentován na výše popsaném příkladu pěnice černohlavé. Jedinci zimující na Britských ostrovech se díky odlišné fotoperiodě a kratší trase vrací na hnízdiště asi o 10 dní dříve než jedinci zimující na Iberském poloostrově a v Africe. Samci mohou zabrat lepší teritoria a dříve přilétající samice si budou vybírat pravděpodobně tyto samce než ty přilétající později (Bearhop et al. 2005).

Výběrové párování ovšem zatím nebylo prokázáno u všech druhů s migračním rozhraním. Například u budníčka většího, ač se jedná o druh s dobře prozkoumaným migračním rozhraním, se existenci výběrového párování zatím nepodařilo prokázat (Chamberlain et al. 2002; Liedvogel et al. 2014).

3.3.3 Selektce proti hybridům

Dalším faktorem, udržujícím migrační rozhraní, je selektce proti hybridům. Lze ji charakterizovat jako znevýhodňování jedinců, jejichž rodiče pocházejí z odlišných subpopulací oproti jedincům, jejichž rodiče pocházejí ze stejných subpopulací (Orr a Smith 1998). Jelikož u mnoha druhů ptáků má genetická výbava zásadní vliv na migrační chování, budou kříženci obou subpopulací volit směr letu, který je kombinací migračních tras jejich rodičů (Helbig 1996; Berthold 1999). Pro druhy, u kterých je krom genetické výbavy důležité i učení se od starších jedinců, toto schéma nemusí platit (viz dále) (Literák et al. 2017).

Selektce proti hybridům byla nejprve ověřována experimentálně, při pokusu s křížením pěnic černohlavých z východní (táhnoucí jihovýchodním směrem) a západní (táhnoucí jihozápadním směrem) subpopulace držných v zajetí. Jejich potomci poté skutečně měli tendenci letět přímo na jih. V přírodě by tudíž nejprve museli překonat Alpy, poté Středozevní moře a nakonec Saharu, což by pro ně jistě znamenalo zvýšenou mortalitu (Helbig 1991). V přírodě bylo takovéto znevýhodňování hybridů prokázáno u drozda malého (viz výše) za pomoci radiolokátorů a analýz DNA. Kříženci mezi jednotlivými lety měnily trasu, často

migrovali náročnějším prostředím pouštního vnitrozemí USA a Mexika a zimovali na území mezi původními zimovišti obou subpopulací (Delmore a Irwin 2014).

U druhů táhnoucích v hejnech, kde více než genetické predispozice hraje roli učení se od starších a zkušenějších jedinců, je selekce proti hybridům málo významná. Daleko důležitější je k jaké skupině se během migrace připojí, protože to bude určovat směr jejich tahu i v příštích letech (Perdeck 1958; Literák et al. 2017).

3.4 Migrace kulíka říčního (*Charadrius dubius*)

Kulík říční (*Charadrius dubius*), hnízdící v rozsáhlých oblastech Palearktu (vyjma severské tundry a Irska), Přední i Zadní Indie až po novou Guineu, náleží mezi druhy geograficky málo proměnlivé. Celou Palearktickou oblast obývá jediný poddruh, a to kulík říční eurosibiřský (*Charadrius dubius curonicus*) (Carter a Rogers 1998; Hudec a Šťastný 2005). Evropské populace (s výjimkou středomořských) jsou tažné. Menší část ptáků zimuje již ve Středomoří, ale hlavní zimoviště leží v Africe na sever od rovníku (Hudec a Šťastný 2005; Cepák et al. 2008). Někteří ptáci ze Skandinávského poloostrova zimují na Indickém subkontinentu (Olsson 1975 in Hederström et al. 2013). Výsledky sledování migrujících ptáků nesoucích geolokátory naznačují, že kulíci táhnou širokou frontou (a nikoli úzkými koridory) a ač se jedná o ptáky hnízdící ve stejné oblasti, jejich zimoviště se nachází na rozlehlém území od subsaharské Afriky (Čadské jezero) přes vnitrozemí Sahary a pobřeží Egyptu až po Indii (Hederström et al. 2013). Někteří autoři se domnívají, že u evropských populací kulíka říčního existuje migrační rozhraní, procházející Švédskem a Norskem. Východní populace by podle této hypotézy měly táhnout zejména přes Balkánský poloostrov a zimovat zejména v subsaharské Africe, oproti tomu západní populace by měly táhnout přes Francii a zimovat v západní Africe (Cepák et al. 2008; Hederström et al. 2013).

4 Metodika

K analýze migračního chování evropských populací kulíka říčního, zejména potvrzení existence migračního rozhraní, jsem použil data z databáze EURING, ve které jsou shromážděny údaje o okroužkovaných ptácích z evropských zemí, včetně zpětných hlášení i z mimoevropských území (tudíž vždy minimálně jeden záznam pochází z území Evropy). Tato databáze není veřejně přístupná, data k tvorbě této práci mi zapůjčil Vojtěch Brlík. V praktické části této práce jsem zpracovával zpětná hlášení (tzv. retrapy) okroužkovaných kulíků říčních z let 1930-2017. Veškeré analýzy, tvorba grafů a map probíhaly v programovacím prostředí R. Celkem jsem měl k dispozici 8565 záznamů o 3 670 jedincích (část jedinců byla zaznamenána více než jednou).

Každý jednotlivý záznam obsahuje řadu parametrů. Kromě základních údajů (kombinace kroužku, datum, zeměpisné souřadnice místa odchyty, čas, metoda odchyty) jsou zaznamenány i biometrické údaje (stáří, pohlaví, šat, hmotnost, délka zobáku, křídla, tarsu). Na úvod jsem provedl obecnou charakteristiku dat: rozdělení jedinců podle věku, pohlaví a místa odchyty (podle příslušné kroužkovací stanice, kterých může být i více v rámci jednoho státu).

V další části pracuji zejména s geografickými souřadnicemi odchyťů, díky jejichž přesné poloze je možné spočítat vzdálenost mezi místem okroužkování a opětovných odečtem kroužku. Z takto získaných vektorů jsem následně vybral ty, pro které platí, že vzdálenost mezi dvěma odchyty je větší než 500 km. To je nutné vzhledem k tomu, že potřebuji oddělit migrační data od těch disperzních (kdy pohyb jedince, zejména v hnízdním období, nemá vliv na budoucí směr migrace).

Z těchto údajů jsem dále vybral ty, u nichž alespoň jeden odchyt pochází z období od dubna do července, ať už se jednalo o mláďata kroužkovaná na hnízdišti, nebo dospělé jedince (u nichž předpokládám, že se zdržovali na hnízdišti nebo byli chyceni cestou na ně). U těchto jedinců jsem zároveň předpokládal, že se každý rok vrací hnízdit do stejné oblasti, tzn. že je u nich vysoká míra fidelity (Vojtěch Brlík, 2020, ústní sdělení). Pokud měl jeden jedinec více záznamů (například jeden odchyt na zimovišti a více na hnízdišti), vybral jsem jen jednu relevantní kombinaci odchytů

zimoviště-hnízdiště, a to takovou, pro kterou byla vzdálenost zimoviště-hnízdiště nejdelší.

Při analýze závislosti geografické polohy hnízdiště a směru migrace jsem pracoval se třemi proměnnými: zeměpisnou šířkou (latitudou), zeměpisnou délkou (longitudou) a vektorem směru migrace. Směr migrace je proměnná cirkulární, závislá na dvou lineárních proměnných: latitudě a longitudě. Latituda i longituda jsou ve vztahu ke směru migrace vysvětlující proměnné. Porovnával jsem nejen vliv samotné longitudy či latitudy (v případě, kdy by migrační rozhraní procházelo poledníkovým či rovnoběžkovým směrem), ale i jejich vzájemnou interakci (v případě, kdy by rozhraní procházelo jiným než výše popsáním směrem).

Pokud byl jedinec odchycen jako mládě na hnízdišti, jeho další odchyt (pokud byl nad 500 km) jsem již považoval za relevantní vzhledem ke směru migrace (ať už se jednalo o odchyt během tahu nebo přímo na zimovišti). Pokud byl jedinec okroužkován na zimovišti a poté odchycen na hnízdišti, vektor směru migrace by směřoval opačným směrem. Za místo hnízdění jsem v takovém případě vždy považoval záznam ležící severněji. K takovýmto vektorům jsem vždy přidal hodnotu 180°, aby vektor odpovídal reálnému směru migrace (z hnízdiště na zimoviště). Po vydělení 360° jsem v další části použil zbytek z tohoto dělení. Takto upravené vektory jsem následně převedl na radiány.

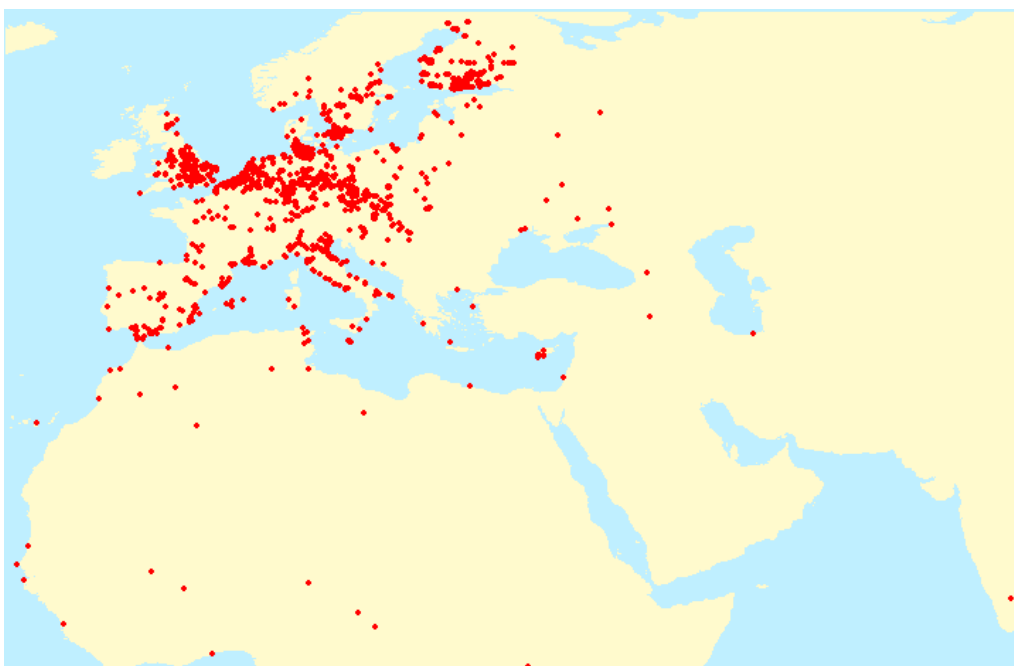
K vyhodnocení dat jsem použil Bayesovský model (Fitting Bayesian circular General Linear Model), předpokládající von Misesovo rozdělení, které odpovídá normálnímu (Gaussovu) rozdělení pro cirkulární data (Nuñez-Antonio et al. 2011). Regresní rovnice se v tomto případě zapisuje ve tvaru:

$$Y = \textit{intercept} + 2 * \textit{atan}(\beta * X)$$

kdy *intercept* označuje celkovou střední hodnotu přes všechny hodnoty, $2 * \textit{atan}$ vyjadřuje zpětnou transformaci odhadů z modelu, β je vektor odhadnutých koeficientů a X vektor vysvětlujících hodnot. Tím vznikne pro každé místo na mapě odhad předpokládaného směru migrace, který mohu porovnat s reálně naměřenými hodnotami.

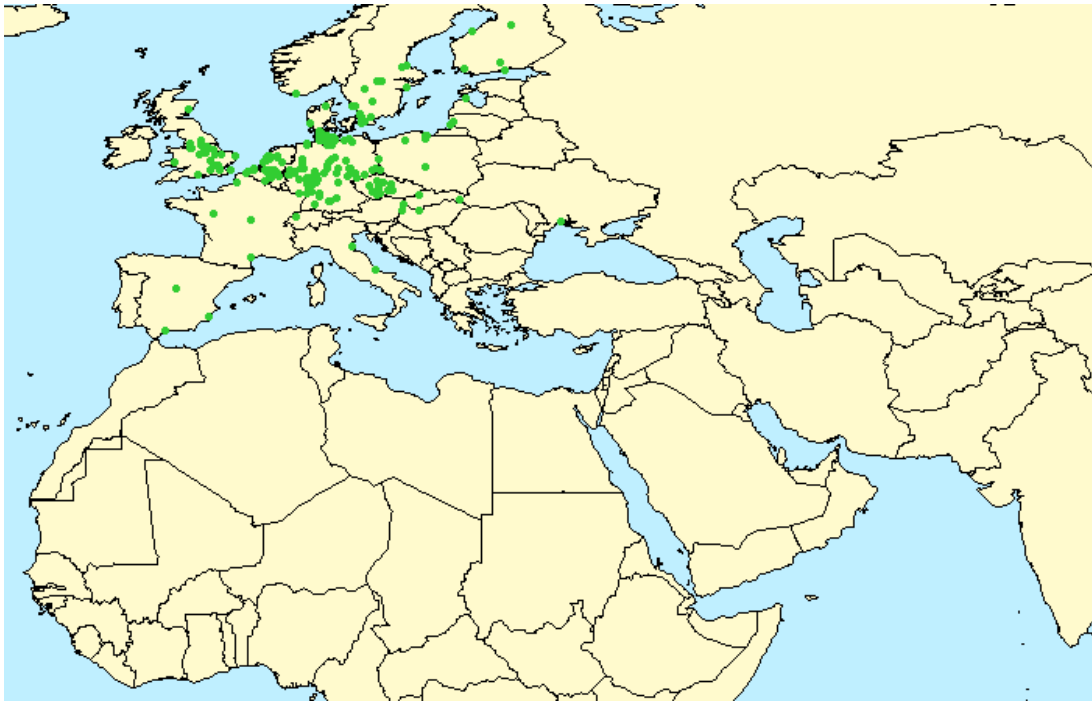
5 Výsledky

Nejvíce záznamů pochází z území Finska (3314), Německa (2081), Velké Británie (732) a Nizozemí (613). Celkem z těchto zemí pochází více než tři čtvrtiny (konkrétně 77,8 %) všech záznamů. Naopak z Balkánského poloostrova a východní Evropy (Rusko, Ukrajina, Bělorusko) je záznamů velmi málo nebo chybí úplně. Údajů ze zimovišť (které jsou pro určení směru migrace nejcennější) také není mnoho (Mapa 1).

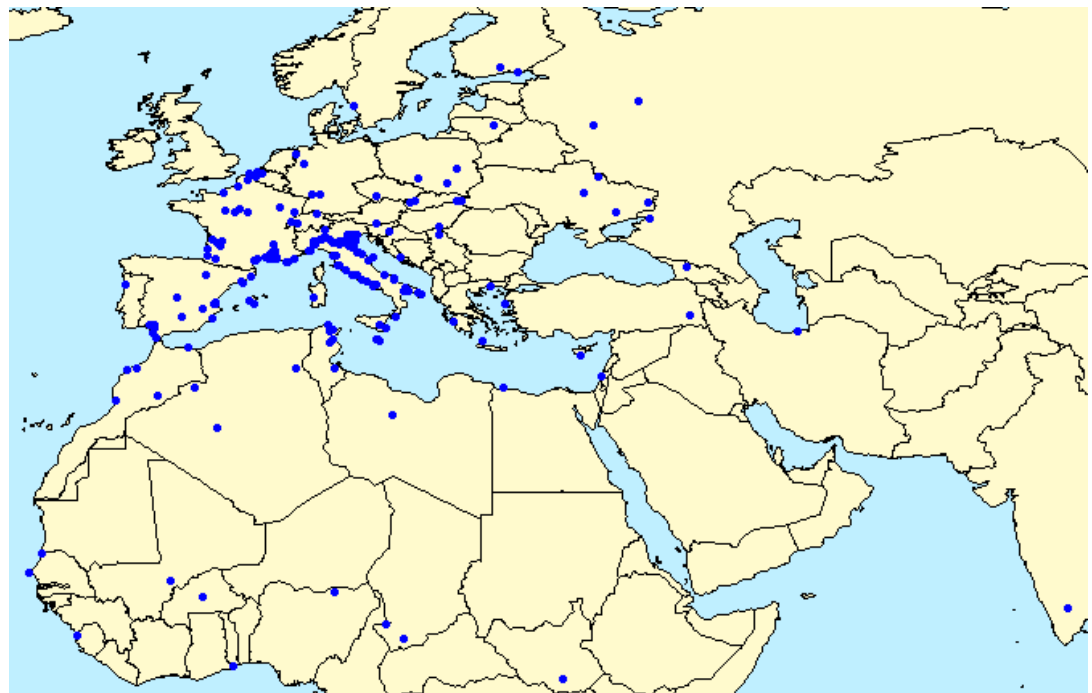


Mapa 1: Prostorové rozmístění jednotlivých kroužkovacích záznamů (včetně zpětných hlášení). Červeně označena místa odchyty (n=8565).

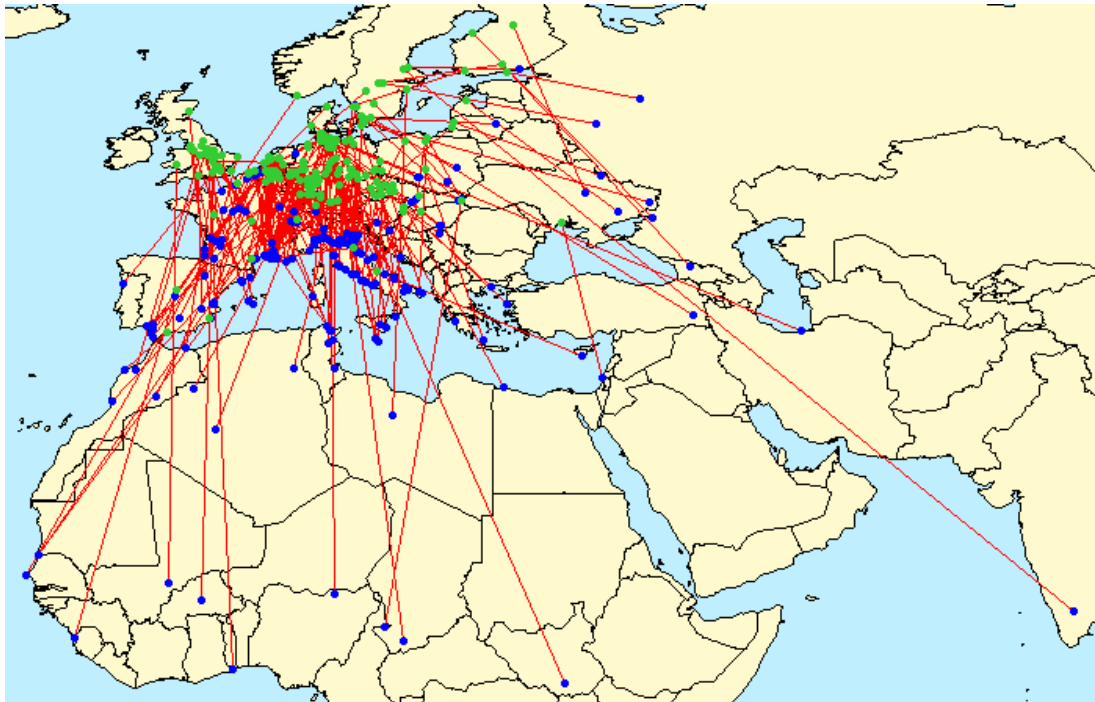
Po vyfiltrování dat, která jsem použil pro následující analýzy, mi zůstalo 500 záznamů pro 250 jedinců (Mapa 2, Mapa 3, Mapa 4). Převažují retrapy mezi 500-1 000 km, s větší vzdáleností počet záznamů rychle klesá (Graf 1). Nejvíce záznamů pochází z Německa (112), Francie (85) a Itálie (69), což stanoví nadpoloviční většinu dat (266 z 500). Ve vzorku nacházíme jen 42 jedinců s určeným pohlavím (21 samců a 21 samic), proto jsem s rozdělením na pohlaví více nepracoval.



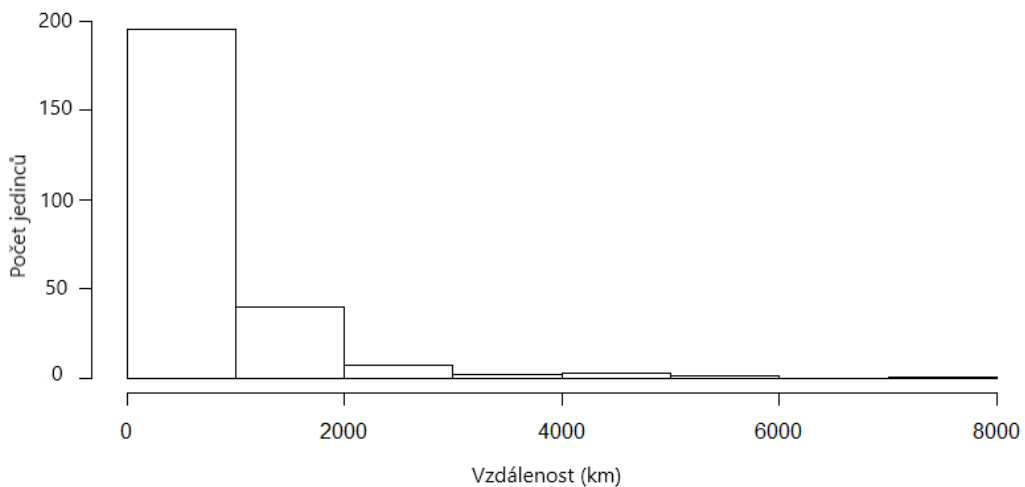
Mapa 2 Záznamy z předpokládaných hnízdišť (zeleně) (n=250)



Mapa 3 Záznamy během migrace a na zimovišti (modře) (n=250)



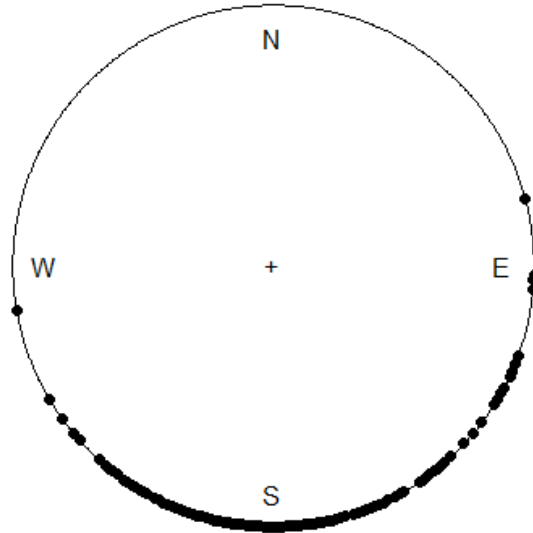
Mapa 4 Mapa zpětných odchytů.. Zeleně označena hnízdíště, modře zimoviště nebo odchyt během tahu (n=250).



Graf 1 Vzdálenosti mezi místem kroužkování a retrapem (n=250).

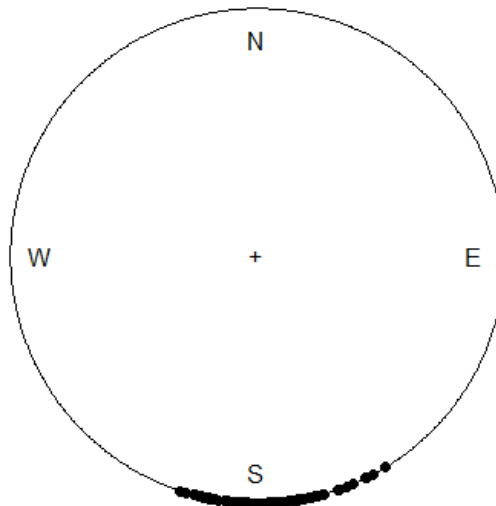
Všechny zaznamenané směry migrace jsou zachyceny v Grafu 2. Jedná se o reálně naměřená údaje. Z nich vyplývá, že většina kulíků migruje na jihozápad až jihovýchod, ale jejich rozložení je rovnoměrné, bez výraznějšího předělu. V případě jedinců, kteří podle tohoto grafu letí na východ, se jedná o ptáky hnízdící ve Švédsku, kteří byli na tahu chyceni ve Finsku nebo Pobaltí a pravděpodobně letěli na zimoviště v Indii nebo na Předním východě (proto se zde objevuje tento pro evropské ptáky

netypický migrační směr). Celkově jsou zde významněji zastoupeni ptáci migrující na jihozápad než jihovýchod, což by mohlo indikovat existenci migračního rozhraní (mezi ptáky zimujícími v subsaharské Africe a jižní Asii).



Graf 2 Zaznamenané směry migrace (od předpokládaného hnízdiště) (n=250)

Směry migrace predikované modelem jsou zaneseny do Grafu 3. Jak je patrné, převažuje zde migrace jižním směrem, ale je zde výrazně oddělena skupina jedinců, která by měla (alespoň podle tohoto modelu) migrovat více jihovýchodním směrem.



Graf 3 Předpokládané směry migrace dle modelu (směry od reálného hnízdiště na hypotetické zimoviště) (n=250)

Největší efekt na směr migrace má zeměpisná šířka – latituda (viz Tabulka 1), ta má také jako jediná signifikantní vliv. Při porovnání s Mapou 4 je patrné, že severněji hnízdící ptáci preferovali migraci jihovýchodním směrem, zatímco ptáci hnízdící jižněji (kteří tvoří většinu záznamů) létali převážně jižním směrem. Rozdíl

mezi oběma skupinami ptáků je patrný i na Grafech 2 a 3. Longituda ani vzájemný vztah longituda:latituda tedy nemají významný vliv na předpokládaný směr migrace.

Tab. 1	Odhad střední hodnoty	SD	LB	UB
Intercept	3,124	0,029	3,067	3,182
Kappa	5,242	0,471	4,396	6,232
Longituda	0,023	0,143	-0,236	0,308
Latituda	-0,061	0,023	-0,105	-0,017
Lon:Lat	-0,037	0,150	-0,335	0,232

Tabulka 1 Koeficienty závislosti směru migrace na latitudě, longitudě a jejich interakci. ($\alpha=0,05$).

Intercept – střední hodnota aproximovaného von Misesova rozdělení

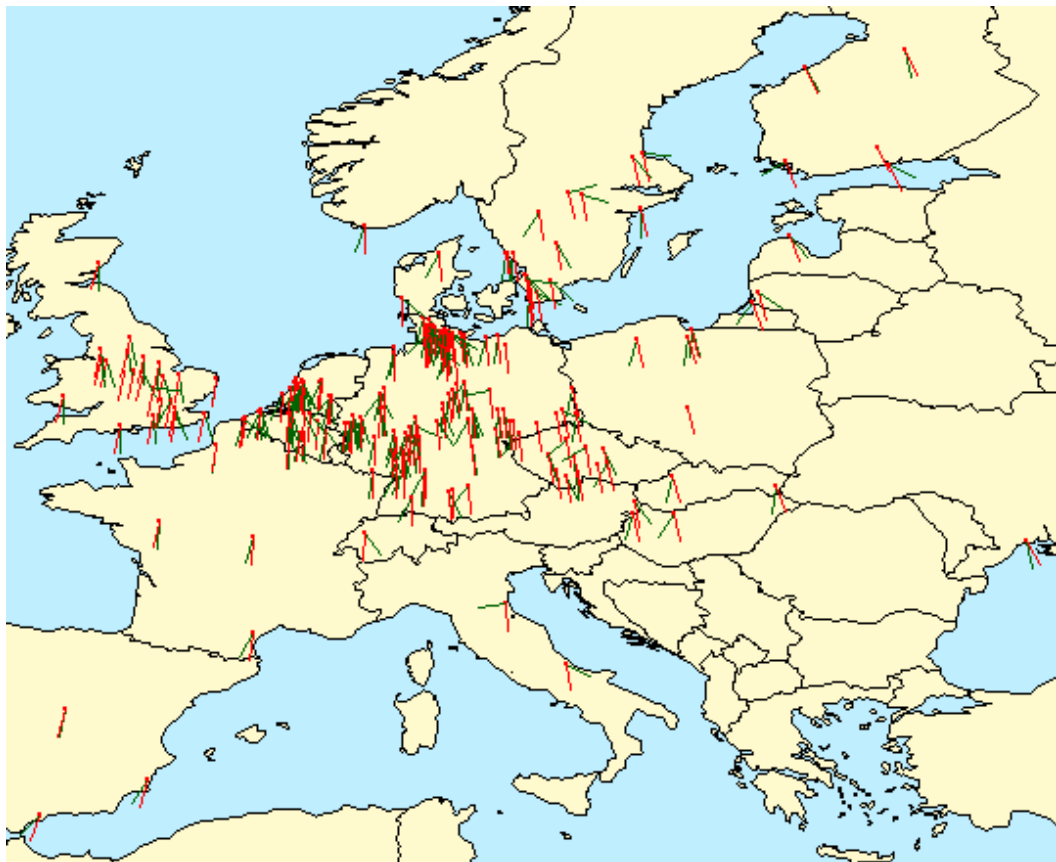
Kappa – parametr koncentrace pro von Misesovo rozdělení (čím je vyšší, tím jsou data koncentrovanější v jednom místě)

SD (standard deviation) – směrodatná odchylka

LB (lower band) – spodní hranice konfidenčního intervalu

UB (upper band) – horní hranice konfidenčního intervalu

Porovnání reálně naměřených hodnot s těmi modelovými, kdy se směr migrace mění se zeměpisnou šířkou i délkou, je zobrazeno na Mapě 5. Rozdíl mezi oběma směry má význam rezidua modelu.



Mapa 2 Záznamy na předpokládaných hnízdištích se zachyceným směrem migrace (zeleně) a předpokládaným směrem migrace (červeně) (n=250)

6 Diskuse

Na základě předložených výsledků (Graf 2, Graf 3, Tab. 1 a Mapa 3) můžeme usuzovat, že u kulíka říčního existuje nepříliš výrazné migrační rozhraní, které probíhá širokým pásem přes Dánsko, jižní a střední Skandinávii, Finsko a Pobaltské republiky. Ptáci se severu Skandinávie, Finska a Pobaltí migrují převážně směrem na jihovýchod (pravděpodobně přes Kaspické moře do Indie, případně na Blízký východ), zatímco ptáci ze zbytku Evropy volí zimoviště v subsaharské Africe a na pobřeží Středozemního moře. Nejjižnější záznam jedince migrujícího směrem do Indie (odchycen na pobřeží Kaspického moře) pochází z jižního Dánska, naopak nejsevernější hnízdiště jedince migrujícího na západ (a tedy pravděpodobně do Afriky) se nachází v jižním Finsku. Směr migrace je signifikantně ovlivněn zeměpisnou šířkou, slaběji (neprůkazně) zeměpisnou délkou a interakcí obou výše zmíněných veličin.

Tyto výsledky se shodují s názory starších autorů (Hedenström et al. 2013; Cepák et al. 2008), kteří také kladli migrační rozhraní do oblasti jižní Fennoskandinávie. Mnou navržené rozhraní zahrnuje oproti předchozím návrhům i Dánsko, a navíc je podpořeno statistickým modelem při zohlednění všech dostupných kroužkovacích dat. Další průběh tohoto migračního rozhraní ve východní Evropě ale z těchto dat určit nelze, neboť o migračních preferencích ruských, běloruských a ukrajinských populací nemám žádné informace. Ačkoli mohu předpokládat, že i těchto populací se migrační rozhraní dotýká, v tuto chvíli o jeho geografické lokalizaci nemohu napsat nic bližšího.

Mezi evropskými ptáky je latitudinální migrační rozhraní poměrně neobvyklé. Populace druhů, které kolonizovaly Evropu po konci poslední doby ledové, se ze svých refugií rozšiřovaly stejnou rychlostí, a proto se migrační rozhraní mezi nimi táhne severojižním směrem (Helbig 1992; Haas a Brodin 2005; Bobek et al. 2008; Delmore a Irwin 2014; Literák et al. 2017; van Bemmelen et al. 2019). U ptáků se latitudinální migrační rozhraní vyskytuje například u rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) s rozhraním na severu Karpatského oblouku (Procházka et al. 2013) nebo u budníčka většího (Bensch et al. 2009).

U tohoto druhu budníčka navíc, stejně jako v mé práci, migrační rozhraní prochází latitudinálně středním Švédskem (Hedenström a Pettersson 1987; Bensch et al. 2009). V tomto případě autoři pracují se dvěma hypotézami vzniku tohoto rozhraní. Podle první pochází skandinávští budníčci z jediné populace zdrojové, která se postupně rozšiřovala po obou březích Baltského moře, až se setkaly v oblasti středního Švédska již v momentě, kdy se v důsledku genetického driftu u každé z obou subpopulací prosadil odlišný směr migrace. Podle druhé hypotézy Skandinávii kolonizovaly jedinci ze dvou refugií (západního a východního), kteří již předtím migrovali na odlišná zimovištěm (Bensch et al. 2009).

Pokud aplikuji obě výše zmíněné hypotézy na kulíka říčního, tak se přikláním druhé z nich. Jednak kvůli existenci (pravda nevýrazného) migračního rozhraní i v Pobaltí, které mohlo snadněji vzniknout na styku dvou již oddělených populací (Berthold 1991; 2001; Alerstam 2001), jednak na Indická zimoviště létají častěji sibiřští (asijské) bahňáci než ti evropské (Balachandran 1998; Zöckler et al. 2014). Z těchto důvodů považuji za pravděpodobnější, že Skandinávii a Pobaltí kolonizovali ptáci ze dvou původně oddělených populací: západoevropské se zimovišti v Africe a sibiřské se zimovišti v Indii.

Hranice mezi oběma subpopulacemi kulíka říčního je podle mých údajů poměrně široká. U většiny ostatních evropských druhů, u nich bylo migrační rozhraní zdokumentováno, se jedná o ostřeji vymezenou oblast (Berthold a Helbig 1992; Hobson et al. 2013; Liedvogel et al. 2014; Literák et al. 2017). Tento volný přechod mezi oběma populacemi může být dán dobrými letovými schopnostmi kulíků, kteří jsou schopni efektivně překonávat geografické bariéry, a proto se u nich nevyskytují úzké migrační koridory. Z tohoto důvodu se mohou obě strategie vyskytovat společně i na rozsáhlém území (Alerstam 2001; Hudec a Šťastný 2005; Hedenström et al. 2013).

Přesnost výsledků je zásadně ovlivněna kvalitou (a kvantitou) vstupních dat. Údaje o 250 jedincích považuji za dostačující počet, problematictější je jejich prostorová distribuce. Většina mnou vyhodnocovaných hnízdišť se nachází ve střední Evropě a na Britských ostrovech, zcela chybí záznamy z Balkánu a východní Evropy (až na 1 záznam z Ukrajiny). Mnou navržené migrační rozhraní i oblast severní Skandinávie (s předpokládanými zimovišti v Indii) data pokrývají v menší míře. Ačkoli

právě z Finska pochází nejvíce okroužkovaných kulíků (3288 jedinců, pro které existují záznamy ze zpětných odchytů), o jejich zimovištích víme jen díky 5 záznamům. Proto pro další výzkum migračního rozhraní u kulíka říčního bude nutné získat dostatečný počet dat i od z těchto populací.

Přesná lokalizace zimoviště stanovená na základě odchytu během podzimní migrace také nemusí odpovídat reálnému stavu, neboť se ptáci mohou na zimovištích toulat a přeletovat na značnou vzdálenost (Hedenström et al. 2013). Tyto potulky jsou ovšem jen za pomoci kroužkování obtížně zjistitelné (Baillie 1995; Fiedler 2003).

Pro zpřesnění našich znalostí o migraci kulíka říčního by bylo vhodné v dalším výzkumu použít modernější technologie (například geolokátory), které podrobně zaznamenávají průběh migrace. Kromě toho, že umožňují přesně vymezit region, kde jedinec zimoval, zaznamenávají i rychlost migrace, zastávky i případné změny směru tahu (Bächler et al. 2010; Arlt et al. 2013). Tyto údaje by značně rozšířily naše možnosti interpretace kroužkovacích dat. Kroužkování ptáků je totiž nadále nejjednodušší a nejlevnější metodou studia ptačí migrace, která ale zároveň neumožňuje prozkoumat všechny detaily ptačí migrace (Perdeck 1977; McCulloch et al. 1992; Aebischer et al. 1999).

7 Závěr

Přínos této práce spočívá ve vytvoření statistického modelu, který umožňuje předpovídat směr tahu kulíka říčního z jeho evropských hnízdišť. Na základě reálně naměřených výsledků i podle mnou vytvořeného modelu lze z dostupných dat oddělit dvě subpopulace: první subpopulaci se zimovišti v subsaharské Africe a na pobřeží Středozemního moře a druhou se zimovišti v Indii (a možná i Blízkém východě).

Ptáci z afrických zimovišť hnízdí v celé jižní, střední a západní Evropě, sporadicky též ve Skandinávii, Finsku a Pobaltí, zatímco ti z asijských zimovišť hnízdí především v severní Skandinávii a Pobaltí. Tyto dvě subpopulace od sebe odděluje široký pás migračního rozhraní, který se rozkládá mezi jižním Dánskem a středním Švédskem, na východním břehu Baltského moře mezi Litvou a jižním Finskem. O průběhu tohoto rozhraní dále ve východní Evropě nelze říci z důvodu chybějících údajů nic přesnějšího.

Výsledky této práce se shodují se závěry starších autorů, ať už došli k těmto závěrům na základě odchyťů okroužkovaných ptáků (Cepák et al. 2008) nebo měřeními jejich pohybu pomocí geolokátorů (Hedenström et al. 2013). Zde prezentovaný statistický model potvrdil jejich výsledky, navíc dokázal průkazný vliv latitudy na směr migrace.

Další výzkum by se měl zaměřit na získání většího počtu údajů z oblasti migračního rozhraní a od jedinců severovýchodní subpopulace, což by umožnilo zpřesnit dosavadní závěry. Nejen z těchto regionů by také bylo vhodné získat data získaná s využitím geolokátorů, která by pomohla lépe porozumět migrační strategii kulíka říčního (Procházka et al. 2013; Hedenström et al. 2013; van Bemmelen et al. 2019).

8 Seznam literatury

AEBISCHER, N. J., G. R. POTTS a M. REHFISCH, 1999. Using ringing data to study the effect of hunting on bird populations. *Ringing and Migration* [online]. **19**(October 2014), S67–S81. ISSN 21598355. Dostupné z: doi:10.1080/03078698.1999.9674213

ÅKESSON, Susanne a Anders HEDENSTRÖM, 2007. How Migrants Get There: Migratory Performance and Orientation. *BioScience* [online]. **57**(2), 123–133. ISSN 0006-3568. Dostupné z: doi:10.1641/b570207

ALERSTAM, Thomas, 2001. Detours in bird migration. *Journal of Theoretical Biology* [online]. **209**(3), 319–331. ISSN 00225193. Dostupné z: doi:10.1006/jtbi.2001.2266

ALERSTAM, Thomas a Goran HOGSTEDT, 1982. Bird Migration and Reproduction in Relation to Habitats for Survival and Breeding. *Ornis Scandinavica* [online]. **13**(1), 25–37. ISSN 00305693. Dostupné z: doi:10.2307/3675970

ARLT, Debora, Matthew LOW a Tomas PÄRT, 2013. Effect of geolocators on migration and subsequent breeding performance of a long-distance passerine migrant. *PLoS ONE* [online]. **8**(12), 1–10. ISSN 19326203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0082316

BÄCHLER, Erich, Steffen HAHN, Michael SCHAUB, Raphaël ARLETTAZ, Lukas JENNI, James W. FOX, Vsevolod AFANASYEV a Felix LIECHTI, 2010. Year-round tracking of small trans-Saharan migrants using light-level geolocators. *PLoS ONE* [online]. **5**(3), 3–6. ISSN 19326203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0009566

BAILLIE, Stephen R., 1995. Uses of ringing data for the conservation and management of bird populations: A ringing scheme perspective. *Journal of Applied Statistics* [online]. **22**(5–6), 967–988. ISSN 13600532. Dostupné z: doi:10.1080/02664769524748

BALACHANDRAN, S, 1998. Population , status, moult, measurements, and subspecies of Knot *Calidris Canutus* wintering in south India. *Bulletin Wader Study Group*. (October 16).

BARTON, N.H. a G. M. HEWITT, 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature* [online]. **342**, 189–92. ISSN 0028-0836. Dostupné z: doi:10.1038/340301a0

BEARHOP, Stuart, Wolfgang FIEDLER, Robert W. FURNESS, Stephen C. VOTIER, Susan WALDRON, Jason NEWTON, Gabriel J. BOWEN, Peter BERTHOLD a Keith FARNSWORTH, 2005. Evolution: Assortative mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide. *Science* [online]. **310**(5747), 502–504. ISSN 00368075. Dostupné z: doi:10.1126/science.1115661

BENSCH, Staffan, 1999. Is the range size of migratory birds constrained by their migratory program? *Journal of Biogeography* [online]. **26**(6), 1225–1235. ISSN 03050270. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-2699.1999.00360.x

BENSCH, Staffan, Susanne ÅKESSON a Darren E. IRWIN, 2002. The use of AFLP to find an informative SNP: genetic differences across a migratory divide in willow warblers. *Molecular ecology* [online]. **11**(11), 2359–2366. Dostupné z: <http://ovidsp.ovid.com/ovidweb.cgi?T=JS&CSC=Y&NEWS=N&PAGE=fulltext&D=med4&AN=12406246>

BENSCH, Staffan, Mats GRAHN, Nils MÜLLER, Laurene GAY a Susanne ÅKESSON, 2009. Genetic, morphological, and feather isotope variation of migratory willow warblers show gradual divergence in a ring. *Molecular Ecology* [online]. **18**(14), 3087–3096. ISSN 09621083. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04210.x

- BERTHOLD, P., A. J. HELBIG, G. MOHR a U. QUERNER, 1992. Rapid microevolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*. **359**, 710–713.
- BERTHOLD, Peter, 1991. Genetic control of migratory behaviour in birds. *Trends in Ecology and Evolution* [online]. **6**(8), 254–257. ISSN 01695347. Dostupné z: doi:10.1016/0169-5347(91)90072-6
- BERTHOLD, Peter, 1999. A comprehensive theory for the evolution , control and adaptability of avian migration. *Ostrich*. (January 2014), 37–41.
- BERTHOLD, Peter, 2001. Bird Migration: A General Survey. *Oxford Ornithology Series* [online]. 4–5. ISSN 14209101. Dostupné z: doi:10.1111/j.1420-9101.2011.02302.x
- BERTHOLD, Peter a Andreas J. HELBIG, 1992. The genetics of bird migration: stimulus, timing, and direction. *IBIS* [online]. **134**, 35–40. ISSN 1474919X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1474-919X.1992.tb04731.x
- BOBEK, Miroslav, Radek HAMPL a Stanislav BURES, 2008. African Odyssey project – satellite tracking of black storks *Ciconia nigra* breeding at a migratory divide. *J. Avian Biol.* [online]. **39**(November 2007), 500–506. Dostupné z: doi:10.1111/j.2008.0908-8857.04285.x
- BÖHNING-GAESE, K., L.I. GONZÁLEZ-GUZMÁN a J.H. BROWN, 1998. Constraints on dispersal and the evolution of the avifauna of the Northern Hemisphere. *Evolutionary Ecology*. **12**, 767–783.
- CARTER, M a D ROGERS, 1998. Little Ringed Plover *Charadrius dubius*: a Kimberley record with comments on Morphological and vocal aspects of eastern populations. *Australian Bird Watcher*. **17**(June), 269–277.
- CEPÁK, Jaroslav, Petr KLVAŇA, Jaroslav ŠKOPEK, Libor SCHRÖPFER, Miroslav JELÍNEK, David HOŘÁK, Jiří FORMÁNEK a Jan ZÁRYBNICKÝ, 2008. Atlas migrace ptáků České a Slovenské republiky. *Aventium*.
- CHAMBERLAIN, C.P., S BENSCH, X FENG, S ÅKESSON a T ANDERSSON, 2002. Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (*Phylloscopus trochilus trochilus* and *Phylloscopus trochilus acredula*) reflect their African winter quarters. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **267**(1438), 43–48. ISSN 1471-2954. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2000.0964
- DELMORE, Kira E., James W. FOX a Darren E. IRWIN, 2012. Dramatic intraspecific differences in migratory routes, stopover sites and wintering areas, revealed using light-level geolocators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **279**(1747), 4582–4589. ISSN 14712954. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2012.1229
- DELMORE, Kira E. a Darren E. IRWIN, 2014. Hybrid songbirds employ intermediate routes in a migratory divide. *Ecology Letters* [online]. **17**(10), 1211–1218. ISSN 14610248. Dostupné z: doi:10.1111/ele.12326
- EVANS, Karl L, Philip H WARREN a Kevin J GASTON, 2005. Evans KL , Warren PH , Gaston KJ .. Species- energy relationships at the macroecological scale : a review of the ... Species – energy relationships at the macroecological scale : a review of the mechanisms [online]. (March), 1–25. Dostupné z: doi:10.1017/S1464793104006517
- FIEDLER, Wolfgang, 2003. Recent Changes in Migratory Behaviour of Birds: A Compilation of Field Observations and Ringing Data. *Avian Migration* [online]. 21–38. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-662-05957-9_2

- GILL, Robert E., Theunis PIERSMA, Gary HUFFORD, Rene SERVANCKX a Adrian RIEGEN, 2005. Crossing the Ultimate Ecological Barrier: Evidence for an 11 000-Km-Long Nonstop Flight From Alaska To New Zealand and Eastern Australia By Bar-Tailed Godwits. *The Condor* [online]. **107**(1), 1. ISSN 0010-5422. Dostupné z: doi:10.1650/7613
- HAAS, Fredrik a Anders BRODIN, 2005. The Crow *Corvus corone* hybrid zone in southern Denmark and northern Germany. *Ibis* [online]. **147**(4), 649–656. ISSN 00191019. Dostupné z: doi:10.1111/j.1474-919x.2005.00422.x
- HEDENSTRÖM, Anders, Raymond H G KLAASSEN a Susanne ÅKESSON, 2013. Migration of the Little Ringed Plover *Charadrius dubius* breeding in South Sweden tracked by geolocators. *Bird Study* [online]. B.m.: Taylor & Francis, **60**(4), 466–474. ISSN 00063657. Dostupné z: doi:10.1080/00063657.2013.843635
- HEDENSTRÖM, Anders a Jan PETTERSSON, 1987. Migration routes and wintering areas of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* (L.) ringed in Fennoscandia. *Ornis Fennica*. **64**, 137–143.
- HELBIG, Andreas J., 1991. SE- and SW-migrating Blackcap (*Sylvia atricapilla*) populations in Central Europe: Orientation of birds in the contact zone. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **4**(4), 657–670. ISSN 14209101. Dostupné z: doi:10.1046/j.1420-9101.1991.4040657.x
- HELBIG, Andreas J., 1992. Population differentiation of migratory directions in birds: comparison between ringing results and orientation behaviour of hand-raised migrants. *Oecologia* [online]. **90**(4), 483–488. ISSN 00298549. Dostupné z: doi:10.1007/BF01875441
- HELBIG, Andreas J., 1996. Genetic bases, mode of inheritance and evolutionary changes of migratory directions in palearctic warblers (Aves : sylviidae). *The journal of experimental biology*. **199**, 49–55.
- HELBIG, Andreas J., 2003. Evolution of Bird Migration: A Phylogenetic and Biogeographic Perspective. *Avian Migration* [online]. 3–20. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-662-05957-9_1
- HELBIG, Andreas J., Peter BERTHOLD a Wolfgang WILTSCHKO, 1989. Population-specific Shifts of Direction during the Autumn. *Ethology*. **82**, 307–315.
- HEWITT, G. M., 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seeing genes in space and time. *Molecular ecology* [online]. **10**(3), 537–49. ISSN 0962-1083. Dostupné z: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11298967>
- HEWITT, G. M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **359**(1442), 183–195. ISSN 09628436. Dostupné z: doi:10.1098/rstb.2003.1388
- HEWITT, Godfrey, 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*. **405**, 907–913.
- HOBSON, Keith A., Anders P. MØLLER a Steven L. VAN WILGENBURG, 2013. *A multi-isotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, $\delta^{2}H$) approach to connecting European breeding and African wintering populations of barn swallow (*Hirundo rustica*). 2013.*
- HUDEC, Karel a Karel ŠŤASTNÝ, 2005. Fauna ČR: Ptáci 2/I. *Academia*.
- IRWIN, D.E a J.H. IRWIN, 2005. Siberian migratory divides: the role of seasonal migration in speciation. *Evolution*. 27–40.
- LIEDVOGEL, Miriam, Keith W. LARSON, Max LUNDBERG, Arzu GURSOY, Leonard I.

- WASSENAAR, Keith A. HOBSON, Staffan BENSCH a Susanne ÅKESSON, 2014. No evidence for assortative mating within a willow warbler migratory divide. *Frontiers in Zoology* [online]. **11**(1), 1–9. ISSN 17429994. Dostupné z: doi:10.1186/s12983-014-0052-2
- LITERÁK, Ivan, Petr KAFKA, Josef VRÁNA a František POJER, 2017. Migration of Black Storks *Ciconia nigra* at a migratory divide: two different routes used by siblings from one nest and two different routes used by one individual. *Ringing and Migration* [online]. **32**(1), 19–24. ISSN 21598355. Dostupné z: doi:10.1080/03078698.2017.1332260
- MCCULLOCH, M. N., G. M. TUCKER a S. R. BAILLIE, 1992. The hunting of migratory birds in Europe: a ringing recovery analysis. *Ibis* [online]. **134**, 55–65. ISSN 1474919X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1474-919X.1992.tb04734.x
- MITRUS, Cezary, Tim H. SPARKS a Piotr TRYJANOWSKI, 2005. First evidence of phenological change in a transcontinental migrant overwintering in the Indian sub-continent: The Red-breasted Flycatcher *Ficedula parva*. *Ornis Fennica*. **82**(1), 13–19. ISSN 00305685.
- MOURITSEN, Henrik, 2003. Spatiotemporal Orientation Strategies of Long-Distance Migrants. *Avian Migration* [online]. 493–513. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-662-05957-9_34
- NUÑEZ-ANTONIO, Gabriel, Eduardo GUTIÉRREZ-PEÑA a Gabriel ESCARELA, 2011. A Bayesian regression model for circular data based on the projected normal distribution. *Statistical Modelling* [online]. **11**(3), 185–201. ISSN 1471082X. Dostupné z: doi:10.1177/1471082X1001100301
- ORR, Matthew R a Thomas B SMITH, 1998. Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*. **13**, 502–506.
- PAVLOVA, Alexandra, Robert M. ZINK a Sievert ROHWER, 2005. Evolutionary history, population genetics, and gene flow in the common rosefinch (*Carpodacus erythrinus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* [online]. **36**(3), 669–681. ISSN 10557903. Dostupné z: doi:10.1016/j.ympev.2005.02.010
- PERDECK, A. C., 1958. Two Types of Orientation in Migrating Starlings, *Sturnus vulgaris* L., and Chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as Revealed by Displacement Experiments. *Ardea* [online]. **38–90**, 1–2. ISSN 0373-2266. Dostupné z: doi:10.5253/arde.v1i2.p1
- PERDECK, A.C., 1977. The analysis of ringing data: pitfalls and prospects. *Die Vogelwarte*. **29**, 33–44.
- PÉREZ-TRIS, Javier, Staffan BENSCH, Roberto CARBONELL, Andreas J. HELBIG a José Luis TELLERÍA, 2006. Historical Diversification of Migration Patterns in a Passerine Bird. *Evolution* [online]. **58**(8), 1819–1832. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.1554/03-731
- PIERSMA, Theunis, Nils WARNOCK, Philip F BATTLE, T. Lee TIBBITTS, Daniel M MULCAHY, Colleen M HANDEL, Brian J MCCAFFERY, David C DOUGLAS, Robert E GILL a Jon C GOTTSCHALCK, 2008. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. **276**(1656), 447–457. ISSN 0962-8452. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2008.1142
- PROCHÁZKA, Petr, Steven L. VAN WILGENBURG, Júlio M. NETO, Reuven YOSEF a Keith A. HOBSON, 2013. Using stable hydrogen isotopes ($\delta^2\text{H}$) and ring recoveries to trace natal origins in a Eurasian passerine with a migratory divide. *Journal of Avian Biology* [online]. **44**(6), 541–550. ISSN 09088857. Dostupné z: doi:10.1111/j.1600-048X.2013.00185.x

- PULIDO, Francisco, 2007. The Genetics and Evolution of Avian Migration. *BioScience* [online]. **57**(2), 165–174. ISSN 0006-3568. Dostupné z: doi:10.1641/b570211
- PULIDO, Francisco a Peter BERTHOLD, 2003. Quantitative Genetic Analysis of Migratory Behaviour. *Avian Migration* [online]. (4), 53–77. Dostupné z: papers2://publication/uuid/5E7FD12E-316A-46ED-9F93-7541C99D8F7F
- RAPPOLE, John H a Peter JONES, 2002. Evolution of old and new world migration systems. *Ardea*. **90**, 525–537. ISSN 0373-2266.
- ROLSHAUSEN, Gregor, Gernot SEGELBACHER, Keith A. HOBSON a H. Martin SCHAEFER, 2009. Contemporary Evolution of Reproductive Isolation and Phenotypic Divergence in Sympatry along a Migratory Divide. *Current Biology* [online]. B.m.: Elsevier Ltd, **19**(24), 2097–2101. ISSN 09609822. Dostupné z: doi:10.1016/j.cub.2009.10.061
- RUEGG, Kristen, 2008. Genetic, morphological, and ecological characterization of a hybrid zone that spans a migratory divide. *Evolution* [online]. **62**(2), 452–466. ISSN 00143820. Dostupné z: doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00263.x
- SALEWSKI, Volker a Bruno BRUDERER, 2007. The evolution of bird migration - A synthesis. *Naturwissenschaften* [online]. **94**(4), 268–279. ISSN 00281042. Dostupné z: doi:10.1007/s00114-006-0186-y
- SHARP, Peter J., 2005. Photoperiodic regulation of seasonal breeding in birds. *Annals of the New York Academy of Sciences* [online]. **1040**(44), 189–199. ISSN 00778923. Dostupné z: doi:10.1196/annals.1327.024
- SOMVEILLE, Marius, Ana S.L. RODRIGUES a Andrea MANICA, 2018. Energy efficiency drives the global seasonal distribution of birds. *Nature Ecology and Evolution* [online]. B.m.: Springer US, **2**(6), 962–969. ISSN 2397334X. Dostupné z: doi:10.1038/s41559-018-0556-9
- SUTHERLAND, William J., 1998. Evidence for Flexibility and Constraint in Migration Systems. *Journal of Avian Biology* [online]. **29**(4), 441–446. ISSN 09088857. Dostupné z: doi:10.2307/3677163
- TABERLET, Pierre, Luca FUMAGALLI, Anne-Gabrielle WUST-SAUCY a Jean-Francois COSSON, 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* [online]. **7**, 453–464. ISSN 09621083. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x
- TERRILL, Scott B., 1990. Ecophysiological Aspects of Movements. *Bird Migration*. 130–143.
- VAN BEMMELEN, Rob S.A., Yann KOLBEINSSON, Raül RAMOS, Olivier GILG, José A. ALVES, Malcolm SMITH, Hans SCHEKKERMAN, Aleksi LEHIKONEN, Ib Krag PETERSEN, Bøovar PÓRISSON, Aleksandr A. SOKOLOV, Kaisa VÄLIMÄKI, Tim VAN DER MEER, J. DAVID OKILL, Mark BOLTON, Børge MOE, Sveinn Are HANSSON, Loïc BOLLACHE, Aevar PETERSEN, Sverrir THORSTENSEN, Jacob GONZÁLEZ-SOLÍS, Raymond H.G. KLAASSEN a Ingrid TULP, 2019. A migratory divide among red-necked phalaropes in the Western Palearctic reveals contrasting migration and wintering movement strategies. *Frontiers in Ecology and Evolution* [online]. **7**(APR), 1–17. ISSN 2296701X. Dostupné z: doi:10.3389/fevo.2019.00086
- VAN NOORDWIJK, Arie J., Francisco PULIDO, Barbara HELM, Timothy COPPACK, Julia DELINGAT, Hugh DINGLE, Anders HEDENSTRÖM, Henk VAN DER JEUGD, Chiara MARCHETTI, Anna NILSSON a Javier PÉREZ-TRIS, 2006. A framework for the study of genetic variation in migratory behaviour. *Journal of Ornithology* [online]. **147**(2), 221–233. ISSN 00218375. Dostupné z: doi:10.1007/s10336-005-0047-z

ZÖCKLER, C., S. BALACHANDRAN, G.C. BUNTING, M. FANCK, M. KASHIWAGI, E.G. LAPPO, G. MAHESWARAN, A. SHARMA, E.E. SYROECHKOWSKI a K. WEBB, 2014. The Indian Sunderbans: an important wintering site for Siberian waders [online]. II(2), 1967–1978. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-2046(00)00094-3