

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra zoologie



**Variabilita v míře predace a antipredačním
chování kachny divoké (*Anas platyrhynchos*)
v závislosti na vzdálenosti od refugia**

Diplomová práce

Olga Benešová

Vedoucí diplomové práce: Mgr. Jakub Kreisinger

V Praze 2009



Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pouze s použitím citovaných literárních pramenů.

V Praze dne 3.9. 2009

Olga Benešová

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především svému školiteli Jakubovi Kreisingerovi za sestavení koncepce celého výzkumu, pomoc v terénu a zodpovědné vedení diplomové práce a taktéž Veronice Javůrkové za ochotu s čímkoliv poradit. V neposlední řadě děkuji rovněž Pavlu Pipkovi za cenné rady a postřehy a Jiřímu Huškovi za trpělivost a psychickou podporu po dobu psaní této diplomové práce.

Tato diplomová práce vznikla za finanční podpory grantu GAUK 192/2007/B-Bio

OBSAH

1. ÚVOD	1
1. 1. Hnízdní predace a faktory ovlivňující přežívání hnízda	2
1. 2. Útěková vzdálenost jako antipredační strategie.....	5
CÍLE PRÁCE	10
2. MATERIÁL A METODIKA	11
2. 1. Charakteristika sledovaného území	11
2. 2. Modelový druh	13
2. 3. Hledání hnízd a stanovení základních měřených parametrů	14
2. 4. Parametry vegetace	16
2. 5. Kontrola hnízd, sledování přežívání a zaznamenávání predace samic	17
2. 6. Měření útěkové vzdálenosti a design pokusů	18
2. 6. 1. Přístup „přímý“ – vliv vodního refugia na útěkovou vzdálenost	18
2. 6. 2. Přístup „podél vody“ – vliv vodního refugia na směr útěku	19
2. 7. Analýza dat	20
3. VÝSLEDKY	23
3. 1. Faktory ovlivňující pravděpodobnost přežívání snůšky	23
3. 2. Faktory ovlivňující riziko predace samice.....	25
3. 3. Vliv faktorů souvisejících s rizikem predace na investici do reprodukce	30
3. 4. Vliv refugia na útěkové chování inkubující kachní samice.....	31
4. DISKUSE	34
4. 1. Faktory ovlivňující pravděpodobnost přežívání hnízda	34
4. 2. Predátoři na sledovaném území	37
4. 3. Faktory ovlivňující riziko predace samice.....	39
4. 4. Modifikace FID s ohledem na vzdálenost od refugia	44
5. ZÁVĚR	46
POUŽITÁ LITERATURA	47
PŘÍLOHY	62

1. ÚVOD

Vztah kořist-predátor patří mezi základní interakce, které utvářejí evoluční historii každého druhu. Pouze minimum ostrovních taxonů, vyvíjejících se v naprosté izolaci od pevniny, se s predátorem nikdy nepotkalo a na jejich utváření se tedy podílely faktory jiné. Většinou ale soupeření lovcího a loveného vytvářelo základ evolučního vývoje a dle zákonitostí vytrvalého běhu Červené královny nutilo zdokonalování schopností kořisti k postupným vývojovým změnám rovněž predátora.

Obranné mechanismy kořisti se mohly rozvíjet několika směry. Nejtypičtější a nejčastější způsobem obrany savců či ptáků bývá útěk, odlet či jakýkoliv jiný způsob úniku z dosahu nepřítele. Alternativou může být změna chování ve snaze útočnicka zmást, splést či odradit, v případě primárního neúspěchu se ale taková strategie obvykle opět změni v útěk. Extrémní variantou aktivní obrany nemusí být primární snaha vzdálit se z dosahu nepřítele, ale naopak útočná reakce coby následek velké agresivity některých druhů. Tato situace už ale hraničí spíše se střetem dvou predátorů, než původně nastoleným vztahem (Caro, 2005).

Zcela opačným typem antipredační strategie vedoucí k dlouhodobému přežití jedince i druhu, je naopak chování pasivní – tedy snaha uniknout vyhledávacím schopnostem potenciálního nepřítele a tím minimalizovat riziko útoku. Do této kategorie spadají adaptace zvyšující kryptičnost těla dospělců, vajec či mláďat (Endler, 1978), změny chování spočívající v modifikaci nebo minimalizaci pohybové aktivity v přítomnosti predátora (Perrot-Sinal & Peterson, 1997; Perrot-Sinal *et al.*, 2000), či vývoj rostlinám podobného vzezření u některých druhů hmyzu. Rovněž změny aktivity a její posun do doby minimálního výskytu predátorů lze považovat za antipredační strategii (Eifler *et al.*, 2008).

Tato diplomová práce se zabývá dvěma okruhy antipredačního chování. První část práce se týká hnízdní predace a faktorů ovlivňujících přežívání hnízda a inkubující samice kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), část druhá je věnována únikovému chování na hnízdě sedící samice.

1. 1. Hnízdní predace a faktory ovlivňující přežívání hnízda

Jedním ze základních typů antipredačních strategií jsou behaviorální a morfologické adaptace směřující nikoliv a priori k zachování dospělého jedince, ale k zajištění přežití vajec či mlád'at. Přirozeným výběrem jsou upřednostňováni ti jedinci, kteří se nejlépe přizpůsobí měnícím se podmínkám prostředí a dokáží na ně adekvátně zareagovat. Individuální rozdíly mezi jedinci mohou fungovat jako důležitá proměnná podmiňující reprodukční úspěšnost druhu.

Všichni ptáci, vzhledem k pro tento řád typické ovoparii (Blackburn & Evans, 1986), investují energii do výběru vhodného hnízdního místa a po snesení vajec musí věnovat nezbytnou dobu péči o snůšku a případně i o mlád'ata. S výjimkou tabonů vždy alespoň jeden z rodičů vlastní přítomností na hnízdě inkubuje vejce, těží ze svých energetických rezerv a riskuje poranění či ztrátu života. Přibližně 80% neúspěšných hnízdění je přičítáno právě na vrub hnízdní predaci (Martin 1992, Ricklefs 1969). Není tedy divu, že pod tímto tlakem vznikla u ptáků obrovská variabilita v reprodukčních strategiích a antipredačním chování.

Možnostmi, kterak minimalizovat ztráty způsobené hnízdní predací a zajistit přežívání vajec i mlád'at, mohou být například aktivní obrana hnízda či vysoká agresivita některých ptačích druhů (Goławski & Mitrus, 2008), dále kryptické zbarvení dospělců a jejich přítomnost na hnízdě (Martin 1993b; Albrecht & Klvaňa, 2004), nebo volba hnízdění na místech obtížně dostupných pro predátory jako jsou např. ostrovy (Hořák, 2003; Kurz, 2003), dutiny (Martin 1993a) či tenké konce větví stromů (Collias & Collias 1984; Alfonso *et al.*, 1991). Nezanedbatelný podíl na přežívání hnízda má rovněž výběr vegetačního krytu v jeho okolí (Götmark *et al.*, 1995; Wiebe & Martin 1998; Miller *et al.*, 2007). V lokalitách se silnou predací se zdá být výhodná produkce malých snůšky s možností více hnízdění za rok (Clark & Wilson 1981; Slagsvold, 1982; Martin & Li 1992; Farnsworth & Simons 2001), obranu proti přímým útokům dravců může zajistit i hnízdění v koloniích (Owen & Black, 1990; Johnsson, 1993; Arroyo *et al.*, 2001) či využívání sousedství agresivnějších druhů ptáků (Clark & Robertson, 1979; Owen & Black, 1990; Wheelwright *et al.*, 1997; Ueta, 1998; Väänänen, 2000; Nguyen *et al.*, 2006).

Jednou z možných strategií, kterak zvyšovat pravděpodobnost přežití hnízda, je u ptáků jeho aktivní obrana. Pod pestrou škálu projevů aktivní obrany spadá například přímý útok na predátora – mobbing (Shedd, 1982; Knight & Temple, 1988;

Arroyo *et al.*, 2001) nebo snaha odlákat predátora od hnízda předstíráním poranění či hlasitým zpěvem (Walters, 1990; Mallory *et al.*, 1998; Pavel *et al.*, 2000). Ptáci stavějící hnízda v přehledném terénu jejich nápadnost kompenzují agresivním chováním (Burger & Gochfeld, 1988; Murphy *et al.*, 1997). Přehlednější hnízdní lokality navíc mohou usnadňovat koordinaci obrany hnízd druhům, u nichž aktivně spolupracuje více jedinců (McLean *et al.*, 1986). Druhou možností, která zajistí přežívání snůšky, je naopak obrana pasivní, která spočívá v maskování hnízda přílehlou vegetací, hnízdním materiálem, peřím, či přímo inkubujícím rodičem tak, aby nebylo snadno k nalezení (Martin & Roper, 1988; Martin, 1993a; Johnson, 1997; Kreisinger, 2004).

Významným faktorem, který zásadně ovlivňuje predovanost hnízd, je volba hnízdní lokality. Umístění hnízda do husté vegetace znesnadňuje jeho nalezení (Martin, 1993a) a to jak vizuálně se orientujícím predátorům (Johnson, 1997; Guyn & Clark, 1997; Wiebe & Martin, 1998), tak patrně i predátorům, kteří hledají potravu pomocí čichu (Larivière & Messier, 2001; Lehman *et al.*, 2008). Martin (1992) zaznamenal snížení predace hnízd zakrytých vegetací v 29 publikovaných pracích ze 36. Zároveň ale hustší vegetační kryt omezuje výhled hnízdící samice, a může jí znesnadnit sledování situace v okolí a znemožnit adekvátní reakci v případě ohrožení (Götmark *et al.*, 1995; Amat & Masero, 2004). Typ vegetace a členitost krajiny v okolí hnízda navíc přímo ovlivňuje výskyt konkrétních hnízdních predátorů s ohledem na jejich adaptaci pro pohyb a lov v daném biotopu (Heske *et al.*, 1999; Zanette & Jenkins, 2000; Kuehl & Clark, 2002; Kurz, 2003) – jako příklad uveďme ostrovy obklopené vodou, které mohou být pro běžné terestrické predátory nedostupné (Kurz, 2003). Výsledky prací, zabývajících se přímým vlivem vegetace na hnízdní úspěšnost, jsou s ohledem na velkou variabilitu strategií testovaných druhů poněkud rozporuplné. Přestože některé práce neprokázaly žádný vliv vegetace v okolí hnízda na jeho přežívání (Caccamise, 1977; Simmons & Smith, 1984; Esler & Grand, 1993; Evrard & Bacon, 1998) studie týkající se kachen vliv husté vegetace na hnízdní úspěšnost vesměs potvrzují (Bengston, 1972; Johnson *et al.*, 2005; Kreisinger & Albrecht, 2008).

Reprodukční úspěch závisí značnou měrou rovněž na načasování hnízdění. U druhů mírného pásu významně ovlivňuje dostupnost potravy (a to jak pro samice před hnízděním, tak pro vylíhlá mláďata) dobu vytváření snůšky a rovněž potenciál náhradního hnízdění v případě predace prvního hnízdního pokusu (Owens & Black,

1990). Obecně se předpokládá, že posun hnízdění na začátek hnízdního období zvyšuje kvalitu mlád'at (Dawson & Clark, 2000; Blums *et al.*, 2002), hnízdní úspěšnost (Rotella & Ratti, 1992a; Lariviere & Messier, 1998) a velikost snůšky (Hill, 1984; Blums *et al.*, 1997; Grand & Flint, 1997; Klvaňa, 2003). Zdálo by se tedy, že je nejvýhodnější hnízdit co nejdříve, nicméně například vývoj vegetace a dostupnost zdrojů tento trend limitují. V rámci čeledi *Anatidae* stále ještě nacházíme velkou variabilitu jak ve volbě hnízdního biotopu, tak v počtu vajec a v péči o mlád'ata. Vzhledem k prekociální strategii této skupiny, která předpokládá větší investice do vajec s ohledem na velkou samostatnost vylíhlých mlád'at, jsou energetické náklady potřebné pro vytvoření snůšek zjevně vysoké (Boon & Ankney, 1999; Owen & Black, 1990). Samice kachen mohou svou vyšší aktivitou (odchod za potravou) zvětšit pravděpodobnost prozrazení hnízda predátorům oproti samicím, které tuto aktivitu redukují na minimum (Yerkes, 1998). Je tedy pravděpodobné, že investice hnízdících ptáků do snůšky se budou druh od druhu měnit a mohou být výsledkem odlišných adaptivních strategií.

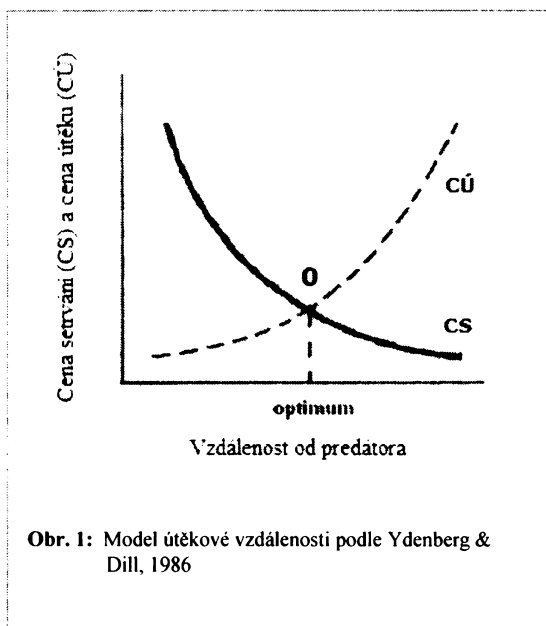
Řešení konfliktních situací a rozhodování mezi rizikem predace (costs) či případnými zisky (benefits) určuje proměnlivost trade-offs (Lima & Dill, 1990), a to rovněž v případě vnitrodruhové variability. Vzájemně protichůdnými proměnnými mohou být v případě péče o mlád'ata a hnízdní predace například počet versus kvalita potomků, nynější a budoucí reprodukce, bezpečnost samice na hnízdě oproti investicím do snůšky nebo výběr hnízdní lokality (Bennet & Owens, 2002). S ohledem na roli vegetačního pokryvu v úspěšnosti hnízdění byly publikovány práce naznačující trade-offs mezi dobře maskovanými hnízdy, bezpečnějšími pro přežití snůšky a současně méně bezpečnými pro inkubující samici (Miller *et al.*, 2007), a hnízdy zakrytými méně, která, z důvodu lepšího výhledu, poskytují větší bezpečí hnízdící samici, ale jsou zase méně bezpečná pro inkubovanou snůšku (Götmark, 1995; Wiebe & Martin, 1998). Rovněž chování rodičů na hnízdě může proto pozitivním či negativním směrem ovlivnit přežití hnízda. Přestože zástupci skupiny *Anatinae* nebývají považováni za agresivní druhy aktivně bránící hnízdo a obecně spoléhají spíše na pasivní krypsi, je pravděpodobné, že před některými druhy predátorů (například krkavcovitými ptáky) snůšku ubránit dokáží (Owen & Black, 1990).

Moje práce se zabývala sledováním hnízdní predace na třech rybníčních lokalitách v letech 2007-2009. Pokusila jsem se vymezit faktory, které mohou mít

vliv na pravděpodobnost predace hnízd a pravděpodobnost predace inkubující samice. Tento výzkum měl poskytnout představu o rozložení trade-offs kachny divoké s ohledem na hnízdní predaci a investice do budoucí reprodukce.

1. 2. Útěková vzdálenost jako antipredační strategie

Rychlý útěk či odlet ve chvíli, kdy vzrůstající nebezpečí překročí prahovou toleranci kořisti, je jednou z nejčastějších antipredačních strategií chránících život dospělého. Vzdálenost, ve které sledované zvíře zahájí únik, bývala tradičně vnímána jako pevná hranice závislá pouze na detekčních schopnostech kořisti (Hediger, 1934). Později se ale začaly objevovat doklady potvrzující fakt, že se útěková vzdálenost jedinců stejného druhu může vlivem mnoha faktorů výrazně měnit (McMilan, 1954; Altmann, 1956). Roku 1986 představili Ydenberg a Dill moderní koncepci útěkového chování a variabilní vzdálenost, ve které zvíře zahájí útěk, definovali jako **flight initiation distance** (FID). Sestavili teoretický grafický model, odrážející předchozí poznatky a zohledňující aktuální rozhodování zvířete. Podle této dynamické koncepce zvažuje ohrožený jedinec výhody (benefits) a rizika (costs) potenciálního setrvání na lokalitě (viz obr. 1) a na jejich základě modifikuje své chování a optimalizuje útěkovou vzdálenost. Ta se proto může u stejného zvířete v několika nezávislých pokusech výrazně lišit.



Faktory, které mění útěkovou vzdálenost jedince, můžeme orientačně rozdělit do tří kategorií – jedná se o stav okolního prostředí, aktuální kondici sledované kořisti a charakter predátora. FID může být ovlivněna pozitivně či negativně v závislosti na vybraných faktorech a sledovaném jedinci. Změny útěkové vzdálenosti je proto nutné posuzovat s ohledem na ekobehaviorální charakteristiky modelového druhu. Zároveň musíme uvážit

pravděpodobné vzájemné interakce jednotlivých faktorů řídících finální únikové chování testovaného zvířete.

Cílem této práce není popsání všech dosud provedených studií, a kompletní výčet cílových druhů, což už bylo zpracováno jinde (review viz Stankowich & Blumstein, 2005) Vzhledem k modelovému druhu této práce, kachně divoké, se pokusím vybrat z faktorů ovlivňujících útekovou strategii ty, které se týkají třídy *Aves*. Právě ptáci jsou skupinou, u níž je počet dosavadních studií poměrně vysoký. Dají se zde tedy vysledovat jisté trendy v modifikaci FID, které platí průřezově pro většinu testovaných druhů, případně takové, které jsou konzistentní v rámci vybrané fylogenetické skupiny.

Mnohé aspekty podmiňující útekové chování kořisti vycházejí ze samotné podstaty predátora. Nejčastějším typem predátora v pokusech bývá člověk-experiménátor. Většina studií předpokládá, že lidé mohou v tomto směru přirozené predátory zcela nahradit a reakce zvířete bude podobná (Berger *et al.*, 1983; Frid & Dill, 2002). Pokud došlo ke srovnání několika potenciálních predátorů, mezi nimiž figuroval člověk (nejčastěji se jednalo o motorové vozidlo, člověka a psa), byla úteková reakce kořisti v případě ohrožení psem vyšší (delší FID – Goethe, 1937; Louis & Le Berre, 2000; Lord *et al.*, 2001) a v případě konfrontace s člověkem skrytým ve vozidle naopak nižší (Holmes *et al.*, 1993; Rodgers & Smith, 1995). Útekovou reakci ale člověk coby „predátor“ u zvířat vyvolává spolehlivě a pro svou praktičnost se tedy nadále používá v celé řadě pokusů. Útekové chování kořisti závisí rovněž na způsobu pohybu predátora v terénu. Je-li směr postupu predátora přímý, tedy po nejkratší trajektorii směrem ke kořisti, vyvolá intenzivnější reakci, než když se jedná o pohyb nepřímý (transverzální) a z pohledu ohroženého zvířete existuje šance, že ho „hledající“ predátor ještě nezaznamenal (Burger & Gotchfeld, 1990; Javůrková, 2006). Rychlý přímý přístup směrem ke kořisti rovněž zvyšuje FID kořisti oproti pomalému přímému přístupu (Lord *et al.*, 2001; Javůrková, 2006).

Dalším faktorem, který modifikuje únikové chování, je také zkušenost s predátorem. U některých druhů může na základě předchozích zkušeností dojít k senzitivaci, která se projeví zvětšováním útekové vzdálenosti s další návštěvou predátora, jindy může naopak docházet k habituaci, tedy k zeslabení negativní reakce. Zcela protikladné výsledky některých výzkumů jsou patrně podmíněny souhrou mnoha motivačních faktorů, které výsledné chování ovlivní. Ptačí druhy žijící synantropně prokazují tendenci k habituaci, což jim usnadňuje získávání potravy a snižuje energetické nároky spojené se zbytečným odletem (*Turdus merula* a *Columba palumbus*, Fernández-Juricic *et al.*, 2002). Zkušenost s člověkem navíc u

těchto ptáků obvykle není negativní. V případě na zemi hnízdících vrubozobých ale podle dosavadních výzkumů dochází k opačnému trendu, tedy senzitivizaci (Gunness & Weatherhead, 2002; Javůrková, 2006). Stejně chování vykazují i lovné druhy zvěře s ohledem na nastávající lovnou sezónu či v reakci na příchod člověka se zbraní (Altmann, 1958; Ackerman *et al.*, 2006). Ptačí druhy pravidelně lovené pro maso mívají FID větší, než srovnatelné druhy, které člověkem pronásledovány nejsou (Laursen *et al.*, 2005).

Počet jedinců ve skupině, která čelí útoku predátora, rovněž pozměňuje útekovou vzdálenost. Zatímco u ryb a kopytníků byla prokázána negativní korelace FID a velikosti skupiny, u některých druhů savců a většiny druhů ptáků byla interakce pozitivní. Příčinou této odlišnosti mohou být dvě různé antipredační strategie, jimiž se jednotlivé druhy zvířat řídí. Zvířata se mohou shlukovat do větších celků z důvodu větší pozornosti skupiny oproti jednotlivcům. Více očí a uší snáze zaznamená přibližujícího se predátora, „střídání hlídek“ navíc dlouhodobě snižuje nároky na pozornost jedince ve stádě ("many eyes hypothesis", Pulliam, 1973). Tento fenomén často využívají právě ptáci a FID zvířat ve skupině je větší než v případě jednotlivce, protože predátor málokdy unikne pozornosti hejna. Příkladem mohou být tyto studie: *Anser brachyrhynchus* (Madsen, 1985), *Aythya fuligula* (Batten, 1977), *Aythya ferina* (Batten, 1977), *Branta bernicla* (Owens, 1977), *Columba palumbus* (Kenward, 1978) a různé druhy plovavých kachen (Laursen *et al.*, 2005).

Druhým důvodem vytváření skupiny je tzv. „confusion effect“ („ztracení se v davu“). Množství nahluoučených zvířat rozptyluje pozornost predátora a snižuje jeho šanci na lovecký úspěch (Kenward, 1978). Hamilton roku 1971 formuloval související vysvětlení poklesu ostražitosti jedince ve větší skupině jako tzv. "dilution effect". Predátor útočící na skupinu je obvykle schopen ulovit právě jednoho jedince. Ve skupině tedy klesá pro každého jednotlivce pravděpodobnost ulovení s rostoucí početností skupiny. Tento typ chování můžeme očekávat u ryb a velkých stádních kopytníků. Jejich FID tedy klesá spolu se vzrůstajícím počtem jedinců ve skupině z důvodu nižší hladiny individuálního vnímání rizika – např. *Culea inconstans* (Abrahams, 1995), *Pomacentrus partitus* (Helfman & Winkelman, 1997), *Notropis hudsonius* (Seghers, 1981), *Alces alces* (Altmann, 1958) a *Ovis aries* (Hutson, 1982).

Hypotéza optimální útekové vzdálenosti může dobře posloužit i jako měřítko fyzické kondice jedince. Lze předpokládat, že zvíře, jehož fyzická kondice není

optimální, bude modifikovat své únikové chování. Nejvíce pokusů zaměřujících se na změny fyzické kondice se ale týká ještěrovitých plazů, u nichž lze jako snadno měřitelné oslabení hodnotit přítomnost či ztrátu ocasu (reviewed in Blumstein, 2005). U ptáků se obdobné pokusy provádějí obtížněji. Kenward (1978) dokumentoval prodloužení FID u slabších jedinců holuba hřivnáče (*Columba palumbus*), Martín *et al.* (2006) zase na základě imunitní reakce (T-cell-mediated immunity) dokázali u méně kvalitních mláďat tučňáků (*Pygoscelis antarctica*) větší toleranci vůči přibližujícímu se člověku. Oslabení způsobené atrofií křídelních svalů inkubujících samic ptáků může rovněž měnit útekové chování (Veasey *et al.*, 2000), neboť vzletové schopnosti těchto samic jsou oproti nehnízdícím ptákům průkazně sníženy (Kullberg *et al.*, 2002). Tato hypotéza ale dosud nebyla důkladněji prozkoumána, u drtivé většiny druhů potvrzující data chybí.

Morfologické charakteristiky tělesné stavby ptáků předurčují jednotlivé druhy k různým způsobům antipredačního chování. Blumstein (2006) se pokusil vysvětlit variance FID (coby měřítka plachosti) mezi 150 druhy ptáků pomocí morfologických a behaviorálních charakteristik druhů. Signifikantně prokázal pouze závislosti růstu FID spolu se vzrůstající velikostí těla jednotlivých druhů, což potvrdily i další práce (Holmes *et al.*, 1993; Laursen *et al.*, 2005; Fernández-Juricic *et al.*, 2006). Poslední jmenovaný tým v témže roce prokázal ještě jednu mezitaxonovou závislost, kterou byla vyšší FID u druhů se špičatým tvarem křídel, oproti druhům s křídly na konci zaoblenými (druhá skupina ptáků startuje ze země lépe a rychleji). Další průřezové charakteristiky již ale nevycházely nikterak jednotně. Úteková vzdálenost tedy patrně varíruje podle exkluzivních adaptací jednotlivých druhů či vyšších taxonů.

Vzhledem k tomu, že se v mnoha výzkumech používá úteková vzdálenost coby okamžitý ukazatel vnímané míry predičního rizika, dalo by se předpokládat, že se FID bude lišit u příbuzných druhů i s ohledem na teorii life-history. Tato teorie předpokládá, že méně plodné druhy zvířat žijících déle, by měly při setkání s predátorem riskovat méně, než druhy krátkověké a plodnější (Roff, 2002). Ackerman *et al.* roku 2006 tuto domněnku ve své studii porovnávající 7 druhů amerických kachen nepřímo potvrdili, neboť zaznamenali pozitivní korelaci mezi mírou rizika (tedy vzdáleností, na jakou se kachny byly ochotny přiblížit směrem k návnadě) a „reproductive output“ jednotlivých druhů, tedy hodnotou udávající poměr průměrné hmotnosti snůšky a hmotnosti samice. Podobný výsledek uvádějí rovněž Forbes *et al.* (1994). U vodních, terestricky hnízdících ptáků, byl dále

prokázán vliv velikosti snůšky na změny FID. Odlétající samice kryptických druhů mohou odletem z hnízda prozradit přesné umístění snůšky (viz kap. 2. 2.), proto mezi útekovou vzdáleností a celkovým objemem vajec vychází u vrubozobých negativní závislost (Forbes *et al.*, 1994; Guinness & Weatherhead, 2002; Albrecht & Klvaňa, 2004; Quillfeldt *et al.*, 2005).

S ohledem na kachnu divokou, modelový druh této práce, nemohu nezmínit vliv kryptického zbarvení a parametrů vegetace na útekové chování. Krypse byla bohužel dosud studována pouze u několika druhů plazů. Tyto práce ale jednotně dokládají, že zvířata v nevýrazné kryptické barevné fázi měla FID kratší, než jedinci stejného rodu či druhu, kteří byli zbarvení výrazněji (Martín & López, 1999; Schulte *et al.*, 2004).

Chování krypticky zbarvených živočichů je značně závislé na typu podkladu a případné dostupnosti refugia. Tyto charakteristiky vytvářejí velmi úzce svázaný komplex a je obtížně určit přesný vliv jednotlivých proměnných na útekové chování. Vegetační pokryv může fungovat jako bezpečná zóna, ve které se pronásledovaný živočich skryje (McLean & Godin, 1989), zároveň ale hustá vegetace zhoršuje přehled o situaci a snižuje schopnost ukrytého zvířete detekovat predátora (Carey & Moore, 1986; Martella *et al.*, 1995). Dosavadní studie nicméně dokazují větší FID v otevřených habitatech oproti oblastem výrazně krytým vegetací – a to jak u ještěřů (Bulova, 1994; Martín & López, 2000; Cuadrado *et al.*, 2001; Cooper, 2003; Vanhooydonck *et al.*, 2007) tak u ptáků (Stalmaster & Newman, 1978; Burger & Gotchfeld, 1981; Albrecht & Klvaňa, 2004). Obdobná je role refugia, tedy útočiště či skrýše, jehož dosažením může kořist před predátorem uniknout. Jako refugium může posloužit odlišný typ vegetace, trs trávy, nerovnost terénu, nora či nějaká jiná bezpečná zóna. FID jedinců, kteří to mají k úkrytu daleko, je proti v prostoru lépe situovaným jedincům téhož druhu vyšší (McLean & Godin, 1989; Bonenfant & Kramer, 1996 & 1997; Cooper, 1997; Martín & López, 2003). Dosud ovšem nebylo provedeno žádné zhodnocení vlivu refugia na FID u ptáků, patrně z důvodu obtížného vymezení pojmu. Refugiem se u druhů schopných letu může stát i koruna stromu nebo hustý keř. Obvykle proto bývá v dostupných pramenech zhodnocena pouze změna hustoty nebo typu vegetace a termín refugium se zde vůbec neobjevuje.

V této diplomové práci jsem proto testovala vliv potenciálního refugia, kterým by měla být vodní hladina, na únikovou vzdálenost kachny divoké.

CÍLE PRÁCE

Úkolem této práce bylo analyzovat vybrané faktory, které ovlivňují riziko predace snůšky a inkubující samice kachny divoké a modifikují antipredační chování samice na hnízdě. Pokusila jsem se nalézt odpověď na stanovené otázky dvou vymezených okruhů:

1) Přežívání hnízd a pravděpodobnost jejich predace s ohledem na vybrané environmentální charakteristiky

- Mění se pravděpodobnost predace samic na hnízdech s ohledem na parametry umístění hnízda (vegetační pokryv v okolí, vzdálenost od vodní hladiny, přítomnost dřevin nad hnízdem)?
- Mění se pravděpodobnost predace snůšky s ohledem na parametry umístění hnízda (vegetační pokryv v okolí, vzdálenost od vodní hladiny, přítomnost dřevin nad hnízdem)?
- Existují trade-offs mezi rizikem predace snůšky a predace inkubující samice v závislosti na umístění hnízda?
- Ovlivňují případné trade-offs investici do současné reprodukce (tj. energetická investice do snůšky měřená jako její objem)?

2) Změny v antipredačním chování (variance v útěkové vzdálenosti) hnízdící samice v závislosti na vzdálenosti od refugia

- Slouží vodní hladina jako refugium, které kachny preferují v případě ohrožení?
- Existuje vztah mezi FID a umístěním kachních hnízd s ohledem na jejich vzdálenost od nejbližší vodní hladiny?

2. MATERIÁL A METODIKA

Výzkum sloužící jako podklad pro tuto diplomovou práci probíhal sezónně v letech 2007, 2008 a 2009 na vybraných hnízdnicích lokalitách v oblasti Třeboňské pánve v jižních Čechách v okruhu několika kilometrů od města Veselí nad Lužnicí (49° 9' N, 14° 43' E).

2. 1. Charakteristika sledovaného území

Chráněná krajinná oblast Třeboňsko byla vyhlášena v roce 1979, ale již roku 1977 vznikla na tomto území jedna ze šesti biosférických rezervací UNESCO v České republice. Na ploše 700 km² se nachází 465 rybníků propojených sítí vodních tok svádějících vodu do řek Lužnice a Nežárka. Pánev, jejíž nadmořská výška se dnes pohybuje mezi 410-450 m n. m., vznikla důsledkem zlomové tektoniky v období svrchní křídly a terciéru a následně byla vyplňována sedimenty, z nichž nejmocnější vrstvy tvoří nezpevněné usazeniny z konce druhohor. Půdotvornou činností vznikly na tomto základě převážně půdy s nízkým obsahem živin a četná rašeliniště. Pro potřeby zemědělské činnosti a z důvodu zintenzivnění chovu ryb byla lokalita v posledních desetiletích druhotně obohacována živinami s následkem plošné eutrofizace půd a vod. Průměrná roční teplota v oblasti je 8° C, průměrné roční srážky dosahují 650 mm (<http://www.trebonsko.ochranaprirody.cz>). Díky velkému podílu vodních ploch je celá oblast Třeboňské pánve teplejší než území se srovnatelnou nadmořskou výškou (Květ *et al.*, 2002).

I přes nepůvodní krajinný charakter, již od 12. století intenzivně přetvářený člověkem, tvoří Třeboňsko z hlediska ochrany fauny a flory velmi důležitý územní celek. Nachází se zde 16 evropsky významných lokalit začleněných do systému Natura 2000. Krajina vytváří mozaiku lesních porostů, rybníků, mokřadů, zaplavovaných luk, polí a suchých písčín s vazbou specifických rostlin a živočichů. Této pestrosti odpovídá především zastoupení společenstev bezobratlých, pevně vázaných na mikroklima jednotlivých ekosystémů. Často se jedná o glaciální relikty přetrvávající v oblasti rašelinišť, která si zachovala ráz podobný severským mokřadům. Z hlediska fauny obratlovců na Třeboňsku jednoznačně dominují ptáci. Meandrující řeky, mokřady a rozsáhlé litorální plochy poskytují útočiště mnoha

stálým i tažným druhům, slouží rovněž jako hlavní tahový koridor pro ptáky migrující na zimoviště. Počet druhů zaznamenaných v oblasti přesáhl 270, u více než 180 z nich je evidováno hnízdění. Nejpočetnější skupiny tvoří brodiví a vrubozobí. S výjimkou losa zde ze savců nalézáme převážně druhy běžné na celém území Čech. Významnějším z nich je pouze ohrožená vydra říční (*Lutra lutra*), která na Třeboňsku vykazuje stabilní populaci 100-150 jedinců (<http://www.treboňsko.ochranaprirody.cz>). Z nepůvodních druhů, výrazně zasahujících do skladby druhových společenstev, je třeba jmenovat norka amerického (*Neovison vison*), jehož stavy od konce 20. století celorepublikově stoupají (Fisher *et al.*, 2009).

Terénní část mé výzkumné práce probíhala na třech lokalitách - rybnících Starý, Vlkovský a Krajina. Rybníky Vlkovský a Krajina se nacházejí nedaleko od sebe v okolí vesnice Vlkov, rybník Starý leží přibližně deset kilometrů od nich mezi městy Veselí nad Lužnicí a Soběslav. Jednotčím prvkem jmenovaných lokalit je výskyt umělých ostrovů (deponií), na nichž výzkum probíhal. Velikost všech deponií na studovaných lokalitách vždy umožňovala důkladné prohledání ostrova a nalezení většiny hnízd cílového druhu – jednalo se o malé až středně velké plochy do 6000 m². Přesné informace o rozloze rybníků a ostrovů uvádím souhrnně v tabulce 1. Důvodem soustředění pokusů na ostrovy a zanedbání potenciálních hnízd na březích rybníků byl rovněž fakt, že počet hnízd na ostrovech bývá výrazně vyšší než v litorálu z důvodu horší dostupnosti ostrovů pro terestrické predátory (Hořák, 2003; Albrecht *et al.*, 2006). Tento předpoklad potvrzují i zkušenosti týmů pracujících dlouhodobě na srovnatelných lokalitách v okolí Veselí nad Lužnicí (Kreisinger a Javůrková, *unpubl.*), podle nichž není hnízdění kachen divokých v litorálu rybníků příliš časté.

Vegetační kryt na studovaných lokalitách tvoří především vysoké porosty rákosů (*Phragmites australis*) a orobinců (*Typha latifolia*) v litorálních zónách vlhkých břehů. Ostrůvkovitě je prorůstají vrby (*Salix* sp.). Sušší středy ostrovů byly pokryty nízkými ostřicemi (*Carex* sp.), kopřivami (*Urtica dioica*), lokálně i porosty ostružin a malin (*Rubus* sp.). Z dřevin rostou na sledovaném území převážně bezové keře (*Sambucus nigra*), vzácněji zde najdeme břízy (*Betula pendula*) a středně vzrostlé jehličnaté či listnaté stromy (*Picea abies*, *Quercus* sp., *Fraxinus* sp.).

Tab. 1: Rozměry sledovaných rybníků a ostrovů, na nichž probíhal výzkum

	lokality	rozloha v m ²
	Rybník Krajina, celková plocha	106990
z toho:	ostrov 1	1246
	ostrov 2	2262
	ostrov 3	694
	Rybník Vlkovský, celková plocha	434376
z toho:	ostrov 1	142
	ostrov 2	225
	ostrov 3	1045
	ostrov 4	802
	Rybník Starý, celková plocha	502366
z toho:	ostrov 1	5718
	ostrov 2	3070
	ostrov 3	3032

2. 2. Modelový druh

Jako modelový druh pro následující experimenty jsem zvolila naši nejběžnější plovavou kachnu – kachnu divokou (*Anas platyrhynchos*). Tento zástupce čeledi *Anatidae* patří na jmenovaných lokalitách k nejběžnějším a jeho četný výskyt i velký počet aktivních hnízd umožňuje získání dostatečného množství dat pro etologické experimenty. Dalším příznivým faktorem pro mou práci je velká vegetační variabilita hnízdního biotopu vybraného druhu a značně proměnlivá vzdálenost reálných hnízd od vodní hladiny.

Kachna divoká patří mezi kachny plovavé (*Anatinae*). Tito ptáci bývají dobří letci, dokáží odstartovat téměř kolmo z vodní hladiny či země bez jakéhokoliv rozběhu. Jejich končetiny jsou ve srovnání s kachnami potápivými posazeny blíže středu těla a plocha plovací blány je menší, což plovavým kachnám usnadňuje pohyb na suchu, kde často hnízdí a někdy zde i hledají potravu.

Krypticky zbarvené samice kachen divokých hnízdí terestricky a svou přítomností na hnízdě zakrývají a maskují světle zbarvená vejce. Proto se kachny v případě ohrožení snaží zůstat na hnízdě do poslední možné chvíle, neboť prozrazením snůšky samicí hrozí zvýšené riziko predace vajec (Albrecht & Klvaňa, 2004). Zmiňované chování proto umožňuje experimentátorovi opatrný pohyb po ostrovech před provedením pokusu, aniž by samice sedící na snůšce nechtěně vyplašil.

S inkubací začíná samice až po snesení posledního vejce, počet vajec ve snůšce proto velmi dobře umožňuje určit stáří hnízda. Délka inkubace se pohybuje v průměru kolem 26 dnů (Caldwell & Cornwell, 1975).

2. 3. Hledání hnízd a stanovení základních měřených parametrů

Terénní výzkum probíhal tři po sobě následující sezony od poloviny dubna do konce června. Sledované období pokrývalo naprostou většinu hnízdního intervalu kachny divoké.

Na ostrovech byla hnízda vyhledávána jednou za 5-7 dní systematickým procházením oblasti a rozhrnování porostů trav a keřů pomocí pádla. Pohyb experimentátora po ostrově byl natolik hlučný, aby spolehlivě vyplašil všechny na hnízdě ukryté samice. Pravděpodobnost přehlédnutí hnízdící kachny byla proto velmi nízká. Přibližně 90% nalezených hnízd obsahovalo vejce stará méně než pět dní od počátku inkubace. Poté, co samice opustila snůšku a odlétla, bylo již možné dohledat hnízdo zcela přesně. Následně jsem jej označila pro potřeby pozdějšího pokusného přístupu přilepením značky z kusu červené lepicí pásky na přilehlou vegetaci. Značka nebyla umístována přímo nad hnízdo, abych eliminovala možnost vytvoření "search image" u potenciálního predátora. Dále jsem s přesností na 0,5 m změřila nejkratší vzdálenost k vodní hladině, vždy kolmo na nejbližší břeh.

Každé vejce nalezené ve hnízdě bylo na dvou místech popsáno čísly (pro odlišení rozesnášeného hnízda, v němž při příští kontrole vajíčka přibyla, a případnou evidenci návštěvy predátora) a změřeno pomocí posuvného měřidla s přesností na desetinu milimetru. Zjišťovanými rozměry byla maximální šířka a výška vejce, což dále umožňuje vypočítat celkový objem snůšky v cm^3 podle vzorce $\text{objem} = \text{délka} \times \text{šířka}^2 \times 0,55$ (Rohwer, 1988)

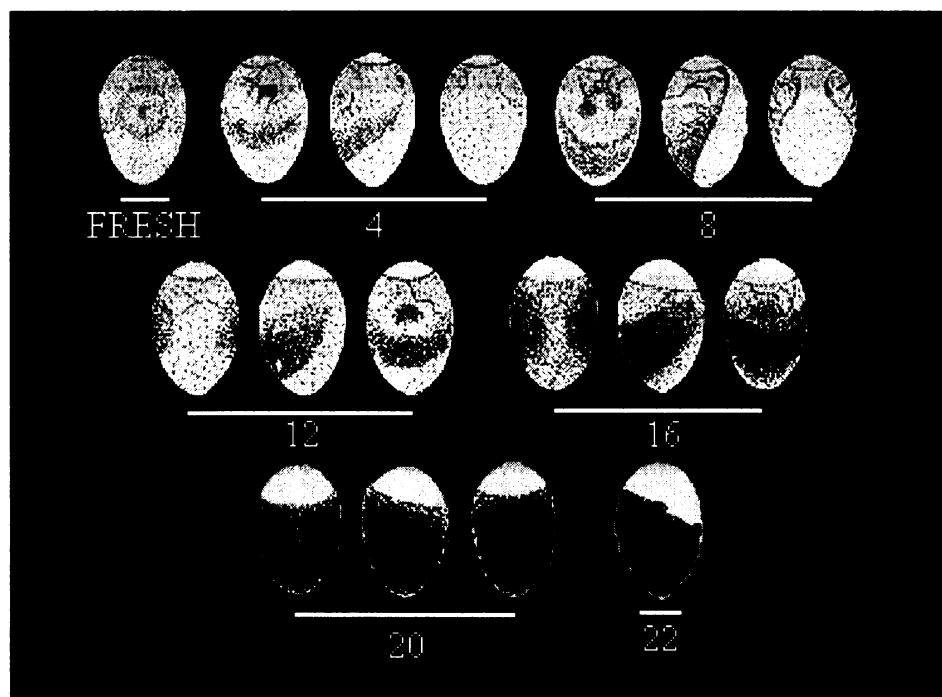
Dobu inkubace jsem stanovovala za pomoci tzv. „candleru“ (Weller, 1956; Young, 1987, viz obr. 2). Po zjištění nasezlosti vajec jsem snůšku zařadila do jednoho z pěti inkubačních stádií (viz tab. 2) a pro co nejpřesnější přiřazení stáří ve dnech zvolila vždy polovinu intervalu přiřazeného stádia.

Pro následné vypracování tabulky s údaji ohledně přežívání hnízd bylo nutné zavést ještě vysvětlující proměnnou, tzv. „laying“. Jedná se o určení co nejpřesnějšího data, kdy samice založila hnízdo a snesla první vejce. Vzájemné porovnání této proměnné umožnilo umístit hnízda na časovou osu a zjistit, zda nějak

souvisí úspěšnost přežití hnízda až do inkubace s konkrétním intervalem v širokém hnízdním období kachen divokých. „Laying“ vypočítáme tak, že určíme stáří nalezených vajec (viz výše), zjistíme den, kdy kachna začala na vejcích sedět (inkubuje vždy až po snesení posledního vejce). Následně odečteme celkový počet vajec nalezený ve snůšce, neboť samice kachny snáší právě jedno vejce denně (Alisauskas & Ankney, 1992). Pro přesné a srovnatelné zasazení „laying“ na časovou osu používám číslování dnů v roce (od 1 do 365), založení většiny hnízd tedy spadá přibližně do rozpětí hodnot 95-145, které odpovídají měsícům duben a květen.

Tab. 2: rozdělení stáří snůšek do kategorií podle inkubačních stadií podle Javůrková, 2007

Inkubační stadium	stáří snůšky ve dnech (od počátku inkubace)
1	0-4
2	5-8
3	9-15
4	16-20
5	20 a více



Obr. 2: Struktury vejce pozorované pomocí candleru a umožňující určit stáří nalezené snůšky. Výrazné jsou zejména změny ve velikosti vzduchové komůrky, viditelnost žloutku a tmavé plochy u starších vajec znázorňující postupný vývoj embrya – podle Weller, 1956

2. 4. Parametry vegetace

Pomocí černobílé šachovnice 20×20 cm tvořené 16 čtverci a umístěné přímo do hnízda jsem u každého hnízda stanovila jeho „zakrytost“ v procentech ze čtyř stran a shora z kontrolní vzdálenosti 1 metr. Pro další práci s útekovou vzdáleností bylo důležité především vegetační zakrytí ze strany příchodu predátora (člověka), další místa pro měření byla proto odvozena od tohoto směru – zprava, zleva a z protilehlé strany. Z těchto hodnot jsem vypočítala i průměrné zakrytí hnízda, které jsem dále použila jako proměnnou při testování výsledků.

Některá nalezená hnízda se nacházela v otevřeném terénu a byla maskována pouze bylinami, trávou, či hnízdním materiálem. Část samic ale využívala pro vybrání a zamaskování hnízdní kotliny i místa s větším výskytem pevných překážek, jako jsou například uschlé větve, pod nimiž je hnízdo schováno, padlý kmen stromu či hustý keř v těsné blízkosti hnízda. Tyto rozdíly v hnízdním habitatu mohly mít výrazný vliv na predaci samic či přežívání hnízd, protože pevná překážka sice snižuje šanci na nalezení a plnění hnízda predátorem, zároveň ale omezuje útekové schopnosti sedící samice a znesnadňuje jí rychlé opuštění hnízda. Proto jsem se rozhodla parametr „přítomnost dřevin“, zapisovaný binárně, ještě dále kvalitativně zpřesnit.

Na první pohled sice vidíme, že se nad hnízdem nalézají nějaké překážky, ale stanovit rozsah zakrytí hnízda dřevem je poměrně obtížné. Aby bylo možné tato hnízda mezi sebou dále srovnávat, používala jsem jednoduchý test – zapichování tenké tyčky o délce 1 m kolmo do pěti míst v bezprostředním okolí hnízda. První místo vpichu bylo voleno přímo nad hnízdem, další čtyři pak do čtverce ve vzdálenosti půl metru od hnízda. U každého vpichu jsem zaznamenala, kolik větvíček či kusů dřevin se přímo dotýkalo tyčky, počet celkově započítaných bodů tak schématicky znázorňuje hustotu zakrytí a jeho potenciální prostupnost. Pokryv dřevin byl určován z výšky přibližně 1,5 metru. Do této úvahy nebyly tedy zahrnuty vysoké keře a koruny stromů. Za „dřeviny“ byly považovány živé či mrtvé rostliny, které by dospělou kachnu zabrzdily při pokusu o útěk (mohutné keře, suché klesti), nikoliv však rákos, ostružiní či maliní.

2. 5. Kontrola hnízd, sledování přežívání a zaznamenávání predace samic

Hnízda na lokalitách byla kontrolována v přibližně týdenních intervalech. Vždy byly nejprve provedeny plánované testovací přístupy na vybraných (již známých) hnízdech. Poté jsem propátrala lokalitu, vyplašila všechny dosud sedící samice, označila páskou nová hnízda a nakonec provedla evidenci stavu hnízd již sledovaných.

Na základě pravidelných kontrol na lokalitách jsem při každé návštěvě zaznamenávala přežívání hnízda a osud snůšky. Osud hnízda byl zařazen do jedné ze 4 kategorií - hnízdo se mohlo úspěšně vylíhnout, mohlo dojít k jeho predaci, mohlo být opuštěno či došlo k predaci samice.

- 1) V charakteristikách přežívání hnízda byla jako „úspěšná“ hodnocena ta, která predátoři nenašli (tedy hnízda, jež se vylíhla či byla opuštěna bez známek predace).
- 2) Jako „opuštěné“ bylo klasifikováno to hnízdo, na němž ani po dvou po sobě následujících kontrolách nebyla pozorována samice a snůška byla vychladlá.
- 3) Predované hnízdo je takové, na němž došlo k zabití samice nebo ztrátě či poškození celé snůšky nebo její části.

Dobu přežívání hnízda jsem počítala od data nalezení hnízda do doby ztráty hnízda z evidence. Obvykle nebylo známo přesné datum ztráty hnízda, k predaci či líhnutí došlo mezi předposlední a poslední návštěvou na lokalitě, při níž jsem změnu zaznamenala. Proto jsem výsledný počet úspěšných dnů počítala tak, že jsem nejprve sečetla dny, v nichž bylo přežívání hnízda jisté (tedy až k poslední kontrole, při níž bylo hnízdo stále ještě aktivní). Z posledního časového intervalu, v němž ke ztrátě došlo, jsem poté přičetla do „úspěšných“ pouze polovinu dní (v případě šestidenního intervalu 3, v případě pětidenního 2,5). Pokud byla během evidence hnízda predována snůška či samice, od všech úspěšných dní konkrétního záznamu jsem odečetla jeden neúspěšný (tedy den, v němž došlo k predaci) a neúspěch zaznamenala zvlášť (Mayfield, 1975).

Při pravidelných kontrolách ostrovů nebylo možné přehlédnout kadaver predované kachny. Bylo-li možné ze zbytků peří určit, že se jedná o samici, pokusila jsem se dohledat hnízdo se zbytky vajec. To se mi podařilo přibližně v 75% případech. Nalezení hnízd bylo ve většině případů poměrně snadné, neboť na spojenci mezi kadaverem samice a hnízdem se často nalézalo vytrhané peří a vzdálenost mezi mrtvou samicí a snůškou nebyla obvykle větší než tři metry. Poměrně často jsme

nalezli zabitou samici spolu s dosud nevidovaným hnízdem, pravděpodobně se tedy jednalo o hnízda rozsnášená či zcela nová, což potvrzovalo i nízké inkubační stadium vajec. U těchto hnízd byly dodatečně změřeny vegetační charakteristiky, přítomnost dřevin a vzdálenost od vody.

2. 6. Měření útekové vzdálenosti a design pokusů

Dva pokusy, jejichž design je rozepsán níže, měly otestovat schopnost samic kachny divoké vnímat vodní hladinu jako refugium a vyhodnocovat její zhoršenou dostupnost coby ekvivalent větší míry rizika. První pokus využívá pro zhodnocení intenzity rizika útekovou vzdálenost (FID). Druhý pokus vyhodnocoval preferenci samice pro potenciální refugium podle směru odletu po vyplašení přicházejícím člověkem.

2. 6. 1. Přístup „přímý“ – vliv vodního refugia na útekovou vzdálenost

Vytipovaná označená hnízda jsem při druhé kontrole ostrova otestovala na útekovou vzdálenost samice při přímém přístupu směrem k hnízdu. Vzhledem k hypotetickému vlivu vodní hladiny coby refugia na útekovou vzdálenost kachny byl přístup veden vždy směrem kolmo na nejbližší vodní hladinu (tedy tak, aby mohla samice uletět nejkratší cestou směrem k vodě a přístupy byly mezi sebou srovnatelné). Zároveň bylo třeba volit cestu k místu začátku přístupu tak, aby nebyly předem vyplašeny ostatní samice sedící na ostrově. Pokusila jsem se tedy pokud možno pomalu a potichu dostat do vhodné polohy pro začátek přístupu tak, aby má následná cesta přímo směrem k testovanému hnízdu byla vždy z pohledu přehající samice zároveň nejkratší cestou k vodě (viz obr 3). Úteková vzdálenost na hnízdě sedící kachny divoké je vždy poměrně krátká, proto jsem zvolila pro začátek přístupu hranici 6 m od hnízda. Tato hranice by měla představovat již jen minimální míru rizika (Albrecht & Klvaňa, 2004). Po nalezení vhodného místa na přímce směrem ke kachně a ze vzdálenosti 6 metrů (pokud to velikost ostrova umožňovala) jsem vyrazila chůzí rychlostí 0,75 m/s směrem k hnízdu s pohledem upřeným přímo do místa předpokládaného výskytu sedící samice. Ve chvíli opuštění hnízda kachnou (vyběhnutí nebo odlet) jsem se zastavila, změřila zbývající vzdálenost směrem k hnízdu s přesností na 0,5 m a zaznamenala datum přístupu.

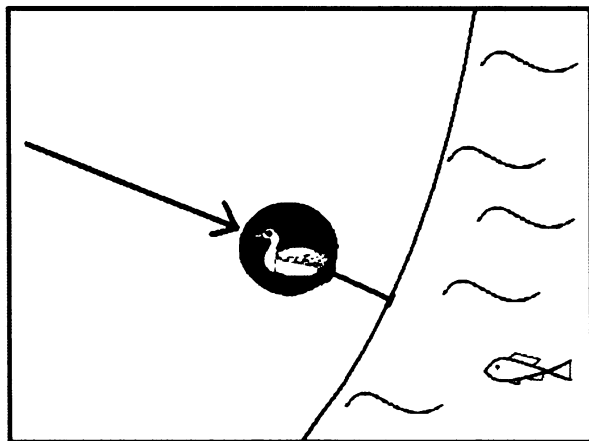
2. 6. 2. Přístup „podél vody“ – vliv vodního refugia na směr útěku

Pro potvrzení role vodní hladiny coby refugia pro hnízdící kachny divoké jsem provedla ještě jednu sadu testovacích přístupů, které lze nejlépe charakterizovat přívlastkem „podél vody“. Jednalo se o cílené vyplašení na hnízdě sedící samice a zaznamenání směru, kterým po překročení FID uletí. Hnízda pro přístup „podél vody“ byla vybírána nenáhodně a to tak, aby:

1) jejich umístění umožnilo tichý přesun experimentátora do počáteční šestimetrové vzdálenosti a inkubující samice přitom nic nezaznamenala

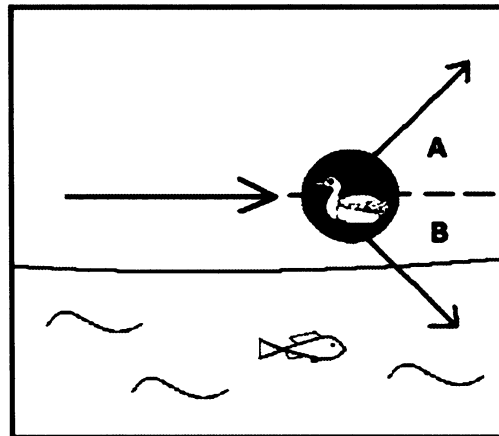
2) bylo možno jednoznačně určit, kterým směrem leží nejbližší vodní hladina. Nebyla tedy zahrnuta hnízda situovaná v samém středu ostrovů a dále hnízda umístěná na ostrovech příliš malých, kde již nejbližší vodní hladinu prakticky určit nelze.

Místo počátku přístupu jsem volila ve stejné vzdálenosti od vody, v jaké se nacházelo testované hnízdo. Samotný pokusný přístup (viz obr. 4) byl veden vždy podél vodní hladiny (lhostejno, zda zprava či zleva) směrem přímo k sedící samici rychlostí přibližně 0,75 m/s. Po úletu kachny jsem ve svých záznamech rozlišovala odlet na vodní hladinu (směrem k vodě od pomyslné přímky prodloužující trajektorii mého pohybu) a na druhou stranu (tedy směrem do centra ostrova).



Obr. 3: Schématické znázornění přístupu „přímou“

Černá šipka naznačuje postup experimentátora při testovacím přístupu – v tomto případě vždy kolmo na nejbližší vodní hladinu; červená úsečka značí měřenou vzdálenost hnízda od nejbližší vodní hladiny.



Obr. 4: Schématické znázornění přístupu „podél vody“ :

Černá šipka naznačuje postup experimentátora. Prodloužená přímka (černě přerušovaně) vymezuje teoretickou hranici využívanou pro zhodnocení směru odletu. Odlet kachny (červeně) směrem na polovinu označenou červeným A znamená pohyb směrem „na pevninu“ (0), strana s červeným B značí odlet „k vodě“ (1).

2. 7. Analýza dat

Získaná data byla analyzována pomocí statistického programu R verze 2.8.1. Data v souborech nebyla nezávislá, většina údajů o přežívání hnízd a samic byla proto vyhodnocena pomocí zobecněného lineárního modelu se smíšenými efekty (Generalized linear mixed effect models – GLMMs) předpokládající binomické rozdělení chyb a používající logit link funkci. Do mixovaných modelů se pro ošetření prostorové závislosti dat vkládal náhodný efekt, kterým byla identita ostrova vnořená do identity rybníka. V případě predace inkubující samice byla použita binární vysvětlovaná proměnná (0, 1). Predace samice byla u velké části hnízd zjištěna již při nálezů hnízda a proto nemohlo být odhadnuto přežívání hnízd na základě Mayfieldovy metody (Mayfield, 1975). Přežívání hnízd naproti tomu bylo modelováno jako poměr úspěšných vs. neúspěšných dní podle Aebisherovy metody pro zhodnocení počtu vajec v hnízdech. Dalšími použitými modely byly lineární model se smíšenými efekty (Linear mixed effect model – LME) a analýza kovariance (ANCOVA), využívaná pro útekovou vzdálenost. Pro analyzování únikového experimentu č. 1. byl použit binomický test. Data pro zhodnocení počtu dřevin nad hnízdem neměla podle Shapiro Wilks testu normální rozdělení a proto byl pro jejich vyhodnocení použit neparametrický Mann-Whitney U test.

Z plného modelu byly postupně odfiltrovány veličiny, které signifikantně nepřispívaly k vysvětlení variability pomocí zpětné (backward) eliminace proměnných. Míra signifikance interakcí mezi rokem a ostatními proměnnými u přežívání hnízd byla testována pomocí maximum likelihood ratio testu. Finální minimální adekvátní model (MAM) zahrnoval proměnné, jejichž odstranění by výrazně ovlivnilo vysvětlovací schopnost modelu ($\alpha < 0,05$), viz Crawley (1993). Odhady parametrů v tabulkách byly uvedeny až po statistické kontrole na všechny ostatní proměnné v MAM.

Vysvětlující proměnné využívané v jednotlivých modelech byly tyto:

rok přístupu – pro zjištění případných odlišností mezi sezónami 07, 08 a 09

zakrytí ze strany přístupu – hustota vegetace zakrývající samici přímý výhled na přicházejícího predátora (v procentech)

zakrytí průměr – průměrné zakrytí získané součtem procentuálních hodnot ze 4 stran kolem hnízda a vydělené čtyřmi

zakrytí shora – procenta vegetace kryjící hnízdo při pohledu shora, důležité pro viditelnost hnízda a jeho možnou predaci

zakrytí příchod – podíl vegetace zakrývající hnízdo ze směru příchodu experimentátora při testovacím přístupu

počet vajec – počet vajec na hnízdě; s faktorem objem snůšky nebylo počítáno, neboť objem snůšky vzrůstal lineárně s počtem vajec a obě veličiny byly mezi sebou silně korelovány

dřeviny – kategorická proměnná zaznamenávající přítomnost dřevin v těsném okolí hnízda (ano/ne)

počet dřevin – proměnná znázorňující intenzitu zakrytí dřevinami a nepřímo hodnotící (ne)prostupnost pokryvu hnízda

laying – datum snesení prvního vejce

stáří snůšky – stáří snůšky v době konání testovacího přístupu

nález – datum zanesení hnízda do evidence

voda – vzdálenost hnízda od vodní hladiny

Jádrem této práce jsou celkem čtyři modely:

1) Faktory ovlivňující pravděpodobnost přežívání snůšky analyzované pomocí GLMM

Vysvětlovaná proměnná: poměr mezi počtem úspěšných a neúspěšných hnízd

Vysvětlující proměnné: dřeviny, laying, zakrytí shora, rok a interakce mezi rokem a proměnnými laying, dřeviny, průměrné zakrytí a zakrytí shora

Random effect: identita ostrova vnořená do identity rybníka

2) Faktory ovlivňující riziko predace samice analyzované pomocí GLMM

Vysvětlovaná proměnná: osud samice

Vysvětlující proměnné: zakrytí shora, průměrné zakrytí, voda, dřeviny, rok 2008, rok 2009, nález

Random effect: identita ostrova vnořená do identity rybníka

3) Vliv faktorů souvisejících s rizikem predace na investici do reprodukce analyzované LME

Vysvětlovaná proměnná: počet vajec

Vysvětlující proměnné: laying, dřeviny, voda

Random effect: identita ostrova vnořená do identity rybníka

4) Test vlivu vzdálenosti hnízda od vodní hladiny na FID hnízdící samice, analyzováno pomocí ANCOVA

Vysvětlovaná proměnná: úteková vzdálenost hnízdící samice

Vysvětlující proměnné: zakrytí příchod, voda, rok, počet vajec, stáří snůšky

3. VÝSLEDKY

3. 1. Faktory ovlivňující pravděpodobnost přežívání snůšky

V letech 2007-2009 bylo nalezeno 153 hnízd se známými parametry převážně na rybnících Starý, Krajina a Vlkovský. Pro potřeby analýzy přežívání snůšky byla z celkového souboru odstraněna hnízda, která byla nalezena již zpředovaná, případně přímo se zabitou samicí na hnízdě. Absence dvou časových údajů (nalezení a ztracení hnízda z evidence) totiž neumožňovala sledovat přežívání u těchto hnízd. Vzhledem k testování možných trade-offs mezi hnízdy, na nichž byla samice zabita a hnízdy ostatními, nebyla nakonec do analýz zařazena žádná z hnízd predovaných samic (celkem 18). Pro modely přežívání snůšky bylo tedy nakonec používáno 125 hnízd. V případě absence některých údajů týkajících se vysvětlujících proměnných nebylo problematické hnízdo zařazeno do analýzy. Vyřazení hnízd kvůli nedostatku údajů ale bylo spíše výjimečné.

Průměrná délka expozice ($15,0 \pm 0,82$ SE) predovaného i úspěšného hnízda byla počítána ode dne nálezů do data odpovídajícího 50% délky intervalu mezi posledním zaznamenáním aktivního hnízda a kontrole, při níž jsem konstatovala vylíhnutí či predaci (Mayfield, 1975).

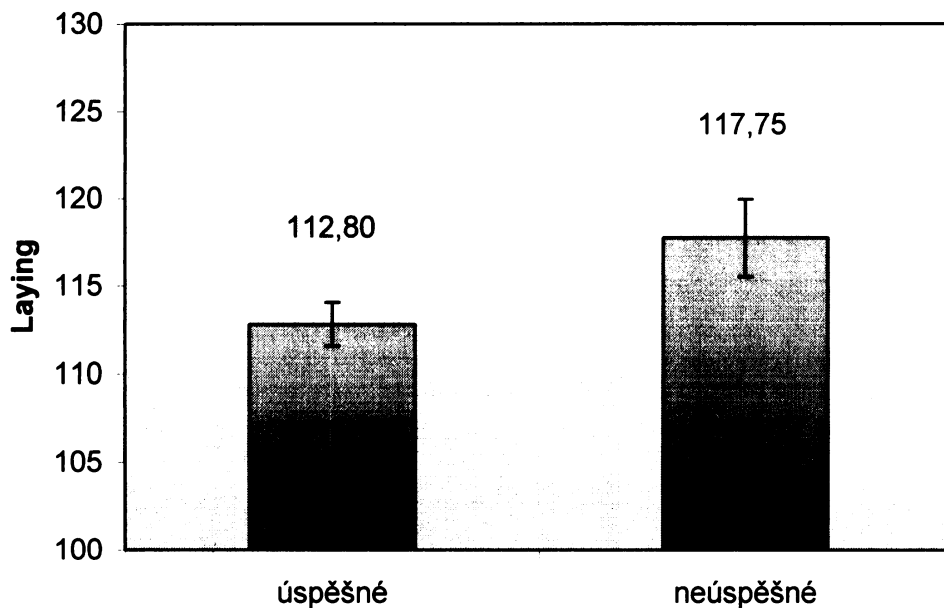
Přežívání hnízd bylo vyhodnoceno redukcí plného GLMM modelu. Vysvětlovanou proměnnou byl poměr mezi počtem úspěšných a neúspěšných dní (Aebischer, 1999). Plný model obsahoval vysvětlující proměnné **dřeviny** nad hnízdem, **laying** (den snesení prvního vejce), **průměrné zakrytí** hnízda, zakrytí vegetací při pohledu **shora**, vzdálenost od vody (**voda**) faktor **rok** (vliv sezóny). Aby bylo možné otestovat konzistenci vlivu jednotlivých proměnných, byly do modelu zařazeny interakce mezi rokem a proměnnými laying, dřeviny, průměrné zakrytí a zakrytí shora. Celkový model prokázal signifikantní vliv proměnných dřeviny a laying (viz tab. 3 a obr. 5). Oproti tomu ani jeden z faktorů zakrytí a interakce mezi zjišťovanými parametry a rokem nebyl průkazný. Minimální adekvátní model (MAM) se signifikantně lišil od modelu nulového ($\Delta Df = 2$, $\chi^2 = 10,591$, $p = 0,0050$) (viz tab. 4) a podíl deviance vysvětlené MAM byl 7,74%.

Tab. 3: Tabulka znázorňující vztah (Estimates) mezi pravděpodobností predace hnízda a proměnnými dřeviny nad hnízdem, **laying**, **průměrné zakrytí**, zakrytí hnízda při pohledu **shora**, vzdáleností hnízda od vody (**voda**) a interakce mezi proměnnými. Signifikantní výsledky jsou zvýrazněny tučně. Odhady jednotlivých efektů jsou kontrolovány na všechny proměnné zahrnuté do minimálního adekvátního modelu. Výsledky byly zaokrouhleny na dvě (čtyři) desetinná místa.

	Estimate	SE	Z value	p
(Intercept)	3,83	0,25	15,07	< 0,0001
dřeviny	1,11	0,52	2,15	0,0317
laying	-0,04	0,01	-2,38	0,0172
průměrné zakrytí	0,003	0,007	0,41	0,6836
shora	0,009	0,007	1,37	0,1721
voda	-0,05	0,09	-0,60	0,5542
factor(rok)2008	0,13	0,44	0,30	0,7631
factor(rok)2009	1,52	1,11	1,37	0,1696

Tab. 4: Tabulka znázorňující redukci plného modelu GLMM testujícího vliv proměnných dřeviny nad hnízdem, **laying**, **průměrné zakrytí**, zakrytí hnízda při pohledu **shora**, vzdáleností hnízda od vody (**voda**) a interakce mezi proměnnými na predaci hnízda. Signifikantní výsledky zahrnuté do minimálního adekvátního modelu (MAM) jsou zvýrazněny tučně.

	D.f.	χ	p
dřeviny	4,66	1	0,0309
laying	5,44	1	0,0197
průměrné zakrytí	0,17	1	0,6824
shora	1,93	1	0,1642
voda	0,34	1	0,5581
rok:2008	2,64	2	0,2677
rok:laying	2,39	2	0,3025
rok:dřeviny	1,10	2	0,5770
rok:průměrné zakrytí	3,93	2	0,1399
rok:shora	1,53	2	0,4647
rok:voda	0,63	2	0,7298



Obr. 5: Průměrná hodnota data snesení prvního vejce (laying) u úspěšných a neúspěšných hnízd. Čísla nad sloupci značí v průměru den, kdy byla hnízda u jednotlivých kategorií založena. Hodnota „laying“ počítá dny od začátku roku, nejbližší celá čísla 113 a 118 tedy symbolizují data 22. dubna a 27. dubna

3. 2. Faktory ovlivňující riziko predace samice

U 153 hnízd zařazených do celkové databáze byla zaznamenávána případná predace samice na hnízdě. Počet zabitých samic na sledovaných lokalitách byl celkem 18 za všechny tři hnízdní sezóny (2007, 2008, 2009).

V roce 2007 bylo nalezeno šest mrtvých samic z celkového počtu (33,3%) v roce 2008 deset (55,6%) a v roce 2009 dvě (11,1%). Vzhledem k tomu, že se ale zároveň měnil celkový počet hnízd zaznamenaný v jednotlivých letech, neudávají tato čísla žádný jednoznačný trend. Nejvyšší počet predáčních událostí (72%) byl v celkovém měřítku dokumentován na rybníce Starý, následoval ho rybník Vlkovský (16,7%) a nejmenší počet predovaných samic byl nalezen na rybníku Krajina (5,6%). Podrobnější rozdělení míry predace kachních samic v jednotlivých letech a její vyjádření v procentech (vždy vztaženo k celkovému počtu hnízd, která se na daném rybníku za rok našla) obsahuje tabulka 5.

Tab. 5: Vyjádření míry predace samic vztahené k celkovému počtu nalezených hnízd v jednotlivých letech a na jednotlivých lokalitách. Číslo před lomítkem udává počet samic predovaných na hnízdě, číslo za lomítkem udává celkový počet hnízd v rámci konkrétní lokality a roku. Procenta vyjadřují podíl predovaných samic na celkový počet hnízd. Poslední dva řádky shrnují všechny tři sledované hnízdní sezóny.

Rok	Starý	Krajina	Vlkovský	celkem
2007	6/29	0/33	0/0	6/62
2007	20,6 %	0 %	0 %	9,68 %
2008	6/29	1/21	3/13	10/63
2008	20,69 %	4,76 %	23,08 %	15,87 %
2009	1/6	0/4	1/6	2/16
2009	16,67 %	0 %	16,67 %	12,5 %
07/08/09	13/64	1/58	3/19	18/141
07/08/09	20,31 %	1,72 %	15,79 %	12,77 %

K analýze dat bylo opět využito GLMM. Protože byla predace samice často zaznamenána při nálezů hnízda, nebylo možno použít Aebisherovu metodu (1999). Vysvětlovanou proměnnou byl proto osud samice (binární proměnná predace vs. nepredace). Plný model obsahoval vysvětlující proměnné zakrytí hnízda **shora**, **průměrné zakrytí** ze stran, vzdálenost hnízda od vodní hladiny (**voda**), přítomnost dřevin nad hnízdem (**dřeviny**) a vliv sezón (**rok 2008**, **rok 2009**). Protože větší část predovaných samic byla nalezena na již zničeném hnízdě, u nějž nebylo možno odhadnout laying, byla pro všechna hnízda v souboru zavedena nová proměnná **nález** (tedy datum nálezů hnízd vynesené na časovou osu) a zařazena do modelu místo „laying“. Vzhledem k tomu, že predace samice byla pozorována na malém vzorku, nebyly do modelu zahrnuty interakce. Redukcí celkového modelu byl prokázán signifikantní vliv vzdálenosti od vody (viz obr. 7) a dřevin nad hnízdem na predaci samice (viz tab. 6). MAM se průkazně lišil od modelu nulového ($\Delta Df = 2$, $\chi^2 = 42,27$, $p < 0.0001$) (viz tab. 7) a podíl vysvětlené deviance tvořil 40,5%.

Tab. 6: Tabulka znázorňující vztah (Estimates) mezi pravděpodobností predace samice a proměnnými dřeviny nad hnízdem, datum nálezů hnízda (**nález**), průměrné zakrytí ze stran (**průměrné zakrytí**), zakrytí hnízda při pohledu **shora** a vliv sezón (**rok**). Signifikantní výsledky jsou zvýrazněny tučně. Odhady jednotlivých efektů jsou kontrolovány na všechny proměnné zahrnuté do minimálního adekvátního modelu. Výsledky byly zaokrouhleny.

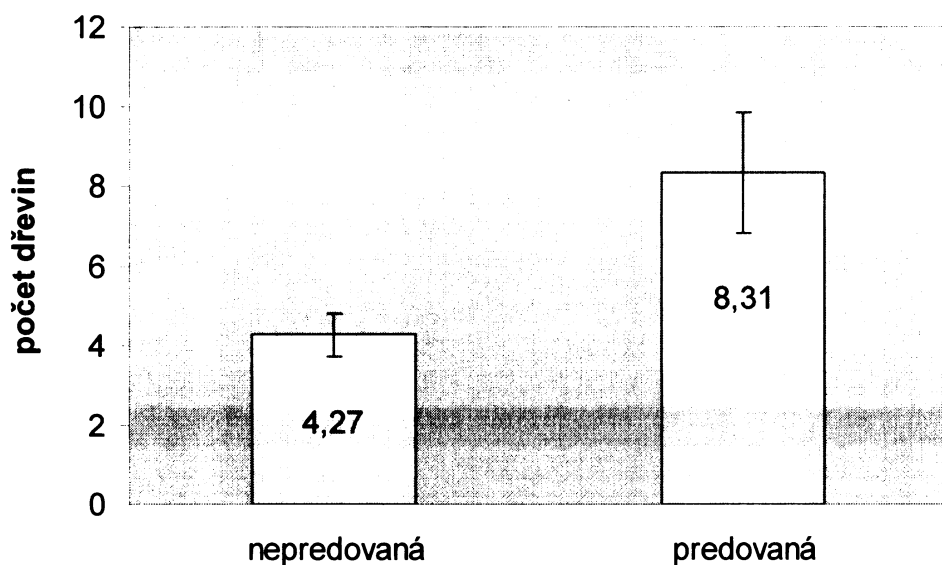
	Estimate	SE	Z value	p
(Intercept)	-8,76	2,10	-4,17	< 0.0001
voda	0,58	0,19	3,09	0,0019
dřeviny	5,07	1,52	3,35	< 0.001
shora	0,01	0,01	1,17	0,2406
průměrné zakrytí	0,01	0,02	0,70	0,4813
nález	0,04	0,03	1,32	0,1873
rok_2008	0,15	0,91	0,17	0,8639
rok_2009	1,50	1,31	1,15	0,2509

Tab.7: Tabulka znázorňující redukci plného modelu GLMM testujícího vliv proměnných dřeviny nad hnízdem, datum nálezů hnízda (**nález**), průměrné zakrytí hnízda ze stran (**průměrné zakrytí**), zakrytí hnízda při pohledu **shora** a vliv sezón (**rok**). Signifikantní výsledky zahrnuté do minimálního adekvátního modelu (MAM) jsou zvýrazněny tučně.

	D.f.	Chi	p
voda	11,05	1	< 0.001
dřeviny	23,56	1	< 0.0001
shora	1,35	1	0,2445
průměrné zakrytí	0,48	1	0,4889
nález	1,65	1	0,1985
rok	1,36	2	0,5107

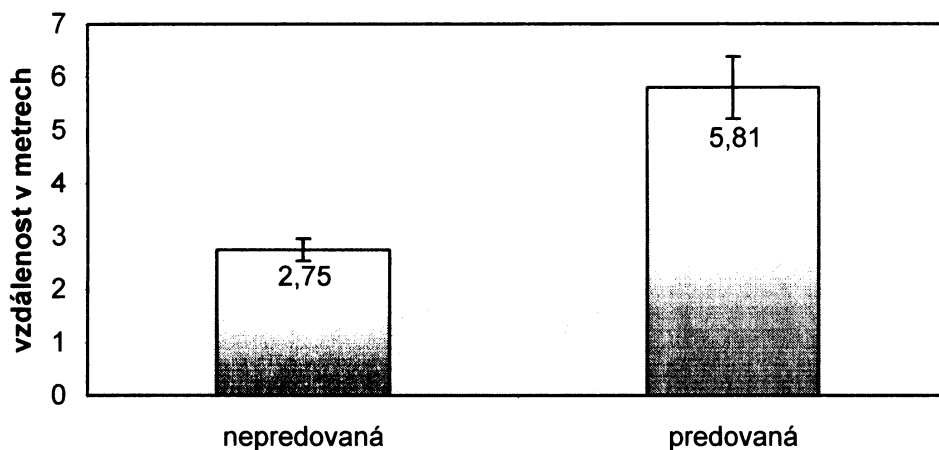
Význam dřevin nad hnízdem byl dále zhodnocen ještě kvantitativně pomocí zapichování tyčky okolo hnízda a počítání dřevin, které se jí dotkly (viz kap. 2. 4.) Tato data neměla podle Shapiro Wilks testu normální rozdělení a proto byl pro jejich vyhodnocení použit neparametrický Mann-Whitney U test. Byl prokázán vliv počtu dřevin na predaci samice ($Df = 37$, $U = 82$, $Z = 2,59$, $p = 0.009$) (viz obr. 6).

Počet dřevin v okolí hnízda



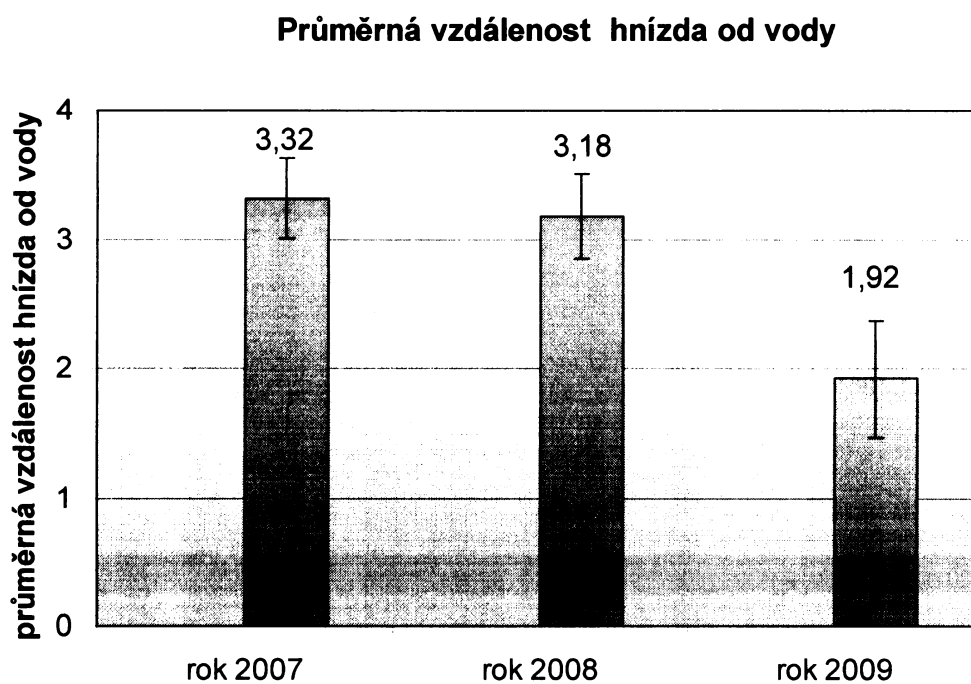
Obr. 6: Grafické znázornění počtu dřevin v těsném okolí hnízd predovaných samic oproti hnízdům samic nepredovaných. Zahrnuta byla jen hnízda, u nichž byla zaznamenána přítomnost dřevin. Osa y ukazuje průměrný počet dřevin nad hnízdem, přesné hodnoty jsou zobrazeny uvnitř sloupců. Na hnízdech, kde byly samice predovány, je počet dřevin průkazně vyšší.

Průměrná vzdálenost hnízd od nejbližší vodní hladiny



Obr. 7: Znázornění průměrné vzdálenosti hnízd od vodní hladiny pro kategorii nepredovaných a predovaných samic. Zahrnuta byla všechna hnízda počítaná do analýz. Osa y ukazuje vzdálenost od vody, průměrné hodnoty pro obě kategorie jsou zobrazeny uvnitř sloupců. Predované samice umísťovaly svá hnízda průkazně dále od vodní hladiny.

Vzdálenost od vody souvisí s rizikem predace. K predaci dospělých samic začalo na sledovaných lokalitách docházet recentně. Vzhledem k tomu, že by mohl nový predací tlak začít měnit hnízdní preference v místní populaci, bylo nutné otestovat, zda se nemění vzdálenost hnízd od vody meziročně. Bylo zjištěno, že se vzdálenost od vody signifikantně nemění ($\Delta Df = 2$, $\chi^2 = 1,08$, $p = 0,58$), nicméně predikovaný trend je pozorovatelný (viz obr. 8).



Obr. 8: Graf zobrazující průměrnou vzdálenost hnízd od vody pro jednotlivé roky. Čísla nad sloupci udávají průměrnou vzdálenost od vody pro každý rok. V roce 2009 byl pozorován pokles této vzdálenosti o více než metr, nicméně vzhledem k poměrně malému vzorku dat nebyly tyto údaje statisticky průkazné.

3. 3. Vliv faktorů souvisejících s rizikem predace na investici do reprodukce

Vzhledem k možným trade-offs mezi investicí samice do reprodukce budoucí a mezi investicí samice do aktuální snůšky byl otestován rovněž počet vajec ve snůšce. Celkový počet hnízd se známým počtem vajec byl 136. Maximální velikost snůšky činila 17 vajec, velikost minimální 5 vajec. Průměrná hodnota snůšky byla téměř 10 vajec ($9,69 \pm 0,18$ SE).

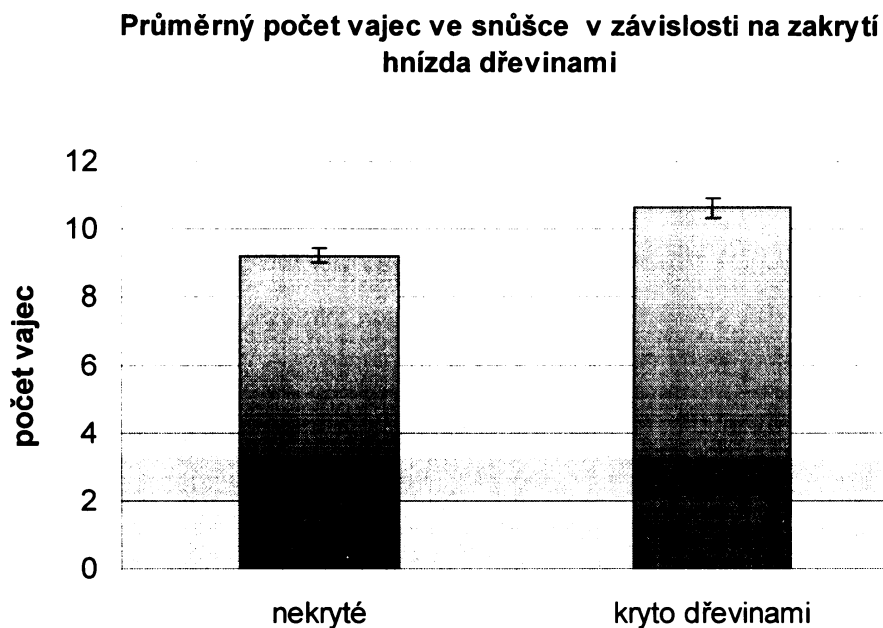
K analýze dat bylo využito redukce LME. Počet vajec byl vysvětlovanou proměnnou, vysvětlujícími proměnnými v plném modelu byl pak **laying** (den snesení prvního vejce), **dřeviny** nad hnízdem (viz obr. 9) a vzdálenost od vody (**voda**). Celkový model prokázal signifikantní vliv proměnných dřeviny a laying na počet vajec ve hníždě. Proměnná vzdálenost od vody signifikantní nebyla. MAM se průkazně lišil od modelu nulového (Δ Df = 2, $\chi^2 = 23,52$, $p < 0.0001$). Podíl vysvětlené deviance tvořil 2,71%.

Tab. 8: Tabulka znázorňující vztah (Estimates) mezi počtem vajec v hnízdech a proměnnými **dřeviny** nad hnízdem, datum snesení prvního vejce (**laying**) a vzdálenost od vodní hladiny (**voda**). Signifikantní výsledky jsou zvýrazněny tučně. Odhady jednotlivých efektů jsou kontrolovány na všechny proměnné zahrnuté do minimálního adekvátního modelu. Výsledky byly zaokrouhleny.

	Estimate	SE	Z value
(Intercept)	16,89	2,11	8,013
laying	-0,07	0,02	-3,857
dřeviny	1,25	0,48	2,621
voda	0,01	0,09	0,078

Tab. 9: Tabulka znázorňující redukci plného modelu GLMM testujícího vliv proměnných **dřeviny** nad hnízdem, datum snesení prvního vejce (**laying**) a vzdálenost hnízda od vody (**voda**) Signifikantní výsledky zahrnuté do minimálního adekvátního modelu (MAM) jsou zvýrazněny tučně.

	D.f.	Chi	p
laying	15,35	1	< 0.0001
dřeviny	7,24	1	0,0071
voda	0,01	1	0,9386



Obr. 9: Průměrný počet vajec ve snůškách s ohledem na zakrytí dřevinami. Snůšky ve hnízdech krytých dřevinami obsahovaly v průměru o jedno vejce více, než snůšky ve hnízdech, která kryta nebyla. Tato hodnota byla signifikantní.

Aby byl vyloučen vliv vnitrodruhového parazitismu na vyšší počet vajec ve hnízdech krytých dřevinami, byly tyto proměnné dále testovány. Jako parazitované bylo hodnoceno hnízdo, u něž jsme pozorovali barevně odlišná vejce či takové, kde byl počet vajec ve snůšce vyšší než 13. Nebylo potvrzeno, že by byl parazitismus častější u hnízd zakrytých dřevinami ($\Delta Df = 1$, $\chi^2 = 1,80$, $p = 0,18$). Parazitismus tedy není důvodem většího počtu vajec ve snůškách na dřevinami krytých hnízdech.

3. 4. Vliv refugia na útekové chování inkubující kachní samice

Experiment č. 1: Test vnímání vodní hladiny jako refugia pro hnízdící samici

V letech 2007-2008 bylo provedeno 15 testovacích přístupů, z toho 9 na rybníku Starý a 6 na rybníku Krajina. Ve čtrnácti případech odletěla kachna směrem k vodní hladině (viz obr. 4 – směr „B“), v jednom případě nikoliv (viz obr. 4 – směr „A“). Nulovou hypotézou byl předpoklad, že si samice vybírá směr odletu náhodně. Tato hypotéza byla tedy otestována binomickým testem a na jeho základě byla posléze zamítnuta ($p = 0.00098$). Odlet samice směrem na vodní hladinu tedy signifikantně není náhodný a kachna tento směr útěku zjevně preferuje.

Experiment č. 2: Test vlivu vzdálenosti hnízda od vodní hladiny na FID hnízdící samice

V letech 2007-2009 bylo provedeno 35 testovacích přístupů směrem přímo na hnízdo. V roce 2007 jich bylo 21 (60%), v roce následujícím 6 (17%) a v posledním roce výzkumu 8 (23%). Průměr vegetačního zakrytí ze strany příchodu „predátora“ tvořil 45,76% ($\pm 4,5$ SE), průměrná FID byla 1,75 m ($\pm 0,19$ SE).

Ke zpracování výsledků z útěkové vzdálenosti byla použita ANCOVA. Vysvětlovanou proměnnou zde byla útěková vzdálenost (FID), respektive její hodnota transformovaná dekadickým logaritmem. Plný model obsahoval tyto vysvětlující proměnné: **zakrytí** vegetací směrem k příchodu experimentátora, dekadický logaritmus vzdálenosti **od vody**, **stáří snůšky** při pokusném přístupu, jednotlivé sezóny (**rok**) a **počet vajec**. Proměnná objem snůšky, která je obvykle uváděna u většiny experimentů zohledňujících cenu hnízda i samic (např. testy FID), nebyla v analýzách hodnocena, neboť se po pilotním testu ukázala silná korelace mezi počtem vajec a objemem snůšky ($R^2 = 0,7912$). Z tohoto důvodu byla do analýz útěkové vzdálenosti zahrnuta pouze zmiňovaná proměnná počet vajec, která je pro tento pokus zcela dostačující.

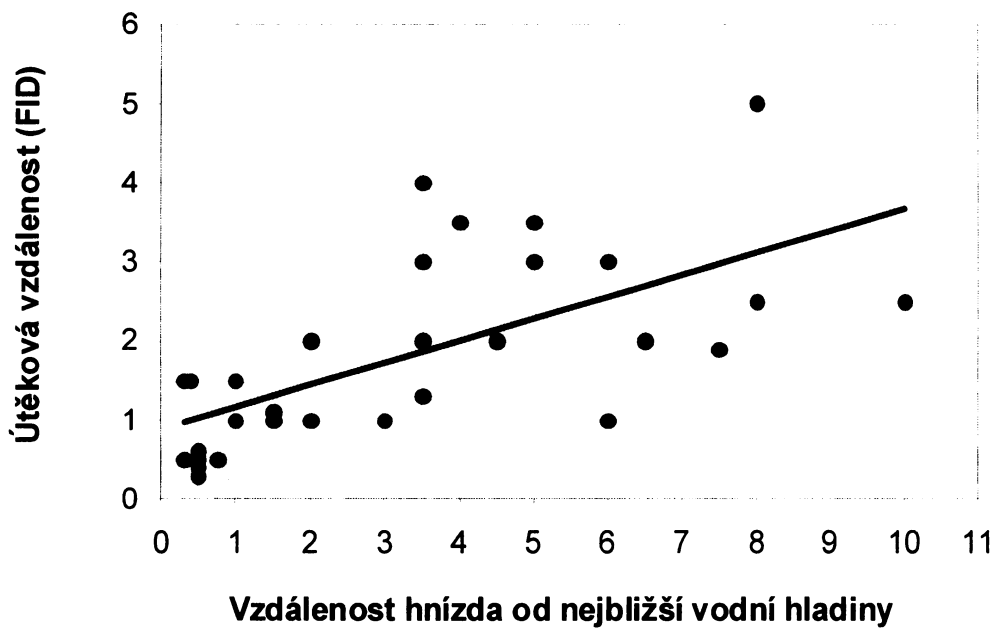
Jedinou signifikantní proměnnou, která ovlivňovala útěkovou vzdálenost samic byla vzdálenost od vody (viz obr. 10). Počet vajec, zakrytí hnízda a stáří vajec neměly na výsledek průkazný vliv (viz tab. 10 a tab. 11).

Tab. 10: Tabulka znázorňující vztah (Estimates) mezi vysvětlovanou proměnnou **log (FID+1)** a vysvětlujícími proměnnými, jimiž jsou: dekadický logaritmus vzdálenosti od vody **log (od vody)**, **počet vajec**, průměr **zakrytí** vegetací v okolí hnízda, **stáří snůšky** v den provedení přístupu a vliv sezón (**rok**). Signifikantní výsledky jsou zvýrazněny tučně. Odhady jednotlivých efektů jsou kontrolovány na všechny proměnné zahrnuté do minimálního adekvátního modelu. Výsledky byly zaokrouhleny.

	Estimate	Error	t	Pr(> t)
(Intercept)	0,41	0,09	4,37	< 0.001
log(od vody)	0,44	0,07	6,446	< 0.0001
počet vajec	0,03	0,02	1,12	0,2690
zakrytí	-0,002	0,002	-1,12	0,2722
stáří snůšky	-0,01	0,007	-1,65	0,1096
factor(rok)2008	-0,07	0,12	-0,54	0,5910
factor(rok)2009	-0,16	0,12	-1,37	0,1805

Tab. 11: Výsledky znázorňující redukci ANCOVA modelu, kde byly testovány proměnné vzdálenost od vody (**voda**), **počet vajec** ve snůšce, **zakrytí** vegetací ze strany přístupu predátora, **stáří snůšky** v den provedení přístupu a vliv sezóny (**rok**). Signifikantní výsledky zahrnuté do minimálního adekvátního modelu (MAM) jsou zvýrazněny tučně.

	D.f.	Chi	p
voda	1	41,55	< 0.0001
počet vajec	1	1,26	0,2692
zakrytí	1	1,25	0,2723
stáří snůšky	1	2,71	0,1097
rok	2	0,97	0,3904



Obr. 10: Změny útěkové vzdálenosti v závislosti s ohledem na vzdálenost od nejbližší vodní hladiny. $R^2 = 0,4421$, $n = 35$. Vzdálenost hnízda od vody byla vždy měřena kolmo na nejbližší vodní hladinu.

4. DISKUSE

4. 1. Faktory ovlivňující pravděpodobnost přežívání hnízda

Výsledky statistických analýz v mé práci dokládají významný pozitivní vliv zakrytí hnízda dřevinami na jeho přežívání. Přítomnost dřevin, coby specifická složka charakteristik hnízdního habitatu, ale bývá ve většině prací na téma přežívání ptačích hnízd opomíjena. Mnohem častěji je sledován vliv komplexního vegetačního zakrytí na přežívání hnízd a dřeviny zde nikterak zvlášť vyčleňovány nejsou. Takto designované práce často naznačují, že zvýšené zakrytí hnízda snižuje riziko jeho predace (Miller, 1999; Weindinger, 2001; Kurz, 2003; Remeš, 2005b; Grant *et al.*, 2006). Zároveň byly ale publikovány práce, které žádný vliv zakrytí hnízda vegetací na jeho přežívání neprokázaly (Colwell, 1992; Powell, 2001; Dalley *et al.*, 2008). Podle některých autorů závisí hnízdní úspěšnost na vegetaci v okolí hnízda jen u některých druhů ptáků, podle jejich schopnosti bránit hnízdo v případě redukce vegetačního krytu či podle preference daných druhů k určitým typům habitatu (Flaspohler *et al.*, 2000; Jones & Dieni, 2007). V případě kachnovitých (*Anatidae*) vycházejí poměrně konsistentní výsledky ukazující pozitivní závislost přežívání hnízda na hustotě vegetace v okolí (Traylor, 2003; Johnson *et al.*, 2005; Kreisinger & Albrecht, 2008). Můj výzkum ale tato zjištění nepotvrdil. Pozitivní vliv vegetace na přežívání hnízda byl sice zaznamenán, nicméně jeho hodnota nebyla signifikantní. Důvodem mohl být fakt, že dva ze tří uvedených pokusů prokazovaly přežívání na umělých hnízdech a podmínky tedy nejsou zcela srovnatelné. Rovněž velikost mého vzorku mohla být nedostatečná na to, aby se závislost neprokázala.

Přestože se na první pohled zdá, že zakrytí hnízda vegetací a dřevinami je v podstatě totéž, lze tyto dva vegetační typy ztotožňovat pouze z hlediska optického. Jak dřeviny, tak ostatní vegetace nepochybně hnízdo zakrývají. Zásadním rozdílem je ale průstupnost tohoto vegetačního pokryvu. Zatímco dřeviny mohou znamenat překážku fyzickou, omezující útěk zaklíněné samice a zvyšující pravděpodobnost její predace, běžně měřená vegetace obvykle tyto vlastnosti nemá. Na druhou stranu, dřeviny nad hnízdem mohou poskytovat i ochranu mechanickou, přes kterou hůře pronikají hnízdní predátoři (Quesanda, 2007).

Ze dvou nalezených prací, které separátně hodnotily význam dřevin a ostatní vegetace nad hnízdem, jedna, zkoumající druh jeřábek kanadský (*Bonasa umbellus*), mé zjištění potvrzuje (Tirpak *et al.*, 2006). Zbytky dřevin nad hnízdem spolu s malým výskytem vegetace v podrostu a zakrytím korunou stromů podle tohoto výzkumu přežívání hnízda zvyšují. Druhá práce, která se zabývala přežíváním hnízd tetřívka prériového (*Tympanuchus cupido*), naopak zaznamenala trend přesně opačný (McKee *et al.*, 1998). Zakrytí vegetací větší než 25%, lesní opad a přítomnost dřevin nad hnízdem podle tohoto týmu snižují pravděpodobnost přežití hnízda až dvojnásobně. Takto rozdílný výsledek je poměrně překvapivý, neboť oba druhy testovaných ptáků patří do stejné čeledi *Tetraonidae*, oba dva hnízdí na zemi a inkubující samice jsou krypticky zbarvené. Zásadní rozdíl ale může být dán výskytem predátorů na lokalitách, neboť ptačí predátoři snáze hledají hnízda méně zakrytá shora, tedy s absencí vegetačního krytu či dřevin, zatímco pro predující savce jsou důležité jiné parametry okolí hnízda.

Se vzrůstajícím zakrytím hnízda výrazně klesá schopnost ptáků snůšku nalézt a predovat. Tatáž schopnost hlodavců se oproti tomu ale výrazněji nemění (Remeš, 2005b). Podobné zjištění dokládá i Colwell (1992) neboť tvrdí, že nárůst vegetačního zakrytí sice znesnadní dostupnost hnízda pro ptáky, zároveň ale nezmění jeho dostupnost pro další predátory, jako jsou veverky a norci. Zásadním problémem se v tomto ohledu zdá být nedostatečné zhodnocení zakrytí hnízda. Udávaná průměrná hodnota bočního zakrytí a zakrytí hnízda shora se totiž může navzájem potlačovat, neboť například nízké husté rostliny kryjí spolehlivě hnízdo z boku, zatímco shora prakticky vůbec, oproti tomu vysoké rostliny uzavírají svrchu pohled na hnízdo, ale kvůli své výšce mají podstatně méně listů u země a tím usnadňují objevení hnízda predátory nelétavými. Pokud je měřeno a vyhodnocováno pouze jedno z těchto dvou zakrytí na lokalitách, kde se vyskytují létaví i nelétaví predátoři mnoha druhů, nemusí mít míra zakrytí hnízda v celkovém výsledku žádný efekt na celkovou predaci (Dian *et al.*, 2000). Pokud ale na lokalitách převažují predátoři jednoho typu, může se efekt hnízdního zakrytí výrazně projevit. Ne všechny výzkumy však zhodnocují míru hnízdní predace v souvislosti s reálnými predátory na lokalitách, takže zjištěné rozdíly mohou být částečně způsobeny touto chybou.

Výběr umístění hnízda ve vegetaci ale nemusí být dán pouze rizikem jeho predace. Vegetace může rovněž zajišťovat specifické mikroklima vhodné pro inkubaci vajec, ptáci tedy musí při výběru hnízdní lokality zhodnocovat i tento

aspekt (Brua, 1999; Amat & Masero, 2004). Ve svém výzkumu ale neberu v úvahu mikrohabitatové parametry nutné pro zhodnocení nastíněné alternativy, proto se tímto tématem nebudu v diskusi nadále zabývat.

Výsledky předkládané diplomové práce mají zásadní metodickou výhodu, kterou je naprostá absence umělých hnízd při sledování a hodnocení přežívání. Problematika používání umělých hnízd bývá často diskutována s rozporuplnými výsledky (Butler & Rotella, 1998; Mezquida & Marone, 2003; Robinson *et al.*, 2005). Vesměs se předpokládá, že může být přežívání obou typů hnízd srovnatelné, pouze pokud hnízda umělá dobře napodobují vzhled hnízd reálných (Guyn & Clark, 1997; Davison & Bollinger, 2000; Batári & Báldi, 2005). Za použití standardní metodiky využívající umělých hnízd ale není dost dobře možné kompenzovat dva zásadní faktory, které mohou přežívání reálných hnízd zvyšovat. Prvním z nich je výběr hnízdní lokality samicí – i přes velké zkušenosti s vytvářením umělých hnízd nejsou experimentátoři schopni nalézt místa s ideálními vegetačními charakteristikami (Guyn & Clark, 1997). Snaha o dobré napodobení reálného hnízda a jeho zakrývání hnízdním materiálem, což při odchodu z hnízda činí i sedící samice, může sice přežívání hnízd zvýšit a přiblížit reálnému stavu (Opermanis, 2004; Kreisinger, 2004; Kreisinger & Albrecht, 2008), přesto ale specifika vegetačního krytu vybraného kachní samicí mohou pravděpodobnost přežívání reálných hnízd navyšovat markantněji (Guyn & Clark, 1997). Druhým důležitým faktorem, snižujícím přesvědčivost výsledků dosažených na hnízdech umělých, je nemožnost simulace přímé obrany hnízda sedící samicí či naopak její aktivity, která může umístění hnízda predátorovi prozradit.

Opermanis (2004), patrně jako jediný, sledoval reakce dravce – motáka pochopa (*Circus aeruginosus*) – na umělá hnízda krytá atrapou sedící samice. Při svých pokusech zjistil, že se tyto dravci po objevení kachní atrapy nikdy nepokusili umělou „samicí“ přímo napadnout. Obvykle se jí snažili pouze zastrašit, aby opustila snůšku, a v případě neúspěchu odletěli, aniž by hnízdo poškodili. V 52% případů dokonce dravci opustili hnízdo, aniž by se atrapy jakkoliv dotkli. Moták pochop je častým predátorem kachních hnízd nejen na jezerech v Lotyšsku (jako je tomu v případě jmenovaného pokusu), ale rovněž na cílové lokalitě mé práce. Lze tedy předpokládat, že obrana kachní samice v případě konfrontace s dravcem může zabránit predaci hnízda (Kreisinger & Albrecht, 2008). Nejméně 20% umělých hnízd bylo na lokalitách Třeboňska v letech 2000-2001 predováno motákem pochopem

(Kurz, 2003) a podobnou míru predace lze očekávat i v době mých výzkumů o několik let později, neboť četnost výskytu tohoto dravce je obdobná. Přesto ale několik samic kachen zahnízdilo na rybníku Starý na tomtéž ostrově, na kterém si postavil hnízdo pár motáka pochopa, přičemž je vysoce nepravděpodobné, že by kachny jeho přítomnost nezaznamenaly. Některé z nich zde svá mláďata taktéž úspěšně vyvedly, a to včetně samic hnízdících méně než pět metrů od hnízda dravců. Je tedy pravděpodobné, že si s potenciálními útoky motáka opravdu dokázaly poradit. Krkavcovití ptáci (*Corvidae*), další četní hnízdní predátoři na sledované lokalitě (28,4% predáčních událostí v letech 2000-2001 /Kurz, 2003/), jsou ještě menší než moták pochop. Obrana proti nim je tedy z hlediska hmotnostně převažující kachní samice přinejmenším možná. Nepřímo dokládá ochranu hnízd samicí i zjištění, že umělá hnízda krytá hnízdní výstelkou byla sice predována méně, než hnízda nekrytá, ale více, než reálná hnízda. Dobrovolníci, pokoušející se objevit hnízda na fotografiích, přitom nacházeli hnízda zakrytá samicí snáze, než hnízda krytá pouze hnízdním materiálem (Kreisinger & Albrecht, 2008). Lze tedy očekávat, že se alespoň část hnízdících samic (pokud ne dokonce všechny) opravdu dokáže ptačímu predátorovi ubránit, je-li zastižena na hnízdě. Ve vzácných případech zůstávaly samice kachen nehnutě sedět na vejcích dokonce i při testech útekové vzdálenosti, při nichž predátora zastupoval člověk a byla dokumentována rovněž agresivní reakce samice kachny divoké (*Anas platyrhynchos*), která zaútočila na experimentátora zobákem a odmítala hnízdo opustit (Kreisinger, 2009 *unpublished data*). Podobnou útočnost popsal také Munro (1938) u samice poláka vlnkovaného (*Aythya affinis*).

4. 2. Predátoři na sledovaném území

Ptáci byli v minulých letech hlavními predátory na studovaných lokalitách. Kurz (2003) přisoudil na základě stop zubů ve voskových vejcích pouze 3,4% ze všech celkově predovaných umělých hnízd (na pevnině i ostrovech) savcům. Toto číslo mohlo být sice vyšší vzhledem k 28,4% predáčních událostí, u nichž se predátora zjistit nepodařilo, ale oproti 68,2% hnízd predovaných prokazatelně ptáky je savčí podíl na celkové predaci silně menšinový. Ostrovy patrně bývaly v minulých letech před savčími predátory zcela bezpečné (Albrecht *et al.*, 2006). Dlouhodobé sledování lokalit výzkumnými týmy ale naznačuje zásadní obrat v posledních letech

spojený pravděpodobně se šířením norka amerického (*Neovison vison*) do sledovaných oblastí. Od roku 2006 začalo docházet k predaci na hnízdě sedících samic (Hořák, *unpublished data*), v letech 2007-2009, kdy jsem shromažďovala data pro diplomovou práci, byla zaznamenána predace inkubujících samic u 9-14% nalezených hnízd za rok (Benešová *et al.*, 2007). Reálný predační tlak na populaci je pravděpodobně ještě vyšší vzhledem k tomu, že 15-35% samic může v případě neúspěchu zahnídit ve stejné sezóně ještě jednou (Kreisinger *et al.*, 2008) a neplatí proto jednoduchá rovnice 1 hnízdo = 1 samice. Ostrovy tedy již nemusí představovat výrazně bezpečnější lokalitu pro hnízdění (viz kapitola 1. 1.), neboť žádný z ptáků, pro něž byly ostrovy jednoduše dostupné, patrně nedokázal zabít hnízdící samici, což norek zjevně dokáže (Eberhardt, 1973). Poklesy stavů vodních ptáků způsobené norkem americkým, který se rozšířil na nové lokality, jsou dokumentovány poměrně často (Craik, 1997; Ferreras & Macdonald, 1999; Krapu *et al.*, 2004). V průběhu roku 2009 byl za pomoci fotopastí několikrát učiněn pokus o spolehlivou identifikaci hledané šelmy na rybnících Starý a Vlkovský. Na několika rybnících byla postupně v průběhu několika týdnů naličena fotopast, do níž byly jako návnada použity olejovky a slepičí vejce. Pokus však nebyl úspěšný, na fotografiích byla několikrát zachycena pouze straka obecná (*Pica pica*).

Predátorem likvidujícím část inkubujících samic na třeboňských rybnících ale nemusí být nutně norek. Rovněž vydra říční (*Lutra lutra*) je dostatečně velkou šelmou na to, aby dokázala ulovit dospělou kachní samici. Ptáci z řádů *Ralliformes* a *Anseriformes* mohou za jistých podmínek tvořit značnou část potravy vyder. Ačkoliv se předpokládá, že vydry konzumují převážně ryby a tato potravní složka je také nejčastěji studována (Erlinge, 1968; Carrs, 1995; Civette, 2008; Palazón *et al.*, 2008), až 60% vydřích exkrementů může obsahovat zbytky peří větších, terestricky hnízdících ptáků (např. kachna divoká, *Anas platyrhynchos* či lyska černá, *Fulica atra* /de la Hey, 2008/). Podle citovaného autora jsou ve sledované oblasti Shapwick Heath lysky stejně četné jako kachny, nicméně podíl peří z lysek ve vydřích exkrementech byl výrazně vyšší. Chanin (1981) předpokládá častější predaci lysek terestrickými dravci, jelikož tyto ptáci pravidelně přespávají na pevnině, zatímco kachny nocují na bezpečnější vodní hladině. Sledovaným časovým úsekem v práci de la Hey (2008) byly pouze měsíce červenec až leden, což může poněkud zkreslit výsledky, neboť nebylo zahrnuto hlavní období hnízdění většiny kachen, které jsou v době inkubace nuceny nocovat na zemi a mohly být proto vydrami loveny

srovnatelně často. Lysek navíc na jihočeských rybnících v posledních letech výrazně ubylo (Houdková, 2003) a na mých lokalitách se prakticky nevyskytují. Pro hnízdní predaci je dosti podstatný i fakt, že vydry pravděpodobně vůbec nežerou vejce (Erlinge, 1968), takže jejich vliv na přežívání hnízd je i přes dobrou mobilitu ve vodním prostředí nulový. Některé snůšky byly sice v případě zabití inkubující samice predátorem nalezeny neporušené, ale porušená hnízda mohla být rovněž zpredována dodatečně některým z ptáků, pro něž je nalezení odkrytého hnízda poměrně snadné (Kurz, 2003).

Na sledovaných lokalitách se ze šelem vyskytovaly rovněž lišky. Přestože tito predátoři plavat dokážou, představa, že budou lovit na ostrovech vprostřed rybníků se nezdá být pravděpodobná. Lišky byly navíc na Třeboňsku hojné vždy, zatímco k predaci kachen na ostrovech začalo docházet až v poslední době. Proto se domnívám, že tohoto predátora nelze brát v souvislosti s úbytkem kachních samic v úvahu.

4. 3. Faktory ovlivňující riziko predace samice

V souvislosti s nově vzniklým predačním tlakem, ať už vyvolaným norkem nebo vydrou, jsem zaznamenala velmi zajímavé výsledky s ohledem na výběr hnízdního habitatu. Samice, které zahnízdily pod vegetačním krytem, který tvořil nejen optickou, ale i fyzickou bariéru a omezoval tak jejich útěkovou schopnost (keře, padlý kmen, suché větve), byly predovány signifikantně častěji než samice hnízdící v prostupné vegetaci umožňující snadný útěk. Rovněž vzrůstající vzdálenost hnízdního místa od vodní hladiny, která zjevně funguje pro kachny divoké jako efektivní refugium (viz kap. 4. 4.), měla prokazatelný negativní vliv na přežívání samice, což je zjištění, které dosud v dostupné literatuře nebylo dokumentováno. Ani jednou nebyl nalezen kadaver samice či vyškubané peří v bezprostřední blízkosti vody (do 1 m), přičemž zmizení zabitě samice beze stopy je v případě předpokládaných predátorů velmi nepravděpodobné.

S ohledem na přežívání hnízd, nikoliv samice, bývá častěji diskutována například hloubka vody pod hnízdem ptáků hnízdnících na rákosu (Ulfvens, 1988; Dreitz *et al.*, 2004; Batári & Báldi, 2005), další práce se zase zabývaly vlivem vzdálenosti od vodní hladiny na přežívání hnízda (Johnson *et al.*, 2005; Walker *et al.*, 2005). Vliv vzdálenosti od vody na přežívání dospělé kachní samice ale podle mnou

shromážděných informací dosud nikde dokumentován nebyl. Je samozřejmé, že se okruh uvažovaných druhů zužuje pouze na terestricky hnízdící vodní ptáky, kteří mají poněkud omezenou pohyblivost na zemi vzhledem k uzpůsobení nohou pro plavání, tím spíše ale překvapí, že právě dostupnost vodní hladiny není s ohledem na bezpečnost samice nikde diskutována.

Pokusila jsem se rovněž zjistit, zda nový predáční tlak způsobený neznámou šelmou nebude meziročně měnit vzdálenost kachních hnízd od vody. Přestože byl zaznamenán očekávaný trend snižování průměrné vzdálenosti hnízd od vody mezi roky 2007, 2008 a 2009, tento vliv nebyl signifikantní. Důvodem může být malý vzorek, v němž se průkaznost neprojevila, případně neschopnost samic reflektovat v tak krátké době změnu predáčního tlaku.

Práci, které se zabývají vlivem vegetačních charakteristik v bezprostředním okolí hnízda na riziko predace inkubujícího dospělého, je rovněž překvapivě málo (Wiebe & Martin, 1998; Amat & Maseró, 2004; Miller *et al.*, 2007). Oproti nim stojí velké množství výzkumů hodnotících vliv rostlinného krytu na predaci hnízda (viz kap. 4. 1.). Tato nerovnováha může být způsobena obtížným dokládáním predace dospělců a složitější terénní práci, než jaké je potřeba pro hledání a sledování samotných hnízd. Absence komplexního zhodnocení predáčních tlaků ve většině experimentů je ale zásadní překážkou ve snaze pochopit problematiku výběru hnízdního místa. Přítomnost dřevin (nikoliv pouze „vegetace“), která se v souvislosti s přežíváním samic ukázala v mé práci jako nepříznivý faktor, byla potvrzena již jen u bernešky velké (*Branta canadensis*). Samice hnízdící na místech s vyšší hustotou keřů byly v období intenzivního predáčního tlaku orla bělohavého (*Haliaeetus leucocephalus*) predovány až třikrát častěji, než samice ukryté v oblastech s nízkou hustotou křovin (Miller *et al.*, 2007). Sledování predace u orla komplikuje skutečnost, že svou kořist dokáže odnést. Ne vždy tedy byly zbytky zabitých samic nalezeny a počet predáčních událostí tak mohl být podhodnocen zaměněním za hnízdní dezerci. Poněkud přesnější je v tomto směru experiment týmu Wiebe & Martin (1998), kteří zaznamenávali samice bělokura běloocasého (*Lagopus leucurus*) zabitě na hnízdě. V tomto výzkumu byli všichni predátoři schopni zabít samici striktně pozemní. Jedinou proměnnou, která měla v této práci signifikantní vliv na predaci bělokuřích samic, bylo boční zakrytí hnízda a s ním související nedostatek únikových cest pro napadenou samici. Tento pokus ale bohužel nerozlišuje typ pokryvu hnízda na vegetaci prostupnou či neprostupnou (dřeviny). Rovněž u kulíků

mořských *Charadrius alexandrinus* (Amat & Masero, 2004) byla predace inkubujících dospělců (v tomto případě jak samců tak samic, neboť na vejcích sedí oba) větší na hnízdech s vyšší mírou zakrytí hnízda. V této práci se ale opět neuvádí nic o prostupnosti tohoto vegetačního krytu, neboť autoři se zabývají převážně termoregulační rolí vegetace. Zajímavé ovšem je, že kulíci, kteří byli na svých hnízdech pochyťáni, označeni a zváženi, vykazovali pozitivní korelaci kondice (počítané na základě hmotnosti a změřených parametrů těla) a míry otevřenosti hnízdního biotopu. Autoři předpokládají, že ptáci v horší fyzické kondici preferovali zakryté lokality z důvodu snazší termoregulace. Oproti tomu zdatnější ptáci vyhledávali spíše otevřené biotopy, které byly bezpečnější z hlediska predace, ale hrozilo na nich velké riziko přehřátí inkubujících rodičů. Podobný doklad preference hnízdních biotopů s vyšším rizikem predace slabšími ptáky naznačili i Wiebe a Martin (1998), podle nichž menší samice s horší kondicí (měřeno před hnízděním) vybíraly hnízdní biotop s větší mírou svrchního vegetačního krytu, zřejmě z toho důvodu, že se v něm snáze udrží optimální mikroklima. Tato lokalita navíc poskytuje lepší ochranu opuštěného hnízda před dravými ptáky při četnějších samičích cestách za potravou (Wiebe & Martin, 1997). Těžší samice v lepší kondici proti tomu preferovaly hnízdní lokality s větší boční zakrytostí, které byly prokazatelně nebezpečnější. Autoři pro toto chování nenašli žádné vysvětlení, jež by bylo v souladu s předchozí domněnkou ohledně rozdělení hnízdních lokalit podle kondice inkubujících samic.

Výše prezentované práce se zabývaly převážně rozložením trade-offs mezi přežívání samice a přežívání hnízda. Prvními, kdo tuto myšlenku nastínil, byli Götmark *et al.* (1995), kteří zaznamenali tento fenomén mezi větším zakrytím hnízda vegetací, což je bezpečnější pro hnízdo, a zároveň zvýšením rizika pro inkubující samici v hustě zarostlých lokalitách. Podle mých výsledků, v rozporu s tím, co naznačují předchozí studie (Wiebe & Martin /1998/; Miller *et al.*, /2007/), má sice hustota vegetace v okolí hnízda pozitivní trend na jeho přežívání, ale tato závislost není signifikantní. Blízkost vodní hladiny, která zvyšuje šanci na přežívání samice, nemá zase žádný vliv na přežívání hnízda. Jediným prokazatelným trade-off, které zároveň snižuje pravděpodobnost přežívání samice a zvyšuje šanci na přežití snůšky, byla přítomnost dřevin nad hnízdem. Při vyhodnocování intenzity zakrytí dřevinami (počet dřev, která se dotknou tyčky, viz kap. 2. 4.) se navíc ukázalo, že předované samice měly nad hnízdem větší „počet“ dřevin, než samice nepředované (srovnání

bylo provedeno jen v rámci skupiny samic, u nichž byla přítomnost dřeva nad hnízdem zaznamenána). Tento výsledek naznačuje, že hustota zakrytí hnízda zřejmě opravdu snižuje útekovou schopnost samice a predace samic je se zakrytím dřevinami spjata v rámci přímé úměry.

V souvislosti s nastíněnou charakteristikou volby hnízdního místa se projevila ještě jedna závislost, kterou je průkazně zvýšený počet vajec u snůšek umístěných pod dřevinami oproti snůškám, které dřevinný kryt nad hnízdem postrádají. Počet snesených vajec je přibližně o jedno vejce vyšší u hnízd zakrytých. Naše data ale nenaznačují, že by tento rozdíl byl způsoben vnitrodruhovým parazitismem. Investice do snůšky jsou tedy zjevně vyšší u hnízd, jejichž umístění je výrazně riskantnější pro samici. Výše uvedené práce na stepokurech, berneškách a kulících bohužel sledují pouze přežívání hnízd, nikoliv počet vajec v nich umístěných, nelze proto zjistit, zda se výsledky u těchto druhů ptáků podobají či liší. Je ovšem otázkou, zda rozdíly ve fyzické kondici zjištěné mezi samicemi studovaných druhů nemohou být spojeny s energetickým výdejem při vytváření snůšky. Vzhledem k tomu, že postrádáme vzájemně srovnatelné údaje, neboť jednou jsou ptáci váženi před snášením vajec, podruhé po něm a v rámci mojí práce zase nejsou váženi vůbec, je tato úvaha silně hypotetická a vyžaduje ještě dodatečnou experimentální podporu.

Přestože hnízdní predace má nezanedbatelný vliv na vývoj populace, přežívání dospělých ptáků se na celkové populační dynamice může podílet ještě výrazněji. Podle týmu Collucy *et al.* (2008) vysvětluje přežívání hnízd jen 16% ročního populačního růstu (λ). Přežívání kachňat v hnízdní sezóně tvoří ale 32% a přežívání dospělých kachních samic mimo sezónu dokonce 36% λ .

Kachny divoké jsou obecně považovány za poměrně dlouhověký druh. Uvádí se, že se v přírodě běžně dožívají okolo 6-7 let a pohlavně dospívají okolo jednoho roku věku. Samice by tedy měla absolvovat během svého života několik hnízdních sezón. Prokázané údaje o reálném přežívání kachen jsou ale překvapivě nižší. Přestože lze vzácně v přírodě zaznamenat až 25 let starou kachnu (kroužkovaný samec ve studii Gunnarsson *et al.*, 2008), průměrný věk je podle těchto autorů řádově nižší (1,2-1,4 roku). Index ročního přežívání (annual survival rate) pro kachnu divokou činí v průměru 0,58 (Krementz *et al.*, 1997), z čehož plyne, že se dalšího roku života dožije jen o málo více než polovina dospělých kachen. Podle Andersona (1975) se pouze 46% mladých samic označených před loveckou sezonou dožije jednoho roku. Podobné údaje o přežívání mladých kachen (50%) uvádí i

Havera (1999). Tato čísla nepřímo potvrzují i výzkumné odchvy rozdělující samice na mladší dvou let a starší, kdy vždy první kategorie početně převažuje (Collucy *et al.*, 2008). Yetter *et al.* (1999) u dvou nezávislých skupin telemetricky sledovaných hnízdících samic zaznamenali 30% úbytek způsobený predací během jediné hnízdní sezóny. Collucy *et al.* (2008) zmiňují v této souvislosti dokonce 40% mortalitu samic na hnízdech. Kačery se oproti tomu zabývá minimum prací, neboť přímý vliv na úspěšnost snůšky nemají. Přirozená úmrtnost samců je překvapivě nízká a to i navzdory jejich pestrému svatebnímu šatu. Celkem 85(98)% samců přežije hnízdní sezónu, oproti 71(84)% samic, které více riskují svou přítomností na hnízdě (Brasher *et al.*, 2006, údaje ze dvou lokalit). O to více samců bývá ovšem uloveno při lovecké sezóně (Burnham *et al.*, 1984) člověkem.

Nelze ale opominout roli sportovního lovu v dokumentovaných oblastech, který markantně ovlivňuje převážnou většinu výše zmíněných statistik. Na lovecky využívaných lokalitách je člověkem zapříčiněno i více než 90% z celkové úmrtnosti kachen divokých (Fleskes *et al.*, 2007; Gunnarsson *et al.*, 2008). Oproti tomu mohou přirození predátoři paradoxně odlovit jen několik málo procent z celkového ročního úbytku (1,8% - 4% /Gunnarsson *et al.*, 2008/).

Počet kachen, které přežijí lovnou sezónu je značně obtížné zjistit, většina prací se snaží provést srovnání a prognózy růstu populace pomocí matematických modelů (Keneth *et al.* 1984.; Smith & Reynolds, 1992; Coluccy *et al.*, 2007). Nelze dále vyloučit manipulaci s daty o celkových odlovech, která jsou k dispozici od lovecké veřejnosti. Podle výše uvedených údajů (například procent podílu člověka na celkové „predaci“ kachen či dat o predaci samic přímo na hnízdě), lze odhadovat čísla, která balancují na hranici přežití populace. Je tedy otázkou, zda úbytek kachen, který v době hnízdění způsobil na mých lokalitách neznámý predátor, je vedle pravidelného každoročního odstřelu lovcí nějakou významnou položkou.

Relativně vyšší hodnota samic oproti snůšce a očekávaná dlouhověkost druhu, jak naznačují testy útěkové vzdálenosti (viz kap. 3. 4. této práce; totéž Klvaňa, 2002; Javůrková, 2007), modelují hnízdní chování. Toto chování, a z něj vyplývající antipredační strategie, mohou být za normálních podmínek predace nezpůsobené člověkem dostatečné pro dlouhodobé udržení populace. Zároveň se ale tytéž charakteristiky mohou ukázat jako nevýhodné, je-li kachna divoká silným působením člověka tlačena do pozice, kterou lze kompenzovat spíše využitím r-strategie. Velká rozmanitost volby hnízdních lokalit a variabilita v antipredačním

chování může možná částečně odolávat tlaku člověka a reagovat na změny predátorů v hnízdních biotopech, nicméně přílišný lov se zdá být pro kachnu divokou v dlouhodobějším horizontu likvidační.

4. 4. Modifikace FID s ohledem na vzdálenost od refugia

Vzrůstající vzdálenost od vodní hladiny souvisí se zvýšeným rizikem predace. Proto bylo testováno, zda kachní samice toto riziko vnímají a zda mu přizpůsobují svou útekovou vzdálenost (FID)

Experiment č. 1 jednoznačně podpořil předpoklad, že je možné vodní hladinu v případě kachny divoké (a patrně i dalších, terestricky hnízdicích kachen) považovat za refugium, jehož přítomnost může dále modifikovat antipredační chování cílového druhu. Prakticky všechny testované samice (s výjimkou jediné) odlétaly z hnízda v případě nebezpečí vyvolaného pohybem člověka přímo směrem k vodě. Jediná výše zmiňovaná kachna tak neučinila patrně proto, že ji v pokusu o odlet očekávaným směrem zabrzdil vzrostlý keř.

Z vyhodnocení dalšího testu je dále zřejmé, že hnízdicí kachny divoké zvyšují svou útekovou vzdálenost se vzrůstající vzdáleností hnízda od vodní hladiny i po statistické kontrole na ostatní faktory, které únikové chování mohou ovlivňovat. Důvodem může být významná role vodní plochy coby refugia, jehož blízkost u zvířat obvykle snižuje individuální vnímání rizika (McLean & Godin, 1989; Bonenfant & Krammer, 1996 & 1997; Cooper, 2000a, 2000b, 2003). Pokusy zohledňující vliv refugia na únikové chování zvířat byly dosud prováděny především na rybách a plazech (reviewed in Stankowich & Blumstein, 2005). S ohledem na terestricky hnízdicí ptáky byla nejčastěji testována ochota inkubujících samic bránit svou přítomností na hnízdě snůšku a riskovat vlastní život. Několikrát bylo dokumentováno, že se FID u kachny divoké snižuje se vzrůstající hodnotou snůšky a to především v posledním inkubačním stadiu (Klvaňa, 2003; Albrecht & Klvaňa, 2004), což potvrzují i práce na jiných druzích vrubozobých (Forbes *et al.*, 1994; Quillfeldt *et al.*, 2005). Tento faktor ale na útekovou vzdálenost samic při druhém experimentu mé práce vliv neměl, což mohlo být způsobeno malým počtem testovacích přístupů. Velikost snůšky i stáří při přístupu nicméně vykazovaly očekávaný trend, byť tyto hodnoty nebyly signifikantní. Další výzkumy ale poukazují spíše na faktory, které hnízdicí samice vyhodnocuje nikoliv primárně

z hlediska ochrany hnízda, ale především z hlediska bezpečnosti vlastní. Kachna divoká patří k relativně dlouho žijícím druhům ptáků, proto by pro ni měla být výhodnější investice do vlastního přežití s možností budoucí reprodukce, než do odchování jediné snůšky – což je ve shodě s výsledky experimentu č. 2. Kachny mají, nejspíše ze stejného důvodu, tendenci reagovat na opakovanou návštěvu predátora senzitivací, tedy zvyšováním FID při dalších návštěvách (Gunness & Weatherhead, 2002; Javůrková, 2007). Důvodem tohoto chování je pravděpodobně fakt, že predátor, vracející se na stejné místo, již může znát přesnou polohu hnízda, a je tudíž pro hnízdící samici potenciálně nebezpečnější. Stejnou závislost prokazuje i výzkum na husách (Owens, 1977). Obdobný princip platí také pro intenzitu útěkové reakce kachen v případě přístupu transversálního, oproti testovacímu přístupu směřovanému přímo na hnízdo. Transverzální přístup, jenž míjí hnízdo v předem stanovené vzdálenosti, totiž simuluje „hledací“ fázi predátora, který dosud nezná přesnou polohu hnízda, zatímco pohyb přímým směrem je typický pro predátory, kteří již potenciální lovecký cíl objevili. Druhá možnost je tedy nebezpečnější, představuje ekvivalent vyššího predatorního rizika a kachny na ni reagují zvýšením FID (Burger & Gochfeldt, 1981; Javůrková, 2007).

Prací, které pojednávají o možném vlivu vodní hladiny na antipredační chování a jakkoliv ho zhodnocují, je celkově velmi málo (viz kap. 4. 2.). Ve studiích zabývajících se útěkovou vzdáleností jsem nenašla o vlivu dostupnosti vodní hladiny na modifikaci FID nikde ani zmínku, přestože podle mých výsledků je zmíněný faktor poměrně zásadní a reflektuje antipredační odpověď hnízdících samic. Tato metodická chyba může být způsobena faktem, že se odlet směrem k vodě a hledání bezpečí na hladině u vodních ptáků a priori předpokládá. S ohledem na antipredační strategie spojené s optimalizací útěkové vzdálenosti byla jediným výzkumem, který zvažuje jakousi roli „refugia“ u ptáků, práce publikovaná kolektivem Fernández-Juricic *et al.* (2002), kteří pozorovali snížení útěkové reakce u tří druhů ptáků v případě, že byli tito schováni výše v koruně stromů. Z hlediska vnímání rizika by zřejmě bylo možné srovnávat roli vegetačního krytu pro některé menší druhy ptáků s rolí vodní hladiny coby refugia pro terestricky hnízdící kachny. Absence jakýchkoliv dalších pokusů na prezentované téma mi bohužel neumožňuje provést srovnání metodiky a výsledků a otevírá možnosti pro budoucí zkoumání.

5. ZÁVĚR

Výsledky prezentované v této práci potvrdily pozitivní vliv dřevin nad hnízdem kachny divoké na jeho přežívání. Hustota rostlinného pokryvu ale přežívání hnízd na mých lokalitách průkazně neovlivňovala.

Predace samice na hnízdě byla oproti tomu častější v případě hnízd krytých dřevinami. Prokázaný trend je tedy zcela opačný, než u přežívání hnízda. Zároveň jsem potvrdila vliv vzdálenosti od vodní hladiny na přežívání samice, přičemž s větší vzdáleností od hladiny byla predace samic průkazně častější. Tento fakt hnízdící kachny zjevně reflektovaly svým antipredačním chováním a úteková vzdálenost kachen v centrech zkoumaných ostrovů byla signifikantně vyšší, než u samic hnízdících v blízkosti vodní hladiny.

Zároveň bylo potvrzeno, že snůšky na hnízdech umístěných pod dřevinami, tedy místě bezpečnějším pro snůšku a riskantnějším pro hnízdící samici, obsahují průkazně více vajec.

Moje data proto naznačují, že trade-off mezi rizikem hnízdní predace a rizikem zabití inkubující samice je na základě přítomnosti dřevin nad hnízdem průkazně spojené s větší variabilitou v energetických investicích do snůšky.

POUŽITÁ LITERATURA

Abrahams, M. V. (1995). The interaction between antipredator behaviour and antipredator morphology: experiments with fathead minnows and brook sticklebacks. *Canadian Journal of Zoology* 73: 2209-2215 (in Stankowich & Blumstein, 2005)

Ackerman J. T., Eadie J. M. & Moore, T. G. (2006). Does life history predict risk-taking behavior of wintering dabbling ducks? *Condor* 108: 530

Aebischer, N. J. (1999). Multi-way comparisons and generalized linear models of nest success: extensions of the Mayfield method. *Bird Study* 46: 22–31

Alfonso, J. A., Munoz-Pulido, R., Baptista, L. M. & Alfonso, J. C. (1991). Nest-site selection and nesting success in the Azure-winged magpie in central Spain. *Bird Study* 38: 45-51

Albrecht, T. & Klvaňa, P. (2004). Nest crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female mallards *Anas platyrhynchos*. *Ethology* 110: 610–613

Albrecht, T., Hořák, D., Kreisinger, J., Weidinger, K., Klvaňa, P. & Michot, T. C. (2006). Factors determining pochard nest predation along a wetland gradient. *Journal of Wildlife Management* 70: 784-791

Alisauskas, R. T. & Ankney, C. D. (1992). The cost of egg laying and its relationship to nutrient reserves in waterfowl. *In Ecology and management of breeding waterfowl. Edited by Batt, B. D. J., Afton, A. D., Anderson, M. G., Ankney, C. D., Johnson, D. H., Kadlec, J. A. & Krapu, G. L. University of Minnesota Press, Minneapolis. 30–36*

Altmann, M. (1956). Patterns of social behavior in big game of the United States and Europe. *Transactions of the North American Wildlife Conference* 21: 538-545 (in Altmann, 1958)

Altmann, M. (1958). The flight distance in free-ranging big game. *Journal of Wildlife Management* 22: 207-209

Amat, J. A. & Masero, J. A. (2004). Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. *Animal Behaviour* 67: 293-300

Anderson, D. R. (1975). Population ecology of the mallard. V. Temporal and geographic estimates of survival, recovery, and harvest rates. (In Collucy *et al.*, 2008)

Arroyo, B., Mougeot, F. & Bretagnolle, V. (2001). Colonial breeding and nest defence in Montagu's harrier (*Circus pygargus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 101-115

Batáry, P. & Báldi, A. (1995). Factors affecting the survival of real and artificial great reed warbler's nests. *Biologia* 60(2): 215-219

Batten, L. A. (1977). Sailing on reservoirs and its effects on water birds. *Biological Conservation* 11: 49-58

Bengston S. A. (1972). Reproduction and fluctuations in size of duck population at Lake Myvatn, Iceland. *Oikos* 23: 35-38

Benešová, O., Kreisinger, J., Javůrková, V. & Albrecht, T. (2008). Voda jako bezpečné refugium před predátory hnízdících kachen. Zoologické dny 2008, sborník abstraktů, str. 26

Bennet, P. & Owens, I. (2002). Evolutionary ecology of birds. Oxford series in Ecology and Evolution.

Berger, J., Daneke, D., Johnson, J. & Berwick, S. H. (1983). Pronghorn foraging economy and predator avoidance in a desert ecosystem: implications for the conservation of large mammalian herbivores. *Biological Conservation* 25: 193-208

Blackburn, D. G. & Evans, H. E. (1986). Why are there no viviparous birds? *The American Naturalist* 128: 165-190

Blums, P., Hepp, G. R. & Mednis, A. (1997). Age specific reproduction in three species of european ducks. *Auk* 112(4): 737-747

Blums, P., Clark, R. G. & Mednis, A. (2002). Patterns of reproductive effort and success in birds: path analysis of long-term data from European ducks. *Journal of Animal Ecology* 71: 280-295

Blumstein, D. T. (2006). Developing and evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Animal Behaviour* 71: 389-399

Bonenfant, M. & Kramer, D. L. (1996). The influence of distance to burrow on flight initiation distance on the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavioral Ecology* 7: 299-303

Bonenfant, M. & Kramer, D. L. (1997). Direction of predator approach and the decision to flee to a refuge. *Animal Behaviour* 54: 289-295

Boon, L. A. & Aukney, C. D. (1999). Body size, nest initiation date and egg production in Ruddy ducks. *Auk* 116(1): 228-231

- Brasher, M. G., Arnold, T. W., Dervies, J. H. & Kaminski, R. M. (2006).** Breeding-season survival of male and female mallards in Canada's prairie-provincelands. *Journal of Wildlife Management* 70(3): 805-811
- Brua, R. B. (1999).** Ruddy duck nesting success: do nest characteristics deter nest predation? *Condor* 101: 867-870
- Bulova, S. J. (1994).** Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. *Copeia* 4: 980-992
- Burger, J. & Gochfeld, M. (1981).** Age-related differences in piracy behaviour of four species of gulls, *Larus*. *Behaviour* 77: 242-267
- Burger, J. & Gochfeld, M. (1988).** Defensive aggression in terns: Effect of species, density, and isolation. *Aggressive Behavior* 14(3): 169-178
- Burger, J., & Gochfeld, M. (1990).** Risk discrimination of direct versus tangential approach by basking black iguanas (*Ctenosaura similis*): variation as a function of human exposure. *Journal of Comparative Psychology* 104: 388-394 (in Cooper, 1997)
- Burnham, K. P., White, G. C. & Anderson, D. R. (1984).** Estimating the effect of hunting on annual survival rates of adult mallards. *The Journal of Wildlife Management* 48: 350-361
- Butler, M. A. & Rotella, J. J. (1998).** Validity of using artificial nests to assess duck-nest success. *Journal of Wildlife Management* 62: 163-171
- Caldwell, P. J. & Cornwell, G. W. (1975).** Incubation behavior and temperatures of the mallard duck. *Auk* 92: 706-731
- Caccamise, D. F. (1977).** Breeding success and nest site characteristics of the red-winged blackbird. *Wilson Bulletin* 89: 396-403
- Caro, T. (2005).** Antipredator defenses in birds and mammals. *The University of Chicago Press*. Chicago, 2005.
- Carey, H. V. & Moore, P. (1986).** Foraging and predation risk in yellow-bellied marmots. *American Midland Naturalist* 116: 267-275
- Carrs, D. N. (1995).** The foraging behaviour and feeding ecology of the otter (*Lutra lutra*): a selective review. *Hystrix* 7: 179-194
- Civette, J. (2008).** Regional differences in the diet of the otter (*Lutra lutra*) in Sweden and Latvia. Dizertační práce při stockholmské Universitě a švédském Museu přírodních věd. Published online
- Clark, K. L. & Robertson, R. J. (1979).** Spatial and temporal multi-species nesting aggregations in birds as anti-parasite and anti-predator defenses. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 5: 359-371

- Clark, A. B. & Wilson, D. S. (1981).** Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology* 56: 253-277
- Collias N. E. & Collias, E. C. (1984).** Nest building and bird behaviour. Princeton University Press.
- Collucy, J. M., Yerkes, T., Simpson, R., Simpson, J. W., Armstrong, L. & Davis, J. (2008).** Population dynamics of breeding mallards in the Great Lake States. *Journal of Wildlife Management* 72: 1181-1187
- Colwell, M. A. (1992).** Wilson's Phalarope nest success is not influenced by vegetation concealment. *Condor* 19: 767-772
- Cooper, W. E. Jr. (1997).** Threat factors affecting antipredatory behavior in the broadheaded skink (*Eumeces laticeps*): Repeated approach, change in predator path, and predator's field of view. *Copeia* 3: 613-619
- Cooper, W. E. Jr. (2003).** Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology* 81: 979-984
- Craik, C. (1997).** Long-term effects of North American Mink *Mustela vison* on seabirds in western Scotland. *Bird Study* 44: 303-309
- Crawley, M. J. (1993).** GLIM for Ecologists. *Blackwell Scientific Publication, Oxford*
- Cuadrado, M., Martín, J. & López, P. (2001).** Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chameleo chameleo*. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 547-554
- Davison, W. B. & Bollinger, E. (2000).** Predation rates on real and artificial nests of grassland birds. *Auk* 117(1): 147-153
- Dawson, R. D. & Clark, R. G. (2000).** Effects of hatching date and egg size on growth, recruitment, and adult size of Lesser Scaup. *Condor* 102: 930-935
- de la Hey, D. Ch. (2008).** The importance of birds in the diet of otter *Lutra lutra* on Shapwick Heath. *Bioscience Horizons* 1: 143-147
- Dion, N., Hobson, K. A. & Lariviere, S. (2000).** Interactive effects of vegetation and predators on the success of natural and simulated nests of grassland songbirds. *Condor* 102: 629-634.
- Dreitz, V. J., Kitchens, W. M. & DeAngelis, D. L. (2004).** The effects of natal departure and water level on survival of juvenile snail kites in Florida. *Auk* 121:894-903.

- Eberhardt, R. T. (1973).** Some aspects of mink-waterfowl relationships on prairie wetlands. *Prairie Naturalist* 5: 17–19
- Eifler, A. D., Eifler, M. A. & Harris, B. R. (2008).** Foraging under the risk of predation in desert grassland whiptail lizards (*Aspidoscelis uniparens*). *Journal of Ethology* 26: 1439-1444
- Endler, J. A. (1978).** A predator's view of animal color patterns. *Evolution Biology* 11: 319-364
- Erlinge, S. (1968).** Food studies on captive otters *Lutra lutra*. *Oikos* 19: 59-270
- Esler, D. & Grand, J. B. (1993).** Factors influencing depredation on artificial duck nests. *Journal of Wildlife Management* 57(2): 244-248
- Evrard, J. O. & Bacon, B. R. (1998).** Northern harrier nest site characteristics in Northwest Wisconsin. *The Passenger Pigeon* 60(4): 305-312
- Farnsworth, G. L & Simons T. R. (2001).** How many baskets? Clutch sizes that maximize annual fecundity of multiple-brood birds. *Auk* 118: 973-982
- Fernández-Juricic, E., Jimenez M. D. & Lucas E. (2002).** Factors affecting intra- and interspecific variations in the difference between alert distances and flight distances for birds in forested habitats. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1212–1220
- Fernández-Juricic, E., Blumstein, D. T., Abrica, G., Manriquez, L., Adams, L. B., Adams, R., Daneshrad, M. & Rodriguez-Prieto, I. (2006).** Relationships of anti-predator escape and post-escape responses with body mass and morphology: a comparative avian study. *Evolutionary Ecology Research* 8: 731-752
- Ferreras, P. & Macdonald, D.W. (1999).** The impact of American mink *Mustela vison* on water birds in the upper Thames. *Journal of Applied Ecology* 36: 701–708
- Fischer, D., Pavlůvčik, P., Sedláček, F. & Šálek, M. (2009).** Predation of the alien American mink *Mustela vison* on native crayfish populations in middle-sized streams in central and western Bohemia. *Folia Zoologica* 58 (1): 45-56
- Flashpohler, D. J., Temple, S. A. & Rosenfield, R. N. (2000).** Relationship between nest success and concealment in two ground-nesting passerines. *Journal of Field Ornithology* 71: 736-747
- Fleskes, J. P., Yee, J. L., Yarris, G. S., Miller, M. R. & Casazza, M. L. (2007).** Pintail and mallard survival in California relative to habitat, abundance, and hunting. *Journal of Wildlife Management* 71: 2238-2248
- Frid, A. & Dill, L. M. (2002).** Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology* 6(1): 11. Published online

- Forbes, M. R. L., Clark, R. G., Wearherhead, P. J. & Armstrong, T. (1994).** Risk-taking by female ducks: intra- and interspecific tests of nest defense theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34(2): 79-85
- Golawski, A. & Mitrus, C. (2008).** What is more important: nest-site concealment or aggressive behaviour? A case study of the red-backed shrike, *Lanius collur*. *Folia Zoologica* 57(4): 403-410
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O. C. & Bergkvist, J. (1995).** Nest site selection: A trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology* 26: 305-312
- Grand, J. B. & Flint, P. L. (1997).** Productivity of nesting Spectacled Eiders on the Lower Kashunuk river, Alaska. *Condor* 99: 926-932
- Grant, T. A., Madlen, E. M., Shaffer, T. L., Pietz, P. J., Berky, G. B. & Kadrmas, N. J.(2006).** Nest survival of Clay-colored and Vesper Sparrows in relation to woodland edge in mixed-grass prairies. *Journal of Wildlife Management* 70: 691-701
- Gunnarsson, G., Elmberg, J., Dessborn, L., Jonzén, N., Pöysä, H. & Valkama, J. (2008).** Survival estimates, mortality patterns, and population growth of Fennoscandian mallards *Anas platyrhynchos*. *Annales Zoologici Fennici* 45: 483-495
- Gunness, M. A. & Weatherhead, P. J. (2002).** Variation in nest defense in ducks: methodological and biological insights. *Journal of Avian Biology* 33: 191-198
- Guyn, K. L. & Clark, R. G. (1997).** Cover characteristics and success of natural and artificial duck nests. *Journal of Field Ornithology* 68: 33-41
- Halley, K. L., Taylor, P. D. & Shuttler, D (2008).** Nest-site characteristics and breeding success of three species of boreal songbirds in western Newfoundland, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1203-1211
- Hamilton, W. D. (1971).** The geometry of the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295-311
- Havera, S. P. (1999).** Waterfowl of Illinois: status and management. *Illinois Natural History Survey Special Publication* 21: 673
- Hediger, H. (1934).** Zur biologie und psychologie der Flucht bei Tieren. *Biologisches Zentralblatt* 54: 21-40 (in Altmann, 1958)
- Helfman, G. S. & Winkelman, D. L. (1997).** Threat sensitivity in bicolor damselfish: effects of sociality and body size. *Ethology* 103: 369-383 (in Stankowich & Blumstein, 2005)
- Heske E. J., Robinson S. K. & Brawn J. D. (1999).** Predator activity and predation on songbird nests on forest-field edges in east-central Illinois. *Landscape Ecology* 14: 345-354

- Hill, D. A. (1984).** Laying date, clutch size and egg size of the Mallard *Anas platyrhynchos* and Tufted Duck *Aythya fuligula*. *Ibis* 126: 484-495
- Holmes, T. A., Kvight, R. L., Steg, L., & Craig, G. R.. (1993).** Responses to wintering grassland raptors to human disturbance. *Wildlife Society Bulletin* 21: 461-468
- Hořák, D. (2003).** Faktory ovlivňující reprodukční úsilí a hnízdní úspěšnost poláka velkého (*Aythya ferina*). Diplomová práce při Univerzitě Karlově, Praha
- Houdková, B. (2003).** Trends in numbers of the Coot (*Fulica atra*) in the Czech republic in 1988-2000. *Ornis Hungarica* 12-13: 283-288
- Hutson, G. D. (1982).** Flight distance in merino sheep. *Animal Production* 35: 231–235
- Chanin, P. (1981).** The diet of otter and its relations with the feral mink in two areas of Southwest England. *Acta Theriologica* 26: 83–95
- Javůrková, V. (2006).** Antipredační strategie kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). Diplomová práce při Univerzitě Karlově, Praha
- Johnsson, K. (1993).** Colonial breeding and nest predation in the jackdaw *Corvus monedula* using old black woodpecker *Dryocopus martius* holes. *Ibis* 136: 313–317
- Johnson, M. S. (1997).** The effect of age on nest concealment and its complimentary effects on production of Wood Thrush. *Wilson Bulletin* 109(1): 68-73
- Johnson, M. D., Adams, T. L., Branston, T. M., Clark, R. D., Crombie, W. B., Germann, D. L., Ives Ringstad, A. D. M., Langendorf, H. & Moore, J. L. (2005).** Variables influencing predation of artificial duck nests in Northwest Coastal California. *Transactions of the Western Wildlife Society* 41: 11-20
- Jones, S. L. & Dieni, J. S. (2007).** The relationship between predation and nest concealment in mixed-grass prairie passerines: An analysis using program mark. *Studies in avian biology* 34: 117-123
- Kenward, R. E. (1978).** Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on wood pigeons. *The Journal of Animal Ecology* 47: 449-460
- Knight, R. L. & Temple, S. A. (1988).** Nest-defence behaviour in the Red-Winged Blackbird. *Condor* 90: 193-200
- Koivula, K. & Rönkä, A. (1998).** Habitat deterioration and efficiency of antipredator strategy in a meadow-breeding wader. Temminck's Stint (*Calidris temminckii*). *Oecologia* 116: 348–355

- Krapu, L. G., Pietz, P. J., Brandt, D. A. & Cox, R. R. Jr. (2004).** Does presence of permanent fresh water affect recruitment in prairie-nesting dabbling ducks? *Journal of Wildlife Management* 68(2): 332-341
- Kreisinger, J. (2004).** Vliv antipredačního chování a krypsy na riziko hnízdní predace u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). Diplomová práce při Univerzitě Karlově v Praze
- Kreisinger, J. & Albrecht, T. (2008).** Nest protection in mallards *Anas platyrhynchos*: untagling role of crypsis and parental behaviour. *Functional Ecology* 22, 872-879
- Kreisinger J., Albrecht T, Javůrková V., Munclinger P. (2008).** Renesting in mallards (*Anas platyrhynchos*). Environmental Changes and biological assessment IV. Ostrava. Sborník abstraktů
- Krementz, D. G., Barker, R. J. & Nichols, J. D. (1997).** Sources of variation in waterfowl survival rates. *Auk* 114: 93–102
- Kuehl A. K. & Clark W. R. (2002).** Predator activity related to landscape feature in northern Iowa. *Journal of Wildlife Management* 66: 1224-1234
- Kullberg, C., Metcalfe, N. B. & Houston, D. C. (2002).** Impaired flight ability during incubation in the pied flycatcher. *Journal of Avian Biology* 33: 179-183
- Květ, J., Jeník, J. & Soukupová, L. (2002).** Freshwater wetlands and their sustainable future. Volume 48 UNESCO. The Parthenon Publishing Group nc., New York
- Larivière, S. & Messier, F. (2001).** Temporal patterns of predation of duck nests in the Canadian prairies, *The American Midland Naturalist* 146: 339-344
- Laursen, K., Kahlert, J. & Frikke, J. (2005).** Factors affecting escape distances of staging waterbirds. *Wildlife Biology* 11: 13-18
- Lehman, P. Ch, Rumble, M. A., Flake, L. D. & Thompson, D. J. (2008).** Merriam's turkey nest survival and factors affecting nest predation by mammals. *Journal of Wildlife management* 72: 1765-1774
- Lima, L. S. & Dill, L. M. (1990).** Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68(4): 619-640
- Lord, A., Waas, J. R., Innes, J. & Whittingham, M. J. (2001).** Effects of human approaches to nests of northern New Zealand dotterels. *Biological Conservation* 98: 233-240
- Louis, S. & Le Berre, M. (2000).** Ajustement des distances de fuite á l'homme chez *Marmota marmota*. *Canadian Journal of Zoology* 78: 556-563

- Madsen, J. (1985).** Impact of disturbance on field utilization of pink-footed geese in Jutland, Denmark. *Biological Conservation* 33: 53-63
- Mallory, M. L., McNicol, D. K., Walton, R. A. & Wayland, A. (1998).** Risk-taking by incubating Common Goldeneyes and Hooded Mergansers. *Condor* 100: 694-701
- Martella, M. B., Rennison, D. & Navarro, J. L. (1995).** Vigilance in the Greater Rhea: effects of vegetation height and group size. *Journal of Field Ornithology* 66: 215-220
- Martin, T. E. (1992).** Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management? (in Martin, 1993a)
- Martin, T. E. (1993a).** Nest predation and nest site. *Bioscience* 43: 523-563
- Martin, T. E. (1993b).** Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmats. *American Naturalist* 141: 897-913
- Martin, T. E. & Roper, J. J. (1988).** Nest predation and nest site selection of western population of the Hermit Thrush. *Condor* 90: 51-57
- Martín, J. & López, P. (1999).** Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105: 439-447
- Martín, J. & López, P. (2000).** Fleeing to unsafe refuges: effects of conspicuousness and refuge safety on the escape decisions of the lizard *Psammodromus algirus*. *Canadian Journal of Zoology* 78(2): 265-270
- Martín, J. & López, P. (2003).** Changes in the escape responses of the lizard *Acanthodactylus erythrurus* under persistent predatory attacks. *Copeia* 2: 408-413
- Martín, J., de Neve, L., Polo, V., Fargallo, J. & Soler, M. (2006).** Health-dependent vulnerability to predation affects escape responses of unguarded chinstrap penguin chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 778-784
- Mayfield, H. F. (1975).** Suggestions for calculating nest success. *Wilson Bulletin* 87(4): 456-466
- McKee, M. R. & Mechlin, L. M. (1998).** Predicting greater prairie-chicken nest success from vegetation and landscape characteristics. *Journal of Wildlife Management* 62: 314-321
- McLean, E. B. & Godin, J. J. (1989).** Distance to cover and fleeing from predators in fish with different amounts of defensive armour. *Oikos* 55: 281-290
- McLean, I. G., Smith, J. M. & Stewart, K. G. (1986).** Mobbing behavior, nest exposure, and breeding success in the merican Robin. *Behaviour* 96: 171-185

- McMillan, J. F. (1954).** Some observations on moose in Yellowstone Park. *American Midland Naturalist* 52: 392-399
- Mezquida, E. T. & Marone, L. (2003).** Are results of artificial nest experiments a valid indicator of success of natural nests? *Wilson Bulletin* 115(3): 270-276
- Miller, M. W. (1999).** Relative effects of plumage coloration and vegetation density on nest success. *Condor* 101: 255-261
- Miller, D. A., Grand, J. B., Fondell, T. F. & Anthony, R. M. (2007).** Optimizing nest survival and female survival: consequences of nest site selection for Canada geese. *Condor* 109: 769-780
- Munro, J. A. (1938).** Lesser scaup duck defending nest. *Wilson Bulletin* 50: 288
- Murphy, M. T., Cummings, Ch. L. & Palmer, M. S. (1997).** Comparative analysis of habitat selection, nest site and nest success by Cedar Waxwings (*Bombycilla cedrorum*) and Eastern Kingbirds (*Tyrannus tyrannus*). *The American Midland Naturalist* 138: 344-356
- Nguyen, L. P., Kenneth, A. F. & Nol, E. (2006).** Influence of Arctic Terns on Survival of Artificial and Natural Semipalmated Plover Nests. *Waterbirds* 29(1): 100-104
- Nieman, D. J., Hochbaum, G. S., Caswell, F. D. & Turner, B. C. (1987).** Monitoring hunter performance in Prairie Canada. Transactions of the 52nd North American Wildlife and Natural Resources Conference: 233-245
- Opermanis, O. (2004).** Appearance and vulnerability of artificial duck nests to avian predators. *Journal of Avian Biology* 35: 410-415
- Owens, N. W. (1977).** Responses of wintering Brent Geese to human disturbance. *Wildfowl* 28: 5-14
- Owens, M. & Black, J. M. (1990).** Waterfowl Ecology. Blackie, Glasgow and London.
- Palazón, S., Ruiz-Olmo J. & Gosálbez J. (2008).** Autumn–winter diet of three carnivores, European mink (*Mustela lutreola*), Eurasian otter (*Lutra lutra*) and small-spotted genet (*Genetta genetta*) in northern Spain. *Animal Biodiversity and Conservation* 31: 37-43
- Pavel, V., Bureš, S., Weidinger, K. & Kovařík, P. (2000).** Distraction displays in meadow pipit (*Anthus pratensis*) females in Central and Northern Europe. *Ethology* 106: 1007-1019
- Perrot-Sinal, T. & Peterson, K. (1997).** Exposure to predator odor reduces locomotor activity levels in adult male rats: Lack of effect of hippocampal lesion. *Journal of Chemical Ecology* 23: 2175-2186

- Perrot-Sinal, T., Ossenkopp, K. P. & Kavaliers, M. (2000).** Influence of a natural stressor (predator odor) on locomotor activity in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): modulation by sex, reproductive condition and gonadal hormones. *Psychoneuroendocrinology* 25: 259-276
- Powell, A. N. (2001).** Habitat characteristics and nest success of Snowy Plovers associated with California Least Tern colonies. *Condor* 103: 785–792
- Pulliam H. R. (1973).** On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38(2): 419-422
- Quesada, J. (2007).** The different roles of the roof density and nest size in the Iberian magpie nest. *Acta Ethologica* 10: 41-45
- Quillfeldt P., Strange I. J. & Masello, J. F. (2005).** Escape decisions of incubating females and sex ratio of juveniles in the Upland Goose *Chloephaga picta*. *Ardea* 93 (2): 171-178
- Remeš, V. (2005a).** Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the blackcap (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 326-332
- Remeš, V. (2005b).** Birds and rodents destroy different nests: a study of Blackcap *Sylvia atricapilla* using the removal of nest concealment. *Ibis* 147: 213-216
- Ricklefs, R. E. (1969).** An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contributions to Zoology* 9: 1-48
- Ricklefs, R. E. & Wikelski, M. (2002).** The physiology/life history nexus. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 462-468
- Robinson, W. D., Styrsky, J. N. & Brawn, J. D. (2005).** Are artificial bird nests effective surrogates for estimating predation on real bird nests? A test with tropical birds. *Auk* 122(3): 843–852
- Rodgers, J. A. Jr., & Smith, H. T. (1995).** Set-back distances to protect nesting bird colonies from human disturbance in Florida. *Conservation Biology* 9: 89-99
- Roff, D. A. (2002).** The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman & Hall, New York, USA (ex Ackerman *et al.*, 2006)
- Rohwer, F. C. (1988).** Inter- and intraspecific relationships between egg size and clutch size in waterfowl. *Auk* 105: 161-176
- Rotella, J. J. & Ratti, J. T. (1992a).** Mallard brood survival and wetland habitat conditions in southwestern Manitoba. *Journal of Wildlife Management* 56(3): 499-507

- Sarafine, D. E. & Lindberg, M. S. (2008).** Nest habitat selection of White-winged Scoters on Zákon flaks, Alaska. *Wilson Journal of Ornithology* 120: 582-593
- Seghers, B. H. (1981).** Facultative schooling behavior in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits. *Environmental Biology of Fishes* 6: 21-24
- Shedd, D. H. (1982).** Seasonal variation and function of mobbing and related antipredator behaviors of the American robin (*Turdus migratorius*). *Auk* 99: 342-346
- Schulte, J. A., Losos, J. B., Cruz, F. B. & Núñez, H. (2004).** The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17: 408-420
- Simmons, R. & Smith, P. C. (1984).** Do northern harriers (*Circus cyaneus*) choose nest sites adaptively? *Canadian Journal of Zoology* 63: 494-498
- Slagsvoldt, T. (1982).** Clutch size variation in Passerine birds – The nest predation hypothesis. *Oecologia* 54: 159-169
- Smith, G., W. & Reynolds, R., E. (1992).** Hunting and Mallard Survival, 1979-88. *The Journal of Wildlife Management* 56: 306-316
- Stalmaster, M. V. & Newman, J. R. (1979).** Behavioral responses of wintering bald eagles to human activity. *Journal of Wildlife Management* 42: 506-513
- Stankowich, T. & Blumstein, D. T. (2005).** Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B-biological sciences* 272: 2627-2634
- Sullivan, B. D. & Dinsmore, J. J. (1990).** Factors affecting egg predation by american crows. *Journal of Wildlife Management* 54(3): 433-437
- Tirpak, J. M., Giuliano, W. M., Miller, C. A., Allen, T. J., Bittner, S., Edwards, J. W., Friedhof, S., Igo, W. K., Stauffer, D. F. & Norman, G. W. (2006).** Ruffed grouse nest success and habitat selection in the central and southern Appalachians. *Journal of Wildlife Management* 70: 138-144
- Traylor, J. J. (2003).** Nesting nad duckling ecology of White-winged scoters (*Melanitta fusca deglandi*) at Redberry Lake, Saskatchewan. Diplomová práce při Univerzitě v Saskatchewan. Published on-line
- Ueta, M. (1998).** Azure-winged magpies avoid nest predation by nesting near a Japanese lesser sparrowhawk's nests. *Condor* 100: 400-402
- Ulfvens, J. (1988).** Nest characteristics and nest survival in the horned grebe *Podiceps auritus* and great crested grebe *Podiceps cristatus* in a Finnish archipelago. *Annales Zoologici Fennici* 25: 293-298

Väänänen, V. M. (2000). Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test. *Journal of Avian Biology* 31: 31-35

Vanhooydonck, B., Herrel, A. & Irschick, D. J. (2007). Determinants of sexual differences in escape behavior in lizards of the genus *Anolis*: a comparative approach. *Integrative and Comparative Biology Advance Access*, May 2, 2007

Veasey, J. S., Houston, D. C. & Metcalfe, N. B. (2000). Flight muscle atrophy and predation risk in breeding birds. *Functional Ecology* 14: 115-121

Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. (1986). The economics of fleeing from predators, *Advances in the Study of Behavior* 16: 229-249

Yerkes, T. (1998). The influence of female age, body mass, and ambient conditions on redhead incubation constancy, *Condor* 100: 62-68

Yetter, A. P., Hine, Ch. S., Havera, S. P., Horath, M. M. & Whetsell, E. C. (1999). Annual federal aid performance report. Illinois natural history survey, center for wildlife ecology. Published online

Young, A. D. (1988). A portable candler for birds' eggs. *Journal of Field Ornithology* 59(3): 266-268

Walker, J., Lindberg, M. S., MacCluskie, M. C., Petrula, M. J. & Sedinger, J. S. (2005). Nest survival of scaup and other ducks in boreal forest of Alaska. *Journal of Wildlife Management* 69(2): 582-591

Walters, J. R. (1990). Anti-predatory behavior of lapwings: field evidence of discriminative abilities. *Wilson Bulletin* 102: 49-70

Weidinger, K. (2002). Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* 71: 424-437

Weller, M. W. (1956). A simple field candler for waterfowl eggs. *Journal of Wildlife Management* 20: 111-113

Wheelwright, N. T., Joshua J. L. & Weinstein, J. H. (1997). Nest-site selection in Savannah sparrows: using gulls as scarecrows *Animal Behaviour* 53 (1): 197-208

Wiebe, K. L. & Martin, K. T. (1997). Effects on predation, body condition and temperature on incubation rhythms of white-tailed ptarmigan. *Wildlife biology* 3: 143-151

Wiebe, K. L. & Martin, K. T. (1998). Costs and benefits of nest cover for ptarmigan: changes within and between years. *Animal Behaviour* 56: 1137-1144

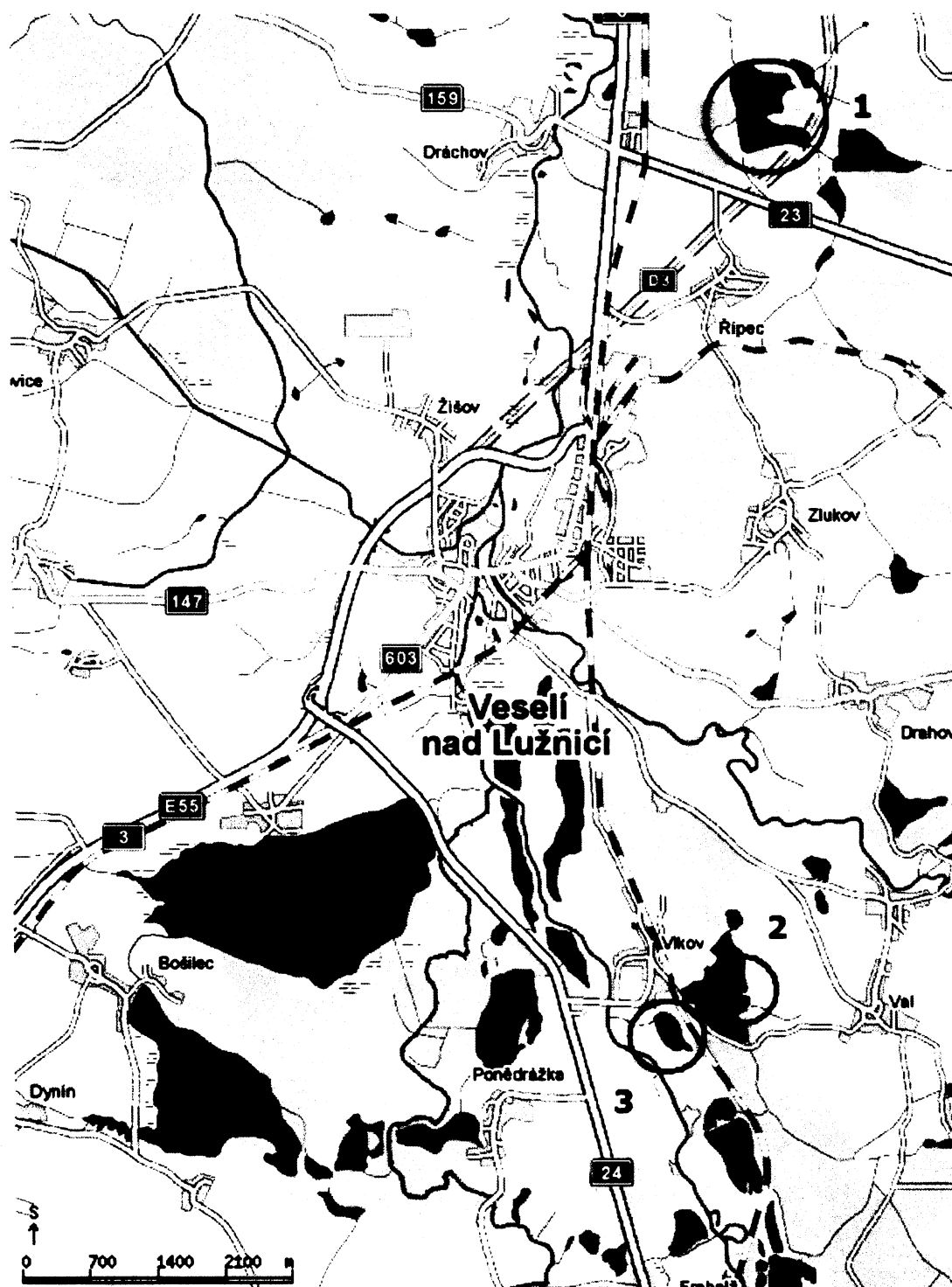
Zanette, L. & Jenkins, B. (2000). Nesting success and nest predators in forest fragments: A study using real and artificial nests. *Auk* 117: 445-454

PŘÍLOHY

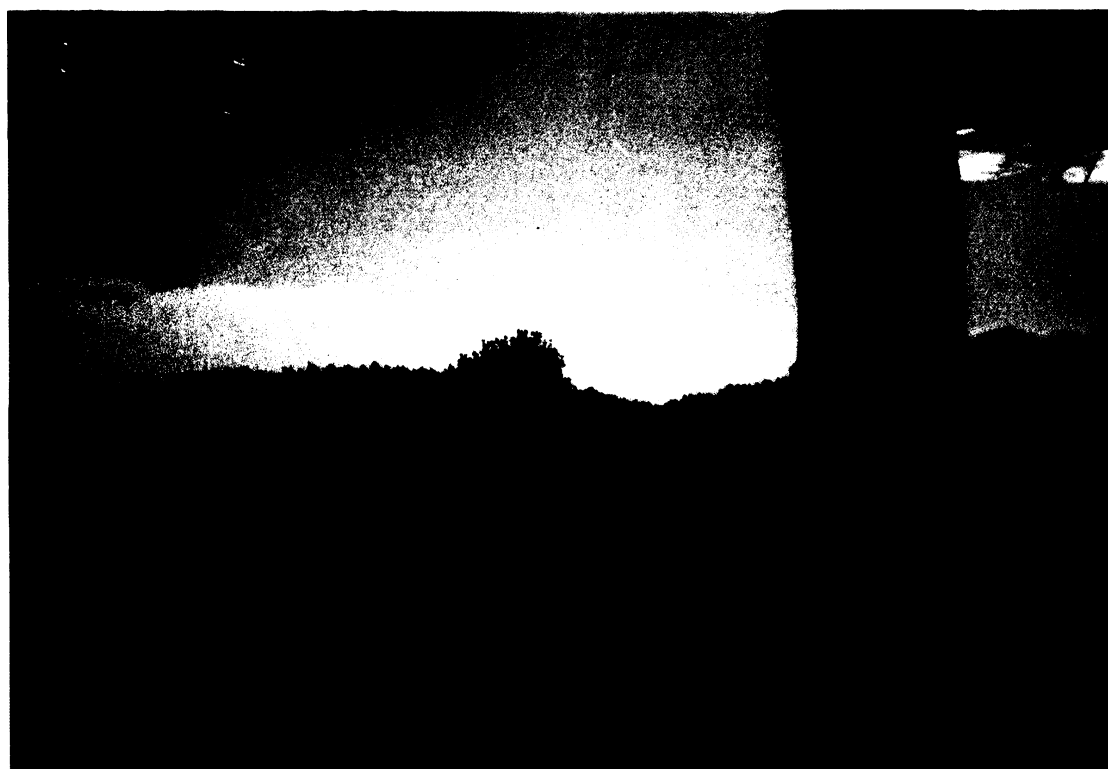
Příloha 1: Mapa sledovaných lokalit

Všechny tři lokality se nachází v okolí Veselí nad Lužnicí. Pro přehlednost jsou označeny čísly: 1 – rybník Starý, 2 – rybník Vlčkov a 3 – rybník Krajina.

Zdroj: www.mapy.cz



Příloha 2: Fotografie lokality Starý (nahore) a lokality Krajina (dole)





Příloha 3:

Obě fotografie s inkubující samičí dokládají kryptické zbarvení kachních samic a znázorňují variabilitu ve výběru hnízdního biotopu. Na fotografii vlevo je hnízdo kryté rákosem, na fotografii zcela dole hnízdo prakticky bez jakékoliv rostlinné ochrany.

Třetí fotografie (dole) dokládá nápadnost hnízda se světle zbarvenými vejci, která jsou po úniku kryptické samice velmi snadno naležitelná.





Příloha 4:

Fotografie vlevo zobrazuje predovanou samici nalezenou na ostrově. V horní části uprostřed je vidět hnízdo s vejci.

V důsledku intenzivní predace samic jsem se pokusila pomocí fotopasti zjistit druh predátora, nicméně žádný savec nebyl na návnadu nalákán. Několikrát byla ale vyfotografována straka přilákaná slepičím vejcem. Tito predátoři hnízd jsou na studovaných lokalitách velmi častí.

