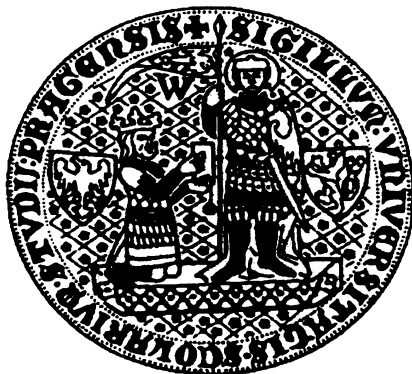


**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie**



Vliv načasování hnízdění na reprodukční
úspěšnost poláka chocholačky (*Aythya Fuligula*)

Diplomová práce

2009

Blanka Kuklíková

Školitel: RNDr. Petr Musil, Dr.

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury.

V Praze 1.9. 2009

Blanka Kuklíková

Poděkování

Ráda bych poděkovala především mému školiteli RNDr. Petru Musilovi, Dr. za odborné vedení práce, poskytnutí mnoha cenných rad a odborné literatury i za zasvěcení do práce v terénu.

Dále musím poděkovat celé terénní skupině, jmenovitě Mgr. Šárce Neuzilové, Bc. Anně Langrové, Mgr. Milanu Haasovi, Mgr. Magdě Brožové a Mgr. Zuzaně Musilové za velkou pomoc při sběru dat.

Obsah:

Úvod	6
1. Vliv klimatických a environmentálních podmínek	9
1.1 Vliv teplot	9
1.2 Vliv srážek a nabídky vodních ploch	11
1.3 Vliv habitatu a synchronizace hnízdění s jinými druhy	15
1.4 Vliv fotoperiody	17
2. Tvorba párů	19
2.1 Načasování párování	19
2.1.1 Energetické nároky	20
2.1.2 Velikost těla	21
2.1.3 Potápivé vs. plovavé kachny	21
2.2 Přetrvávání partnerství	23
3. Vliv věku a kondice samice	24
3.1 Vliv věku samice	24
3.2 Vliv kondice samice	27
4. Vliv na snůšku a mláďata	31
4.1 Vliv na velikost snůšky	31
4.2 Vliv na velikost a přežívání mláďat	33
4.3 Vliv na jedince v dalším roce	38
5. Charakteristika zkoumaného druhu	40
5.1 Tribus Aythyini	40
5.1.1 Polák chocholačka (<i>Aythya fuligula</i>)	41
6. Popis sledované lokality	44

6.1 Charakteristika sledované oblasti	44
6.2 Hnízdní biotopy na sledovaném území	45
6.3 Predátoři	45
6.4 Početnost kachen na sledovaném území	45
7. Metodika	46
7.1 Práce terénu	46
7.2 Zpracování terénních dat	47
7.3 Statistická analýza dat	48
8. Výsledky	49
8.1 Úspěšnost hnízd	49
8.2 Načasování hnízdění	51
8.3 Velikost snůšky a vajec	53
8.4 Závislost úspěšnosti hnízda na načasování hnízdění	56
8.5 Načasování hnízdění a úspěšnost hnízd na Schwarzenberku	58
8.6 Kondice samice a načasování hnízdění	61
8.7 Vliv habitatu na načasování hnízdění	62
8.8 Vliv načasování hnízdění na úspěšnost přežívání mlád'at	64
9. Diskuze	65
Závěr	72
Seznam literatury	73

Úvod

Ptáci jsou častou modelovou skupinou pro řadu studií, a to nejen pro jejich ekologická a etologická specifika, ale především pro značnou oblíbenost této živočišné skupiny mezi laiky i odborníky. Na celém světě se profesionální i laičtí ornitologové sdružují do společností a organizací, předávají si své poznatky o sledovaných druzích a snaží se je využívat k jejich ochraně. Zároveň neustále přibývají další a další práce na ornitologická témata, a proto je fond informací o mnoha druzích značně bohatý. Přesto zbývá mnoho nezodpovězených otázek týkajících se ekologie mnohých druhů.

Tato práce je věnována vlivu načasování hnízdění na reprodukční úspěšnost poláka chocholačky *Aythya fuligula*, potápivé kachny z tribu *Aythiini*. Načasování hnízdění patří u sezónně se rozmnožujících druhů ptáků mezi důležité faktory ovlivňující reprodukční úspěšnost jedince. Hlavním úkolem každého jedince v populaci je rozmnožit se a předat co nejvíce svých genů do další generace (a zvýšit tak svou exkluzivní fitness). Jedinci, kteří zahrnou dříve, mají větší snůšky a více přežívajících mlád'at než jedinci hnízdící později (Lack 1968). Dřívější hnízdění je tedy jasně evolučně úspěšnější strategií. Od doby, kdy byl tento poznatek poprvé publikován, uplynula již řada let a některé z prací, které na toto téma vyšly, zodpověděly otázky týkající se problematiky načasování hnízdění a jeho vlivu na reprodukční úspěšnost, ale zároveň se objevilo mnoho dalších, které zůstávají zodpovězeny pouze na úrovni spekulací.

Načasování hnízdění přímo či nepřímo ovlivňuje mnohé reprodukční parametry, mezi které například patří velikost snůšky (viz např. Klomp 1970, von Haartman 1971, Johnsgard 1973, Sockman & Schwabl 2001), velikost a přežívání mlád'at v prvním roce (viz např. Perrins 1970, Daan *et al.* 1988, Sedinger & Flint 1991, Cooch *et al.* 1991) i v roce následujícím (Dawson & Clark 1996). Špatné načasování hnízdění, a tím pádem líhnutí mlád'at, vzhledem k potravní nabídce pro mlád'ata může vést k menšímu přežívání vylíhlých mlád'at (Dunn 2006).

Zároveň je načasování hnízdění ovlivněno mnoha vnějšími i vnitřními vlivy. Mezi vnější vlivy hrající roli v načasování hnízdění patří vliv fotoperiody, teplot a srážek, potravní nabídka, synchronizace hnízdění s jinými druhy, dostupnosti vhodných míst k zahnízdění atd. Kachny patří mezi vodní ptáky, takže jejich hnízdění je silně ovlivněno dostupností a kvalitou vodních ploch vhodných pro zahnízdění. Úroveň vodní hladiny a kvalita vody může ovlivnit načasování hnízdění prostřednictvím limitace potravní nabídky pro samice v období před a během zahnízdění. Jednotlivým vlivům se budu podrobněji věnovat v následujících kapitolách.

Důležitou roli samozřejmě hraje vnitřní hormonální vyladění samice, které je spojeno s vnějšími vlivy prostředí jako je fotoperioda (Wingfield *et al.* 1992). Byl prokázán také vliv kondice samice na načasování hnízdění (Boon & Ankney 1999, Devries *et al.* 2008), stejně tak vliv věku a zkušeností samice byl v mnoha studiích signifikantní (Dow & Fredga 1984, González-Solís *et al.* 2004). Samice může dřívějším zahnízděním získat mnoho výhod, například kvalitnější místo k hnízdění a více času pro výchovu mláďat, eventuálně možnost opětovného zahnízdění v případě ztráty první snůšky z důvodu predace hnízda. Vrubozobí ptáci navíc patří mezi prekociální druhy, svá mláďata nekrmí na hnízdě, ale pouze je vodí za potravou a střeží před predací.

Jak je z výše uvedeného zřejmé, načasování hnízdění je u ptáků ovlivněno komplexem mnoha vlivů a zároveň má velký vliv na reprodukční úspěšnost jedince v daném roce, a proto je má práce zaměřena na tuto problematiku.

V této situaci se jeví polák chocholačka jako zajímavý modelový druh. Jedná se o hojně se vyskytující a zároveň nejpozději hnízdící druh kachny v České republice, který se k nám rozšířil z Pobaltí a severovýchodní Evropy a začal zde poprvé hnízdit až v první polovině 20. st. (Hudec & Černý 1977, Hudec 1994). Zdá se, že pozdní hnízdění tento druh neznevýhodňuje, ale naopak mu to mohlo umožnit širokou expanzi (Musil *et al.* 2001). Polák chocholačka je zajímavým objektem výzkumu také z toho důvodu, že patří mezi několik druhů navržených v roce 2004 jako tzv. bioindikátory stavu životního prostředí v mokřadních biotopech EU (Musil 2006).

Cíle diplomové práce:

1. Zhodnotit mezisezónní variabilitu v načasování hnízdění poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) na zkoumané lokalitě.
2. Analyzovat vliv načasování hnízdění na reprodukční parametry daného druhu (velikost snůšky, velikost vajec, úspěšnost hnízda).
3. Porovnat načasování a úspěšnost hnízdění v racčí kolonii a na okolních lokalitách.
4. Analyzovat vliv kondice samice na načasování hnízdění. Zjistit, zda je načasování hnízdění korelované s kondicí samice.
5. Zjistit, zda existují vnitrosezónní rozdíly v umístění hnízda (vliv mikrohabitatu).

1. Vliv klimatických a environmentálních podmínek

Jak již bylo zmíněno v úvodu k této práci, na načasování hnízdění u kachen má vliv mnoho faktorů, které ve svém důsledku způsobí, že jedinec zahnízdí dříve či později, což může zvýšit či snížit jeho reprodukční úspěšnost v daném roce. Mezi významné faktory hrající roli v načasování hnízdění řadíme vliv prostředí, do kterého můžeme zahrnout vliv teplot, srážek, habitatu vhodného k zahnízdění, délky dne atd.

1.1 Vliv teplot

Prokazatelný vliv na načasování hnízdění nejen u kachen mají teploty před začátkem a během hnízdění. Mnoho studií ukázalo, že většina ptáků severního mírného pásma začíná snášet vejce v sezóně dříve, pokud jsou na jaře vyšší teploty. U 79% (45/58) druhů zkoumaných ptáků byl prokázán negativní vztah mezi datem snůšky a teplotou vzduchu (Dunn 2006).

Tab. 1. Počet studií, v nichž byl prokázán vliv teplot na datum snůšky (Dunn 2006).

Skupina	Sign.vliv	Celkem (Eurasie)	Sign.vliv	Celkem (Sev.Amerika)
Krátkokřídlí	3	3	0	1
Bahňáci	0	1	0	0
Ostatní nepěvci	3	4	1	1
Pěnicovití	5	7	0	0
Drozdovití, lejskovití	6	8	1	1
Zrnožraví pěvci	7	8	1	1
Ostatní pěvci	12	17	6	6

Další analýzou dlouhodobých dat (pokrývajících 57 hnízdních sezón) o hnízdění 36 druhů ptáků bylo zjištěno, že teploty ovlivňovaly načasování hnízdění u 86% z nich (Crick & Sparks 1999).

Jiné výzkumy prokázaly také vliv NAO na načasování hnízdění, např. vlvovci *Agelaius phoeniceus* ze Severní Ameriky začínali hnízdit dříve v letech s nižšími zimními hodnotami NAO (Weatherhead 2005). Obdobou NAO je na severoamerickém pobřeží Pacifiku El Niño oscilační index ENSO. Populace strnadce zpěvného *Melospiza melodia* z Kanady hnízdila dříve v letech s nižšími hodnotami ENSO (nízké negativní hodnoty indexu znamenají teplé El Niño roky) a při vyšších hodnotách tohoto indexu se hnízdění opozdávalo (Wilson & Arcese 2003).

Teplota může ovlivnit hnízdění mnoha mechanismy. Může mít přímý efekt na energetické požadavky samice, neboť energie potřebná pro termoregulaci a metabolické nároky se mění s teplotou okolí. Příliš nízké teploty vyžadují od hnízdicích samic větší energetický výdej na inkubaci snůšky a zahřívání vylíhlých mlád'at, která nemají schopnost termoregulace a hrozí jim smrt prochladnutím (Newton 1998). Špačci *Sturnus vulgaris* byli krmeni *ad libitum* a jejich hnízdní boxy zahřívány a ochlazovány o 2-3°C a ukázalo se, že teplota měla přímý vliv na načasování snášení, nezávisle na množství podávané potravy a fotoperiodě (Meijer *et al.* 1999).

Teplota by mohla ovlivňovat i růst gonád, což by načasování hnízdění také nepřímě ovlivnilo. Například testes straky obecné *Pica pica*, chované za laboratorních podmínek, vykazovaly při podmínkách dlouhé délky dne a teplotě 20°C rychlejší růst než při 2°C (Jones 1986).

V neposlední řadě teplota ovlivňuje dostupnost a množství ptačí potravy, hlavně hmyzu (Bryant 1975). Tento fakt může limitovat schopnost samic tvořit vejce (Perrins 1970). Všechny zmíněné mechanismy vlivu teplot na načasování hnízdění se samozřejmě nevyklučují a mohou působit dohromady.

Je tedy jasné, že klimatické změny ptáky při hnízdění výrazně ovlivní. Dlouhodobé studie prokazující efekt klimatických změn na načasování hnízdění byly provedeny u vlaštovky stromové *Tachycineta bicolor* v Severní Americe (Dunn & Winkler 1999), lejska černohlavého *Ficedula hypoleuca* (Sanz 2003), sýkory koňadry *Parus major* a sýkory modřinky *Parus caeruleus* v Evropě (Sanz 2002, Visser *et al.* 2003).

Mohli bychom předpokládat, že vyšší jarní teploty povedou k větší produkci mlád'at, jelikož dříve obvykle hnízdí samice s většími snůškami a následně i s více mlád'aty (Lack 1968). Ale nedávné výsledky z výzkumů sýkory koňadry *Parus major* a

sýkory modřínky *Parus caeruleus* ukazují, že teplejší jaro může vést k špatnému načasování snášení a líhnutí vzhledem k dostupnosti potravy pro mlád'ata a jako důsledek dříve zahnízdící samice vyprodukují méně přeživších mlád'at (Thomas *et al.* 2001, Dunn 2006).

Pokud ale klimatická změna (oteplení) posune maximální hustotu potravní nabídky, může být pro samici výhodné přizpůsobit počátek snášení tak, aby se den líhnutí kryl s maximální dostupností potravy pro mlád'ata, ale zároveň nesmí dojít ke změnám ve velikosti snůšky nebo délce inkubace, aby synchronizace nebyla porušena (Dunn 2006). Během minulých 39 let se průměrné datum zahájení snůšky u sýkory koňadry *Parus major* v Oxfordu posunulo jako důsledek klimatických změn časněji, zatímco průměrná velikost snůšky se nezměnila (Cresswell & McCleery 2003). Klimatická změna mohla některým jedincům usnadnit dřívější zahnízdění, ale nezpůsobila žádnou změnu ve velikosti snůšky. Z terénních studií je ale zřejmé, že dříve hnízdící ptáci mohou čelit i riziku smrti nebo zvýšeným energetickým potřebám díky periodám chladného počasí (Zajac 1995).

Některé druhy nemusí vykazovat změny v načasování hnízdění v závislosti na změnách teploty, protože jejich hnízdění je mnohem více spjato s fotoperiodou či dešti (Wikelski *et al.* 2000), což se hlavně projevuje v tropech, kde potravní nabídka je méně ovlivněna sezónními změnami teplot (Butler 1993).

Také potravní generalisté mohou méně reagovat na změny klimatu než druhy více specializované, neboť schopnost krmit se rozmanitou potravou zvyšuje pravděpodobnost, že během hnízdění bude vhodná potrava k dispozici (Dunn 2006).

Některé rozdíly v reakcích na změny teplot jsou spojeny s velikostí těla. Pokud teplota způsobuje dřívější hnízdění, pak druhy s menší velikostí těla budou více ovlivněni, protože jejich relativní energetické nároky přepočtené na gram hmotnosti jsou vyšší než u větších ptáků (Walsberg 1983, Stevenson & Bryant 2000).

1.2 Vliv srážek a nabídky vodních ploch

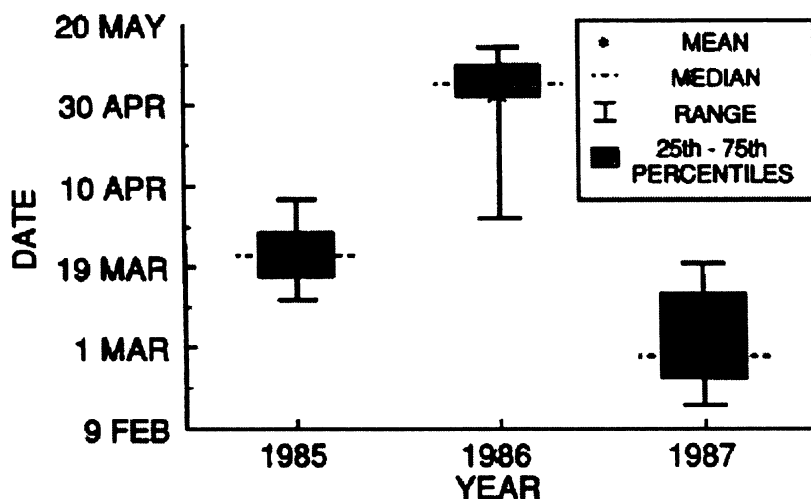
U vodních ptáků jako jsou kachny má ale zřejmě největší vliv na načasování hnízdění voda. Množství srážek a tím pádem vodních ploch s dostatkem vody vhodných k zahnízdění hraje u kachen velmi podstatnou roli. Stav vody následně ovlivňuje potravní nabídku pro sedící samice a později i mlád'ata, která jsou u kachen nidifugní, krmí se tedy od vylíhnutí, poté co spotřebují zásoby žloutku, sama. Samice se snaží načasovat líhnutí

snůšky právě tak, aby se krylo s maximální potravní nabídkou pro mlád'ata (Dunn 2006).

Ale ve studii 4 druhů pěvců (sýkor *Poecile cinctus* a *Parus major*, lejska černohlavého *Ficedula hypoleuca*, rehka zahradního *Phoenicurus phoenicurus*) hnízdících ve Finsku se ukázalo, že maximální hustota potravní nabídky v červenci a srpnu se nekryla s hnízdícím obdobím ptáků. Toto zjištění kontrastovalo se zaznamenanými případy z mírného pásma a ukazovalo, že v této severní lokalitě ptáci nenačasovávají své hnízdění dle potravní nabídky (Eeva *et al.* 2000). Časné hnízdění ve Finsku a jiných severských státech je nezbytné kvůli krátkému subarktickému létu, ptáci na severu nemohou odkládat hnízdění déle, neboť pozdní hnízdění by zkracovalo čas potřebný pro přípravu na migraci.

Vliv teplot se ale může s dostupností vodních ploch prolínat. Kachna divoká *Anas platyrhynchos* a ostralka štíhlá *Anas acuta* přilétají na svá hnízdiště brzy na jaře, když jsou jezera ještě částečně zamrzlá a teplota tak přímo ovlivňuje dostupnost vodních ploch (Sowls 1955). Kachna laysanská *Anas laysanensis* hnízdi dříve, pokud je hladina vody v jezerech vyšší, zima mírnější a potrava tak více dostupná (Moulton & Weller 1984).

Naopak severoamerická kachna *Anas fulvigula fulvigula* se vykytuje v téměř subtropickém klimatu texaského a louisianského pobřeží, kde vodní plochy nezamrzají. Vztah mezi načasováním hnízdění a vodními podmínkami byl u tohoto druhu zkoumán přes 3 roky. Začátek hnízdění nebyl vázán na zimní či jarní teploty, ale pozdní hnízdění bylo zaznamenáno v roce s předcházejícími nízkými podzimními a zimními srážkami (viz obr.1.) (Grand 1992). Hladina vody a dostupnost vodních ploch mohly ovlivnit hnízdění tak, že limitovaly potravní nabídku pro hnízdící samice (Grand 1992).

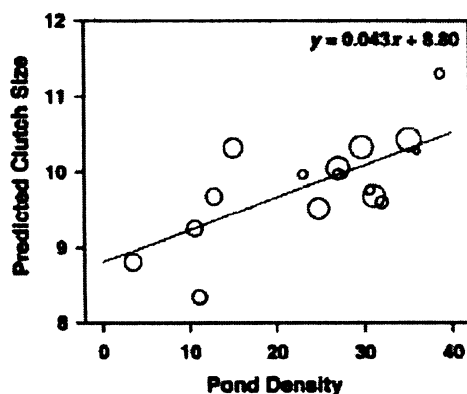


Obr. 1. Průměr (mean), median a rozpětí dat počátku hnízdění *Anas fulvigula fulvigula* (Grand 1992).

Autoři této studie ale připouští možnost chyb při detekci hnízd, způsobených zničením hnízda před jeho nalezením. Jako indikátor načasování hnízdění zmiňují výskyt pravidelných pronásledování samic samci, který byl v roce s nejpozdějším hnízděním pozorován o 8 týdnů později než v ostatních letech (Grand 1992). V typickém pronásledovacím letu nespárovaný samec ve vzduchu honí spárovanou samici a oba následuje její partner, tento let skončí, když soliterní samec vzdá pronásledování a pár se znovu spojí (Heinroth 1911).

Na výzkum *Anas fulvigula* v Texasu navazuje výzkum hnízdní biologie další kachny ze Severní Ameriky *Anas fulvigula maculosa* v zemědělské krajině Louisiany. Extrémní sucho zapříčiněné nedostatečnými srážkami před hnízdní dobou způsobilo pozdější hnízdění a zřejmě i pokles ve velikosti snůšky. Zaplavovaná rýžová pole se ukázala jako důležitý habitat pro krmení a přebývání kachen, hlavně během sucha, kdy ostatní typy vodních ploch nejsou dostupné, nebo v místech, kde byly vodní plochy zrušeny (Durham & Afton 2006).

Vliv vodních podmínek na velikost snůšky ukázala studie kopřivky obecné *Anas strepera* a kachny divoké *Anas platyrhynchos*. U kopřivky se velikost snůšky a mláďat zvětšovala se zvyšující se hojností jezer dostupných k hnízdění a krmení, zatímco u kachny divoké nebyl prokázán žádný signifikantní vliv. Tento mezidruhový rozdíl může být způsoben částečně tím, že kachna divoká shromažďuje lipidové zásoby k produkci časných snůšek před přiletem na hnízdiště, zatímco kopřivka si je tvoří až na místě, proto jsou snůšky kopřivky více ovlivněny lokálními zdroji potravy a tím pádem vodními podmínkami (Pietz *et al.* 2000).



Obr. 2. Velikost snůšky kopřivky obecné (osa y) v závislosti na hojnosti jezer v květnu (osa x). Kruhy znázorňují průměrnou velikost snůšek pro daný rok, obsah kruhů je inverzně proporcionalní k varianci velikosti snůšky (větší kruhy znamenají větší přesnost) (Pietz *et al.* 2000).

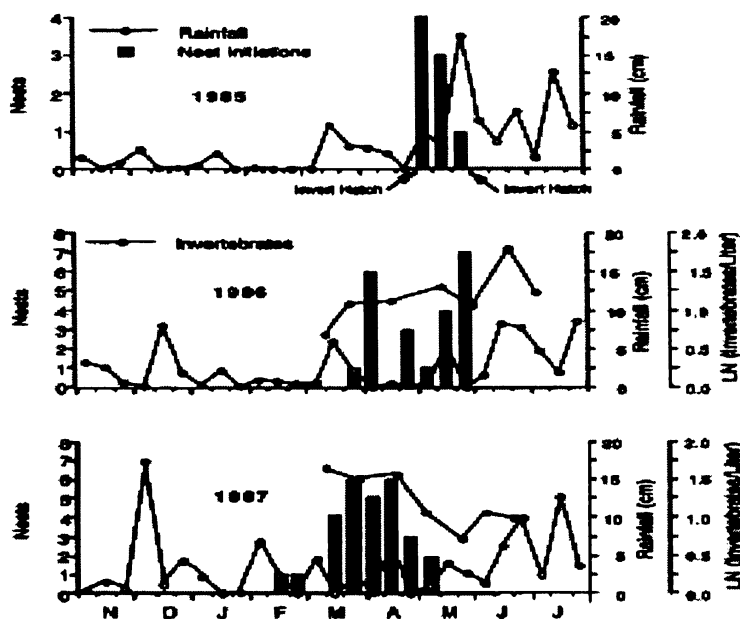
Jiné výsledky byly publikovány ve studii kachny divoké *Anas platyrhynchos* ze Severní Ameriky, kde kachny začaly hnízdit o týden dříve a měly větší snůšky v roce s dostatkem vhodných vodních ploch k zahnízdění než ve velmi suchém roce následujícím. Medián data založení hnízda byl ale zjištěn v suchém roce o 6 dní dřív díky nižšímu zastoupení pokusů o znovuzahnízdění (Krapu 1983). Pozdější hnízdění samic v suchém roce a také jejich menší snůšky mohly být způsobeny větším podílem jednoletých samic v populaci. Předešlé studie ukázaly, že jednoleté samice hnízdí později a mají méně vajec (Krapu 1983). Vlivem věku samice se zabývá samostatná kapitola.

Studie porovnávající již vyšlé práce o 5 druzích kachen (kachně divoké *Anas platyrhynchos*, ostralce štíhlé *Anas acuta*, lžičáku pestrém *Anas clypeata*, kopřivce obecné *Anas strepera*, čírce modrokřídlé *Anas discors*) ukázala, že hnízdění úspěch na místech bez predátorů byl spojen s hojností jezer v témže a předcházejícím roce (Drever *et al.* 2004).

Jak již bylo řečeno, v tropických a subtropických oblastech je načasování hnízdění vodních ptáků výrazně ovlivněno dešti. U některých druhů jsou hnízda nacházena po celý rok, ale hlavní období hnízdění koresponduje s obdobím dešťů dané lokality, např. u kachny proužkované *Anas superciliosa* (Braithwaite 1976, Crome 1986), kachny žlutozobé *Anas undulata* (Siegfried 1974, Johnsgard 1978). U jiných se hnízdění přizpůsobuje nepravidelným srážkám a jejich hnízdění sezóna není nijak vymezená, např. čírka australsijská *Anas gibberifrons* a lžičák širokozobý *Malacorhynchus membranaceus* v Austrálii (Braithwaite 1976a,b), ostralka rudozobá *Anas erythrorhyncha* a čírka kapská *Anas capensis* v Africe (Siegfried 1974, Johnsgard 1978). Načasování hnízdění a hnízdění hustota husovce strakatého *Anseranas semipalmata* (obývajících australské sezónní tropy a části sousedních ostrovů Nové Guinei) byly silně korelovány s různým začátkem období dešťů (ale méně citlivé na celkový úhrn srážek během střední až pozdní sezóny dešťů). Hnízdění hustota byla vyšší a hnízdění začalo dříve, dokonce i velikost snůšek byla větší, v letech s dřívějším začátkem sezóny dešťů (Whitehead & Saalfeld 2000).

Dřívější deště mohou ovlivňovat reprodukci hus mnoha mezi sebou propojenými způsoby např. upevněním kondice ptáků vstupujících do reprodukční sezóny, zvýšením dostupnosti živin během produkce vajec, zvýšením potravní nabídky pro mláďata, zvýšením počtu snůšek, které mohou být úspěšně vyvedeny, ale také zvýšením počtu a kvality míst vhodných k zahnízdění (Whitehead & Saalfeld 2000). Také u kachny bahamské *Anas bahamensis* na Bahamách bylo načasování hnízdění a trvání hnízdění

sezóny variabilní podle načasování a množství zimních a jarních dešťů (Sorenson 1992).



Obr. 3. Vztah mezi množstvím srážek (rainfall), hustotou potravy (invertebrates) a načasováním hnízdění (nest initiations) u kachny bahamské na Bahamách. Měsíce (osa x), počet hnízd (osa y) (Sorenson 1992).

U čápa marabu *Leptoptilos crumeniferus* z jižní Afriky srážky také ovlivňovaly hnízdění, v letech s vyššími srážkovými úhrny v období před začátkem hnízdění sezóny hnízdili ptáci dříve, ale stoupající počet silných dešťů během sezóny snižoval reprodukční úspěch samic. Deště předcházející hnízdění sezóně mohly ovlivnit potravní nabídku pro ptáky a tak urychlit jejich zahnízdění (Monadjem & Bamford 2009). Silné deště působily negativně na hnízdění straky modré *Cyanopica cyanus* ze Středomoří, počátek hnízdění se vlivem dešťů oddálil (Valencia *et al.* 2002).

Srážky mohou mít vliv i na růst gonád, jako ve studii mravenčíka *Hylophylax naevioides* v Panamě, kdy růst testes a folikulů u tohoto druhu byl v suchých letech pomalejší (Wikelski *et al.* 2000).

Srážky mají také samozřejmě vliv na vegetační kryt, na jeho hustotu a rychlost růstu, což může ovlivnit hnízdění samic, neboť ty nemusí nalézt vhodné místo k zahnízdění, i když mají jinak všechny předpoklady zahnízdění dříve.

1.3 Vliv habitatu a synchronizace hnízdění s jinými druhy

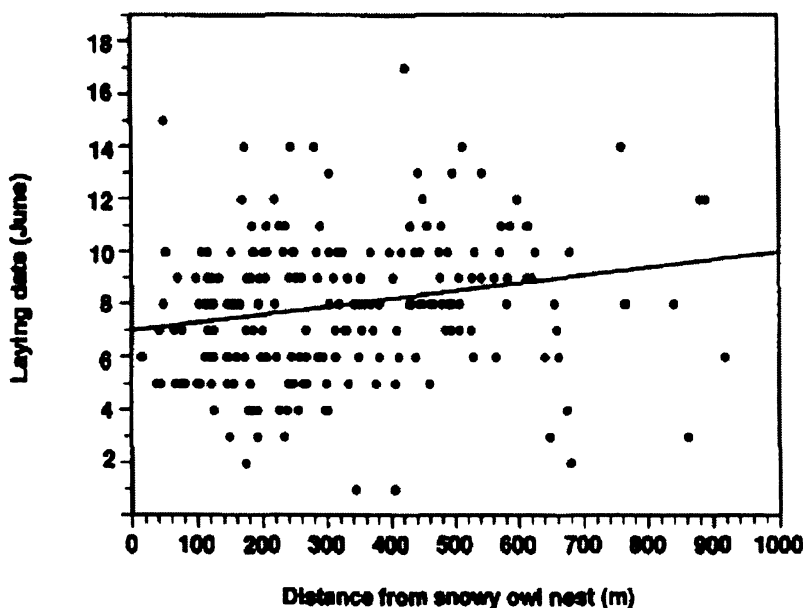
Dalším faktorem majícím vliv na načasování hnízdění je společné hnízdění kachen s jinými druhy ptáků jako prostředek pro zvýšení bezpečnosti kachních hnízd

před predací.

Hnízdní úspěšnost (vyjádřená jako denní poměr přežívání) ostralky štíhlé *Anas acuta* na Aljašce klesala s postupujícím datem založení hnízda. Dříve založená hnízda byla synchronní s ostatními druhy hnízdících vodních ptáků a mohla těžit z lepší ochrany před predátory. Většina druhů vodních ptáků v této lokalitě má intervaly založení hnízd menší než 2 týdny. Později hnízdící kachny založily hnízda po vylíhnutí mláďat většiny ostatních druhů. Pokles v hnízdní úspěšnosti by tedy mohl být důsledkem zvýšeného predací tlaku díky nedostatku alternativní kořisti (Flint & Grand 1996).

Načasování hnízdění může být důležitým faktorem ovlivňujícím evoluci hnízdní asociace mezi kachnami a racky. Kajky mořské *Somateria mollissima*, které začaly snášet předtím, než se přidali raci, trpěly více predací než ty, které snášely ve stejnou dobu nebo poté, co začali snášet raci (Götmark 1989). Raci totiž svou kolonii před začátkem snášení nechrání, takže dříve hnízdící kachny jsou bez ochrany. U poláka velkého *Aythya ferina* a poláka chocholačky *Aythya fuligula* byla předpokládána velká sociální propojenost s racky. Ve Finsku většina poláků velkých začne snášet do poloviny května (von Haartman *et al.* 1963). Zatímco doba snášení poláka chocholačky trvá od pozdního května do pozdního června (von Haartman *et al.* 1963, Hilden 1964). Takže období snášení a inkubace poláka velkého je blíže načasováno racku chechtavému *Larus ridibundus* než u poláka chocholačky. Ve studii těchto dvou druhů z centrálního Finska ale polák chocholačka hnízdil častěji s racky než polák velký, 61,5% hnízd poláka chocholačky a 29,3% poláka velkého bylo nalezeno uvnitř rací kolonie (Väänänen 2000). Odlišné výsledky by mohly být způsobeny odlišnými nároky kachen na hnízdní habitat. Polák velký soupeří o místo k zahnízdění s rackem chechtavým, který začne hnízdit jako první a zabere tak nejlepší místa pro stavbu hnízd a polák velký je odsunut na okraj (Väänänen 2000).

Dalším příkladem asociace je hnízdění husy sněžné *Chen caerulescens atlantica* se sovicí sněžnou *Nyctea scandiaca* v Kanadě. Ve studii hnízdní úspěšnosti husy sněžné byl prokázán signifikantní vztah mezi datem snůšky a vzdáleností hnízda od hnízda sovice. Dříve hnízdící samice hus stavěly svá hnízda blíže k hnízdům sovice sněžné než samice hnízdící později (Tremblay *et al.* 1997).



Obr. 4. Vztah mezi datem snůšky husy sněžné (osa y) a vzdáleností hnízda samice od hnízda sovice sněžné (osa x) (Tremblay *et al.* 1997).

Zde se zřejmě uplatnila výhoda dříve hnízdících samic, spočívající v možnosti výběru místa pro hnízdo co nejbliže sovicím a tedy největší ochrany před predátory. Husí hnízda blíže sovicím vykazovala vyšší úspěšnost než ta vzdálenější (Tremblay *et al.* 1997).

Dostali jsme se k možnosti propojení načasování hnízdění s různými výhodami hnízdního habitatu. Hypotéza, že kachničky karolínské *Aix sponsa* v jihovýchodní Alabamě a jihovýchodní Georgii více využívající preferované habitaty budou díky kvalitě habitatu hnízdit dříve, se ale nepotvrdila. Ale dříve hnízdící samice využívaly více jeden z preferovaných habitatů (Hartke & Hepp 2004). Kvalita habitatu se tedy také promítne do možnosti zahnízdit dříve.

1.4 Vliv fotoperiody

Je také důležité zmínit se o vlivu fotoperiody na načasování hnízdění. Zakončení hnízdního cyklu je u vodních ptáků hnízdících v mírném pásmu severní polokoule doprovázeno „fotorefraktorní periodou“, procesem během něž hladina gonadotropinů v plazmě klesá během dlouhých dnů, které jinak indukují a udržují jejich vysoké hladiny (Hahn *et al.* 1997). Fotorefraktorní perioda toto nezpůsobuje při dlouhých dnech pozdního jara u plovavých kachen hnízdících v mírném pásmu jižní polokoule (Murton & Kear

1976).

Druhy obývající jižní polokouli mají dlouhé hnízdní sezóny, které jsou symetricky rozložené dle letního slunovratu (typ A) (Murton & Kear 1976). Tyto druhy potencionálně mohou pokračovat v hnízdění, dokud se dny příliš nezkrátí. Naproti tomu druhy hnízdící v mírném pásmu severní polokoule mají krátké hnízdní sezóny, které končí při dlouhých dnech kolem letního slunovratu (typ B). U druhů typu B je délka dne v pozdním jaru a časném létě rozhodující faktor ukončující reprodukční období. Nejvíce studovaným druhem typu B je kachna divoká *Anas platyrhynchos*, u které data snůšky, změny ve velikosti testes a histologické rozборы testes prokázaly, že produkce germinálních buněk je omezena periodou od března do června (Hohn 1947, Johnson 1961, 1966, Donham 1979). Při výzkumu 5 druhů kachen (kachny divoké *Anas platyrhynchos*, ostralky štíhlé *Anas acuta*, čírky modrokřídle *Anas discors*, lžičáka pestrého *Anas clypeata*, kopřivky obecné *Anas strepera*) hnízdících v mírném pásmu většina samic skončila hnízdění před letním slunovratem, nejdříve lžičák pestrý a nejpozději kopřivka obecná (Krapu 2000).

Podle některých hypotéz druhy hnízdící dále na Sever (v oblastech s vyšší zeměpisnou šířkou), kde je hnízdní sezóna velmi krátká, jsou při časování hnízdění více závislé na světelných podmínkách (fotoperiodě) a vykazují nižší senzitivitu k ostatním faktorům, jako např. experimentálnímu dokrmování, které obvykle pozitivně ovlivňuje začátek snášení (Wingfield *et al.* 1992, Schoech & Hahn 2008).

Načasování hnízdění se tedy musí přizpůsobit mnoha vnějším faktorům, které působí společně a zvyšují či snižují reprodukční úspěšnost samice v daném roce. Samice jsou samozřejmě omezeny jak vnějšími, tak vnitřními vlivy (jako jsou hormonální hladiny, kondice samice atd.). Obecně by se ale dalo říci, že u kachen hrají jednu z nejdůležitějších rolí při hnízdění vodní podmínky, které kachně umožní zahnízdit a efektivně vyhledávat potravu.

2. Tvorba párů

Načasování hnízdění u vrubozobých ptáků může kromě jiného ovlivnit to, zda příslušný druh patří mezi migrující druhy a zda přilétá na hnízdiště již v párech, popřípadě místo a čas spárování. Tato kapitola je proto věnována párování u kachen a jiných vrubozobých, především jeho načasování, a případného dopadu na načasování hnízdění a hnízdní úspěšnost.

2.1 Načasování párování

U kachen se páry obvykle tvoří během podzimu až jara před začátkem hnízdní sezóny, počátek párování je druhově specifický (Rohwer & Anderson 1988). Jedním z vysvětlení pro rozdíly mezi druhy je načasování hnízdění, kvalita dostupné potravy a poměr pohlaví (McKinney 1992). Podle jedné z hypotéz intenzivní selekce ze strany samic vedla k evoluci časného párování, někdy i 7 měsíců před hnízděním (Robertson *et al.* 1998). Tlak způsobený sexuální selekcí a poměr pohlaví ve prospěch samců mezi mnoha vodními ptáky vedl k intenzivnější kompetici mezi samci o samice. Samice nesoucí vysoké energetické náklady produkce prekociálních mláďat se snaží spárovat co nejdříve, tedy v nehnízdni sezóně, což jim může usnadnit přežití, snížit procento agresivních interakcí s ostatními jedinci a pomoci vytvořit tělesné zásoby před počátkem hnízdění (Oring & Sayler 1992). Načasování párování tedy zohledňuje hypotézu samčích a samičích výhod (Rohwer & Anderson 1988).

Hypotéza výhod časného párování pro samice tvrdí, že přítomnost samce nabízí spárované samici zvýšení sociálního postavení, lepší přístup k potravě, zvýšení ochrany před predátory a také snížení obtěžování samice ostatními samci, což dovoluje samici více se věnovat krmení (Afton & Sayler 1982). Ale ve studii kačky strakaté *Histrionicus histrionicus* nebylo potvrzeno, že by spárované samice měly oproti nespárovaným přímé výhody plynoucí z přítomnosti strážícího samce, ani že by se samice snažily spárovat co nejdříve (Rodway 2007).

Samci mohou být též selektováni k vytvoření páru co nejdříve, pokud se snaží vytvořit pár se samicí vysoké kvality nebo zvýšit spárováním svůj společenský statut (Wishart 1983). Výhodou časného vytvoření páru může být i synchronizace tělesné kondice samce se samicí (Heitmeyer 1995), takže selekce bude zvýhodňovat samce tvořící páry již v zimě (Nakamura & Atsumi 2000).

U bernešky bělolící *Branta leucopsis* čas dostupný pro vykrmení se a synchronizaci kondice samice a samce signifikantně ovlivňoval hnízdní úspěšnost (Owen *et al.* 1982).

2.1.1 Energetické nároky

Je samozřejmé, že pro samce je získání a udržení si samice velmi energeticky náročné. Starší samci a samci v dobré kondici mají větší úspěch při získávání samic a spárují se dříve než samci mladí nebo ve špatné kondici (Brodsky & Weatherhead 1985). U kačky strakaté *Histrionicus histrionicus* byl zjištěn i zajímavý vztah mezi rychlostí přepelichání samců a pravděpodobností ustanovení páru. Rychleji přepelichávající samci byli kvalitnější a měli větší šanci na získání samice. Samci z dříve hnízdicích párů přilétají dříve na pelichaniště a začínají okamžitě pelichat, ale načasování pelichání nemá na získání samice žádný vliv (Robertson *et al.* 1998).

Hypotéza výhod časného párování pro samice předpokládá, že samec bude zatížen většími energetickými náklady a zvýšeným rizikem úmrtí při bránění samice (Afton & Saylor 1982). V Japonsku byla studována ostralka štíhlá *Anas acuta*, která stejně jako mnoho jiných plovavých kachen tvoří páry během zimy (Johnsgard 1965). V této studii se překvapivě ukázalo, že spárování samci měli signifikantně vyšší celkový čas strávený krměním a vyšší frekvenci krmení než nespárování. Spárování je tedy nijak neznevýhodňovalo ve vztahu k jejich energetickým nárokům. Nespárování samci se často přibližovali při plavání k samicím a snažili se spárovat, často s již zadanými samicemi. Spárování samci se více krmili a ušetřili více času a energie tím, že se už nemuseli pokoušet o žádnou samici (Nakamura & Atsumi 2000). Obdobné výsledky vyšly i v již zmíněné studii párování kačky strakaté *Histrionicus histrionicus*, nespárování samci trávili více času pokusy o spárování než spárování samci hlídáním samic (Rodway 2007).

Na druhou stranu přítomnost samce nemusí zvyšovat frekvenci nebo dobu krmení spárovaných samic, jak by se dalo předpokládat z hypotézy samičích výhod (Nakamura & Atsumi 2000). Pro samice ostralky štíhlé *Anas acuta* je velmi důležité zvýšit frekvenci krmení a naakumulovat tak více nutričních rezerv během pobytu na zimovišti, neboť bylo zaznamenáno, že tento druh vykazuje největší závislost na lipidových rezervách při tvorbě prvních snůšek (Esler & Grand 1994).

Samice ostralky s většími rezervami jsou schopny zahrázdit dříve a snést větší snůšky (Esler & Grand 1994, Mann & Sedinger 1993). Dříve hnízdící samice ostralky mají větší hnízdní úspěšnost a přežívání mlád'at (Grand & Flint 1996), proto tedy musí samice tohoto druhu věnovat veškerou energii krmení, i když nejsou spárované (Nakamura & Atsumi 2000).

2.1.2 Velikost těla

Časné párování často koreluje s velikostí těla kachen (Rohwer & Anderson 1988). Větší druhy mají mnoho energetických výhod, které jim poskytují více času na různé aktivity zahrnující i párování (Goudie & Ankney 1986). I když větší druhy mají vyšší požadavky na absolutní množství potravy, zároveň mají pomalejší metabolismus a se stejným množstvím potravy zachází efektivněji než menší druhy. Navíc větší druhy mají termodynamické výhody, pomalejší ztráty tělesného tepla a nižší hodnotu termoneutralní teplotní zóny (Calder 1974). To vše jim umožňuje párovat se dříve a udržovat páry během zimního počasí. Samci menších druhů nemohou vyplýtvat energii na párování a střežení samic, dokud nenastane příznivé počasí na jaře (Rohwer & Anderson 1988).

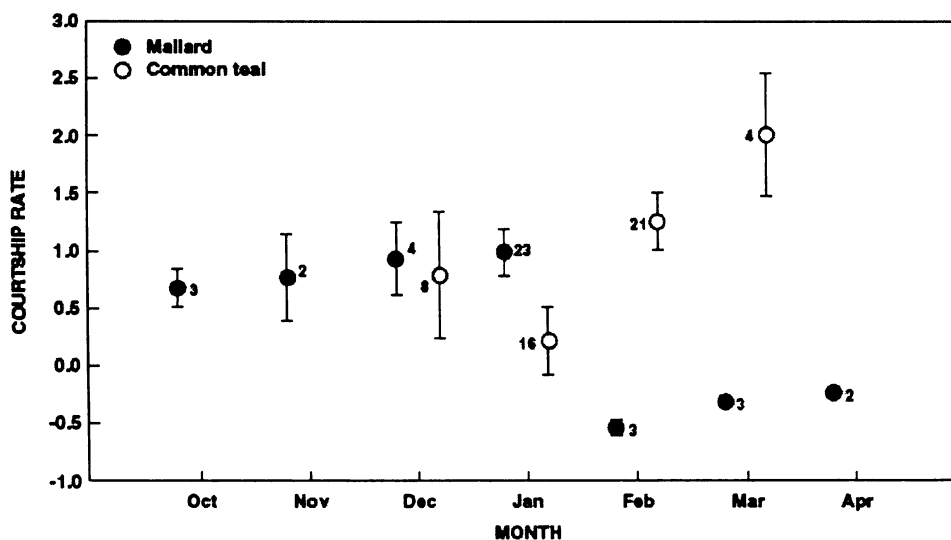
Zajímavým příkladem je kačka strakatá *Histrionicus histrionicus*, studie této kachny v Britské Kolumbii ukázala, že tato relativně malá mořská kachna začala tvořit páry již v říjnu a přes polovina samic byla spárovaná do prosince (Robertson *et al.* 1998). Toto načasování párování je podstatně dřívější než u jiných kachen podobné velikosti. Morčák bílý *Mergus albellus* (Nilsson 1974), hoholka lední *Clangula hyemalis* (Alison 1975) a hohol bělavý *Bucephala albeola* (Erskine 1972) jsou mořské kachny podobné nebo menší velikosti než kačka strakatá a všechny tyto druhy jsou poprvé spatřeny v páru až na jaře.

2.1.3 Potápivé vs. plovavé kachny

Potápivé kachny, u kterých by samci nemohli při potápění se za potravou efektivně střežit své samice před obtěžováním ze strany ostatních samců, se během zimy nepárují, neboť párování se před jarem jim neposkytuje žádné výhody (Robertson *et al.* 1998). Schopnost efektivně střežit svou partnerku je důležitý faktor hrající roli v samičí hnízdní úspěšnosti (Sorenson 1992).

Všichni poláci, kteří patří mezi potápivé kachny, včetně velkého poláka dlouhozobého *Aythya valisineria* tvoří páry až na jaře (Weller 1965). Například naše nejpozději hnízdící kachna, polák chocholačka *Aythya fuligula*, v jižním Německu tvořil páry až v období mezi březnem a dubnem (Bezzel 1959). Takže kačka strakatá, která je také potápivá, by měla tvořit páry až na jaře, ale jak bylo pozorováno ve výše zmíněné studii, není tomu tak. Pokud ale budeme uvažovat pouze nově vznikající páry, tak tento druh potvrzuje výše zmíněné teze o načasování párování u malých a potápivých kachen a tvoří nové páry až na jaře (Robertson *et al.* 1998).

Párování plovavých kachen severní polokoule obvykle probíhá na zimovištích. Zajímavé bylo zjištění, že přesto, že samice jsou na počátku migrace na hnízdiště spárované, některé druhy vykazují zvýšenou párovací aktivitu na odpočinkových místech během jarní migrace. Jedním z příkladů je čírka obecná *Anas crecca* v jižním Španělsku. Hypotézou vysvětlující toto zjištění je možnost výměny partnera na těchto odpočinkových lokalitách během migrace a zároveň ustanovení hierarchie mezi samci. Naopak nemigrující populace kachny divoké *Anas platyrhynchos* z jižního Španělska nevykazovala žádnou zvýšenou párovací aktivitu během jara (Amat 2005).



Obr. 5. Počet jedinců kachny divoké (mallard) a čírky obecné (common teal) vykazující párovací aktivitu (osa y) v průběhu roku (osa x) (Amat 2005).

Jedním z druhů s párovacím systémem odlišným od většiny migrujících kachen severní polokoule je kachna bahamská *Anas bahamensis*. Sedavý způsob

života, způsobený zřejmě subtropickým klimatem, a potenciál pro variabilitu hnízdní sezóny jsou zřejmě klíčovými ekologickými faktory ovlivňujícími párování tohoto druhu. U kachny bahamské se setkáme s monogamií, polygynií, dlouhodobými páry i výměnami partnerů mezi sezónami. Na Bahamách byly u tohoto druhu pozorovány časté sociální interakce během zimy a brzkých jarních měsíců, s maximem v době začátku hnízdní sezóny (duben, březen). Samice hnízdící dříve v sezóně byly během vodění mláďat častěji doprovázeny a chráněny svými samci a zároveň byly častěji středem zájmu ostatních samců. Samci z dříve hnízdících párů se snažili znovu spárovat s ostatními hnízdícími samicemi (Sorenson 1992).

2.2 Přetrvávání partnerství

Na reprodukční úspěch kachny může mít vliv i doba trvání partnerství. S trváním svazku se zvyšoval reprodukční úspěch u mnoha druhů vodních ptáků, např. u kachny měkkozobé *Hymenolaisimus malacorhynchos* (Williams & McKinney 1996), bernešky bělolící *Branta leucopsis* (Black *et al.* 1996), labutí (Rees *et al.* 1996). Ve studii odchycených a volně chovaných bernešek havajských *Branta sandvicensis* bylo zjištěno, že se počet vajec zvyšoval s délkou trvání páru, i když se po určité době opět snížil, zřejmě jako důsledek pokročilého věku jednoho z partnerů (Woog 2002).

I když je obtížné odstranit vliv věku a zkušenosti samic, je zřejmě mnoho komponent reprodukčního úspěchu, které jsou spojeny s dlouhodobými partnerstvími: zmenšení času stráveného namlouváním, posunutí data snůšky časněji, zvětšení snůšky a zlepšení koordinace partnerských aktivit (Fowler 1995). Samice kačky strakaté *Histrionicus histrionicus* se na jihozápadě Britské Kolumbie vracely ke svému stálému partnerovi na zimovišti a přilétaly s ním na hnízdiště tak dlouho, dokud jeden z páru nezemřel (Smith *et al.* 2000).

3. Vliv věku a kondice samice

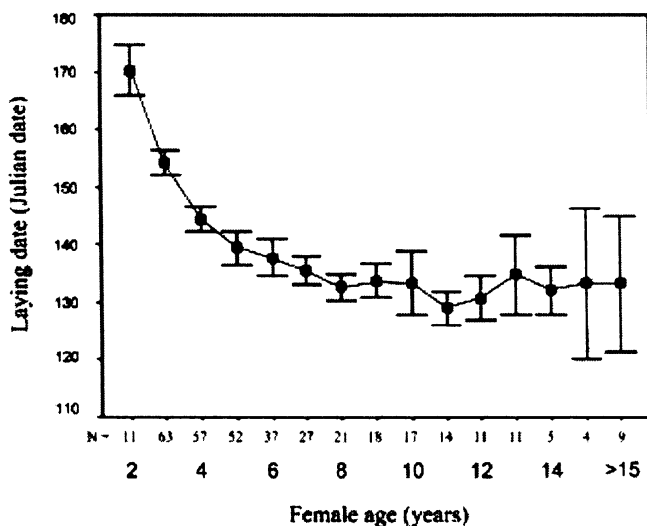
Na načasování hnízdění a celkovou hnízdni úspěšnost má vliv i věk a zkušenost samice, stejně jako její tělesná kondice, což již bylo prokázáno v mnoha studiích (Boon & Ankney 1999, González-Solís *et al.* 2004, Kear 2005, Devries *et al.* 2008). Starší samice a samice v lepší kondici hnízdí dříve a mají větší snůšky a vyšší přežívání mláďat než samice mladé a ve špatné kondici.

3.1 Vliv věku samice

Byly navrženy 3 hlavní skupiny hypotéz, které se snaží vysvětlit věkově specifické změny v reprodukčních strategiích a úspěšnosti: „the restraint hypothesis“, „the constraint hypothesis“ and „the appearance and disappearance of phenotypes hypothesis“.

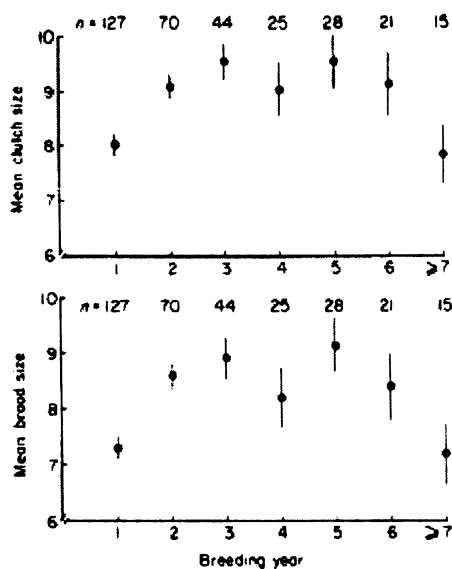
„The restraint hypothesis“ předpokládá zvyšující se míru investice do hnízdění s postupujícím věkem samice, zatímco „the constraint hypothesis“ vysvětluje změny v reprodukčních strategiích fyziologickým vývojem jedince a jeho získanými zkušenostmi (Curio 1983, Saether 1990). Tyto dvě hypotézy tedy předpokládají určitý vývoj hnízdni úspěšnosti jedince během jeho života. V kontrastu s tím je skupina hypotéz „the appearance and disappearance of phenotypes“. Zde je rozdíl v hnízdni úspěšnosti mezi mladšími a staršími jedinci vysvětlován různým přežíváním jedinců (selekční hypotéza) nebo různou návratností samic na hnízdiště (hypotéza odloženého hnízdění), ale hnízdni úspěšnost a míra investice do hnízdění u jedince je považována za konstantní (Forslund & Pärt 1995).

Selekční hypotéza tvrdí, že neúspěšně hnízdící jedinci jsou často méně kvalitní a vykazují též menší přežívání, což má za následek vyšší reprodukční úspěšnost mezi staršími věkovými skupinami, do kterých se dostanou jedinci kvalitnější. Hypotéza odloženého hnízdění říká, že kvalitní jedinci se budou navracet na hnízdiště starší než jedinci špatní a opět budou vyšší věkové skupiny vykazovat větší hnízdni úspěšnost. Dlouhodobá studie rybáka obecného *Sterna hirundo* ale prokázala signifikantní posun v datu snůšky, stejně jako stabilní růst velikosti vajec ve věkových kategoriích od 2 do 5-7 let, což potvrdilo teorie, že reprodukční strategie a hnízdni úspěšnost se s věkem jedince mění (González-Solís *et al.* 2004).



Obr. 6. Závislost data snůšky (osa y) na věku samice (osa x) u rybáka obecného (González-Solís et al. 2004).

Kromě věku je důležitá i zkušenost samice, která s věkem přirozeně souvisí. Ve studii hohola severního *Bucephala clangula* ze Švédska vyšlo, že prvně hnízdící samice měly menší snůšky a hnízdily později v sezóně než když byly více zkušené. Stejně tak samice navrátilivší se na stejné místo k zahníždění měly dřívější datum snůšky než ty, které místa měnily (Dow & Fredga 1984). Zde se zřejmě uplatnil pozitivní vliv zkušenosti a znalosti hnízdiště na možnost dřívějšího zahníždění.



Obr. 7. Vliv počtu sezón (osa x) na průměrnou velikost snůšky (nahore) a průměrnou velikost rojinky (dole osa y) u hohola severního (Dow & Fredga 1984).

Z grafů je patrný i pokles ve velikosti snůšky a pozdější datum zahnízdění u starších samic s více než 6 hnízdními sezónami, zde se zřejmě projevil vliv stárnutí organismu.

Vliv věku samice a střední délky života na reprodukční úspěšnost byl u hohola severního *Bucephala clangula* studován i ve Finsku (Milonoff *et al.* 2002). Autoři této studie měli jisté námitky proti zpracovávání dat ve studii ze Švédska (Dow & Fredga 1984), a proto ve finské studii hohola byly samice sledovány téměř po celou dobu jejich života, aby bylo možné zaznamenat případné změny v jejich reprodukčních strategiích způsobené věkem. Byl prokázán vliv věku samice na datum líhnutí mlád'at, které bylo časnější od 3 do 7-9 roku života samic. Dlouhověkým samicím se mlád'ata líhla dříve v sezóně než středně dlouhou dobu žijícím. Ale oproti švédské studii nebyl prokázán efekt stárnutí organismu na velikost snůšky nebo načasování hnízdění (Milonoff *et al.* 2002).

Výhody dřívějšího hnízdění u starších samic mohou být vyváženy jistými nevýhodami. U kachničky karolínské *Aix sponsa* v Massachussets byla hnízda poprvé hnízdicích samic méně často parazitována než hnízda samic zkušených, zřejmě také proto, že prvně hnízdicí samice hnízdily později v sezóně, když míra parazitismu poklesla (Rohwer & Heusmann 1991).

Přesto výhody starších a zkušenějších samic, které zahnízdí dříve, jasné převažují. Což dokazuje i výzkum orebice rudé *Alectoris rufa*, který ukázal, že zkušenější samice, které začínaly hnízdit dříve, měly větší snůšky (Díaz *et al.* 2005). Jako vysvětlení pro pozdější hnízdění mladších a méně zkušených samic uvádějí autoři, že mladší samice méně citlivě reagují na fotoperiodickou stimulaci reprodukčního systému, což může způsobit zpoždění gametogeneze a steroidogeneze (Farner & Follet 1979, Meier & Russo 1985).

Jednou z nejdůležitějších evolučních výhod dřívějšího hnízdění je zvyšující se potenciál pro opětovné zahnízdění v téže sezóně v případě, že první snůška byla neúspěšná (Hannon *et al.* 1988). Mnoho studií prokázalo, že starší a zkušenější samice mají větší pravděpodobnost nahrazení ztráty snůšky a že procento samic, které znovu snesou, se s postupem sezóny snižuje (Hipfner *et al.* 1999). Dalším z příkladů výhod časného zahnízdění byl výsledek dlouhodobé studie z Lotyšska, ve které samice 3 druhů kachen (poláka velkého *Aythya ferina*, poláka chocholačky *Aythya fuligula* a lžičáka pestrého *Anas clypeata*), které hnízdily dříve v sezóně,

měly vyšší celoživotní reprodukční úspěšnost než později hnízdící jedinci. Zároveň byl zjištěn zajímavý fakt, že u poláka velkého později vylíhlé samice měly tendenci odkládat hnízdění až do 2 let věku (Blums & Clark 2004).

Jak již bylo v této kapitole zmíněno, jedna z hypotéz předpokládá, že investice do hnízdění se s postupujícím věkem zvyšují (Curio 1983, Saether 1990). Hnízdění sezóna je obdobím zvýšené mortality samic a rizika spojeného s inkubací a výchovou mlád'at (Cowardin *et al.* 1985, Blohm *et al.* 1987, Sargeant & Raveling 1992). Odložení hnízdění na další rok u mladších samic tedy může představovat mechanismus, kterým samice zvyšují pravděpodobnost přežití do další sezóny. Ve studii kachny divoké *Anas platyrhynchos* ze Saskatchewan v Severní Americe byl tento předpoklad podpořen, neboť jednoleté samice odkládající hnízdění měly vyšší přežívání než dospělé samice, které zahrnily. Tento výsledek byl zvláště patrný v letech s nízkou hladinou vody v jezerech nebo nedostatkem srážek (Dufour & Clark 2002).

Ne vždy ale musí být věk samice spojen s její větší reprodukční úspěšností. Například ve výzkumu poláka amerického *Aythya americana* ze Severní Ameriky neměl věk samic ani datum líhnutí vliv na přežívání mlád'at. To bylo asociováno s velikostí samic. Data zahrnily starších samic nebyla signifikantně odlišná od dat zahrnily samic mladších (Yerkes 2000).

3.2 Vliv kondice samice

Kromě věku a zkušeností samice může načasování hnízdění a velikost snůšky ovlivnit i její tělesná kondice. Ptáci v lepší kondici (s většími energetickými rezervami) mohou zahrnily dříve než ti v horším stavu (Reynolds 1972, Scott & Birkhead 1983, Devries *et al.* 2008).

Větší samice kachnice kaštanové *Oxyura jamaicensis* zahrnily dříve v sezóně a měly větší snůšky než menší samice. Při kontrole vlivu data založení hnízda a velikosti samice na velikost snůšky bylo zjištěno, že signifikantní je pouze pozitivní vliv velikosti samice (Boon & Ankney 1999). Stejně tak ve studii kachny divoké *Anas platyrhynchos* samice v lepší kondici začínaly zahrnily dříve a měly větší snůšky, i když pravděpodobnost úspěšného vylíhnutí mlád'at se u samic signifikantně nelišila (Devries *et al.* 2008).

U kajky mořské *Somateria mollissima* je situace poněkud odlišná. Všechna mláďata se líhnou přibližně ve stejnou dobu, neboť zde působí stabilizující selekce na datum počátku snášení, která vychází ze strategie společné péče o mláďata v tzv. „crèches“. Samice ve špatné kondici mají menší snůšky dříve v sezóně, aby tak umožnily případnou adopci svých potomků kvalitními samicemi, které hnízdí také brzy. U kajky mořské v Norsku samice v lepší kondici produkovaly větší snůšky a měly kratší inkubační dobu než samice s malými tělesnými rezervami. Zároveň samice v lepší kondici byly ty, které adoptovaly i mláďata samic horších (Erikstad *et al.* 1993). Naopak ve studii kajky mořské *Somateria mollissima* z jihozápadního Finska se velikost snůšky, datum líhnutí mláďat a velikost těla samic nelišily mezi samicemi, které pečovaly o svá mláďata samy, adoptovaly i ostatní mladé nebo mláďata opustily. Samice starající se o své potomstvo samy ale byly v nejlepší kondici (Kilpi *et al.* 2001).

U těch druhů kachen, které potřebují nastřádat dostatek nutričních rezerv pro zahníždění, budou ve výhodě samice mající lepší kondici po přiletu na hnízdiště, které nemusí hníždění odkládat a mohou zahnízt dříve. Hypotéza limitace nutričními rezervami předpokládá, že rozdíly v rezervách mezi samicemi během snášení a inkubace hrají důležitou roli v jejich budoucím reprodukčním úspěchu. Pozitivní korelace mezi tělesnou kondicí a hnízdním úspěchem byla prokázána u kachny divoké *Anas platyrhynchos* a lžičáka pestrého *Anas clypeata*, ale ne u čírky modrokřídlé *Anas discors* (Gloutney & Clark 1991). V jiné studii byl tento vztah prokázán pouze u poláka dlouhozobého *Aythya valisineria* (Arnold *et al.* 1995). Ve studii poláka velkého *Aythya ferina* a poláka chocholočky *Aythya fuligula* z Lotyška dospělé samice z úspěšných hnízd vážily signifikantně víc než samice, které hnízdo opustily. U jednoletých samic neměla tělesná kondice vliv na hnízdní úspěšnost, zde se zřejmě uplatnil vliv věku a zkušeností samic. Neví se ale, jestli mladé samice využívají nutriční rezervy jinak než samice starší (Blums *et al.* 1997).

Přímý vliv na kondici samice má tedy množství a kvalita potravy dostupné před začátkem snášení. U sýkor modřinek *Parus caeruleus* experimentální podávání většího množství potravy před začátkem snášení způsobilo, že samice začaly hnízt dříve než samice bez přídavků potravy (Nilsson 1994). U kachničky karolínské *Aix sponsa* těžší samice hnízdily dříve a ztratily relativně více hmoty během inkubace než samice lehčí (Hepp *et al.* 2005). Délka inkubační doby se u nich ale nelišila, neboť nevyrovnávaly disturbance v teplotě hnízda natolik, aby

inkubační dobu zkrátily. Vysvětlením pro tento jev může být to, že velké energetické požadavky na začátku sezóny nedovolovaly samicím, aby strávily více času sezením na hnízdě a udržely tak teplotu hnízda méně variabilní, čímž by dobu potřebnou pro vývoj embryí zkrátily. Samice v lepší kondici s většími lipidovými rezervami mohly věnovat více péče snůšce a ztratit tak víc hmoty, ale na konci inkubace byly stále těžší než samice, které byly již na začátku inkubace ve špatné kondici (Hepp *et al.* 2005). I ve studii bernešky kanadské *Branta canadensis* v Kalifornii těžší samice více pečovaly o svá hnízda a ztratily více hmoty během inkubace než samice lehčí (Aldrich & Raveling 1983).

Zajímavý výsledek vyšel ve studii 5 druhů kachen (čírky modrokřídlé *Anas discors*, kachny divoké *Anas platyrhynchos*, kopřivky obecné *Anas strepera*, ostralky štíhlé *Anas acuta*, lžičáka pestrého *Anas clypeata*) zabývající se vlivem data počátku snášení a velikosti snůšky na délku inkubace. Inkubační doba snůšky byla negativně korelovaná s datem počátku snášení (Feldheim 1997). Zjištění, že dříve hnízdící samice mají větší nutriční rezervy a jsou v lepší kondici než později hnízdící (Krapu 1981, Alisauskas *et al.* 1990, Esler & Grand 1994), přináší tedy zajímavý paradox. Proč dříve hnízdící samice v lepší kondici měly delší inkubační dobu než samice později hnízdící a v relativně horší kondici? Jedním z vysvětlení může být i sezónní pokles ve velikosti snůšek. Vliv velikosti snůšek na prodlouženou inkubační dobu ale nebyl v této studii prokázán (Feldheim 1997).

Zvýšené investice do inkubace u samic v lepší kondici samozřejmě vyústí ve větší hnízdní úspěšnost. Samice kachny divoké *Anas platyrhynchos* a lžičáka pestrého *Anas clypeata*, které byly na konci inkubace lehčí, a tedy i v horší kondici na jejím začátku, měly menší hnízdní úspěšnost (Gloutney & Clark 1991). Také u čejky chocholaté *Vanellus vanellus* se pravděpodobnost úspěšného vyvedení mládřat zvyšovala s věkem a zkušeností a s kondicí hnízdící samice (Blomquist *et al.* 1997).

Z těchto několika studií jasně vyplývá, že kondice samice, která ji umožní dřívější zahnízdění, bude mít vliv i na další reprodukční charakteristiky a samice v lepší kondici budou celkově při hnízdění úspěšnější. Samice v horší kondici, zejména druhů hnízdících v oblastech severní polokoule, kde teplota s postupující sezónou stoupá, ale mohou odložit hnízdění. Využijí tak vyšších teplot později v sezóně, které jim usnadní inkubaci snůšky a zredukují tak jejich energetické

výdaje. Samozřejmě, že načasování hnízdění konkrétní samice, ovlivní nakonec mnoho faktorů, ale je jisté, že kondice a věk samice budou jedněmi z nich.

4. Vliv na snůšku a mlád'ata

Načasování hnízdění má vliv na velikost snůšky, velikost a přežívání mlád'at v prvním roce i v roce následujícím. O tomto vlivu bude pojednávat následující kapitola, která je zaměřena na jednu z nejdůležitějších reprodukčních výhod časného zahnízdění, která byla v přírodě u ptáků pozorována.

4.1 Vliv na velikost snůšky

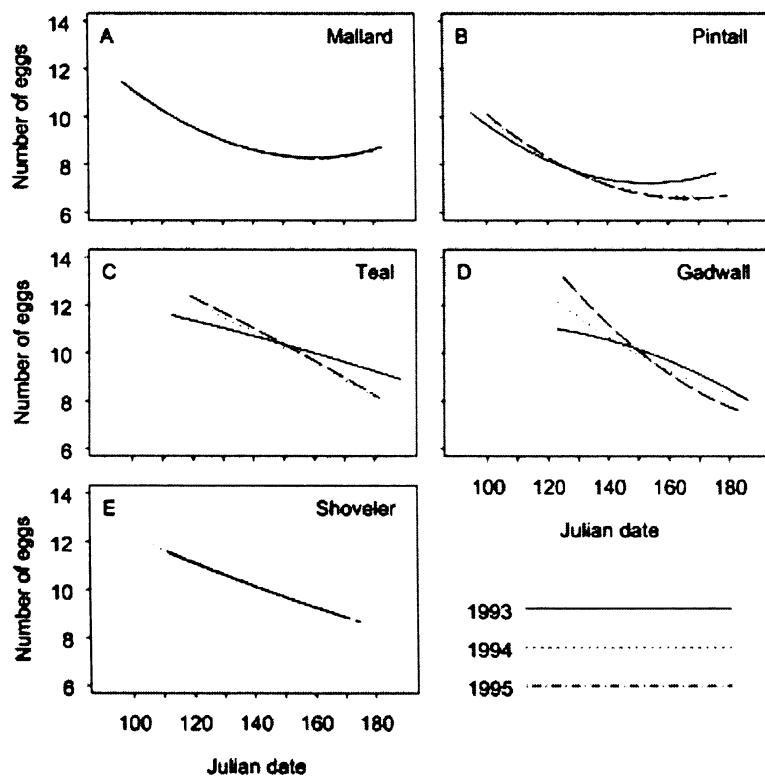
Změny ve velikosti snůšky během hnízdní sezóny jsou známy u populací mnoha skupin ptáků (Klomp 1970, von Haartman 1971). U vodních ptáků, ale i u většiny ostatních, velikost snůšky během sezóny klesá (Klomp 1970, Johnsgard 1973). Ve finské studii 4 druhů pěvců (sýkory *Poecile cinctus*, sýkory koňadry *Parus major*, lejska černohlavého *Ficedula hypoleuca*, rehka zahradního *Phoenicurus phoenicurus*) klesala průměrná velikost snůšky s postupující sezónou u obou druhů sýkor a u lejska černohlavého. Sezónní pokles v množství mlád'at byl pozorován i u jiných skupin živočichů, což naznačuje, že se jedná o mnohem rozšířenější fenomén, než bylo předpokládáno (Toft *et al.* 1984). Pokles ve velikosti snůšky byl u vodních ptáků vysvětlován nejčastěji tím, že později hnízdící samice vyplývají před hnízděním lipidové rezervy potřebné pro produkci vajec (Johnsgard 1973, Owen 1980). Mezi příčinami pozdějšího hnízdění může být zničení předchozí snůšky, již zmiňovaný věk a zkušenost samice, nebo také špatné počasí brzy v sezóně, které samice přinutí odložit hnízdění. Jiná skupina argumentů říká, že sezónní změny ve velikosti snůšky mohou být způsobeny poklesem potravní nabídky nebo zvýšením predace (Dane 1966, Johnsgard 1973, Milne 1976, Korschgen 1977, Ankney & MacInnes 1978).

V kanadské studii 5 druhů kachen (kachny divoké *Anas platyrhynchos*, hvízdáka šedohlavého *Anas americana*, čírky karolínské *Anas carolinensis*, poláka vlnkovaného *Aythya affinis* a poláka proužkovaného *Aythya collaris*) zkoumali sezónní pokles ve velikosti snůšky prostřednictvím pozorování velikosti rodinek a určování data jejich líhnutí. Počet mlád'at a tedy i velikosti snůšek s postupující sezónou klesaly, i když byl tento pokles zřejmě ovlivněn sezónními změnami v přežívání čerstvě vylíhlých mlád'at. Velikost rodinek i načasování hnízdění většiny

druhů měly normální rozdělení. Pouze u kachny divoké *Anas platyrhynchos* bylo větší procento samic, které zahrázily brzo a měly více mlád'at. Tento druh přilétá na hnízdiště nejdříve a začíná i brzo po přiletu hnízdit, i když většina jezer je ještě částečně zamrzlá. Ostatní druhy přilétají později a později i zahráží (Toft *et al.* 1982). Faktory zodpovědné za sezónní pokles ve velikostech snůšek a počtu mlád'at postihovaly všechny druhy stejně a byly nezávislé na změnách v přírodních podmínkách mezi hnízdními sezónami. Optimální velikost snůšky, která vyústí v maximální počet vyvedených mlád'at za život samice, se tedy během hnízdní sezóny mění, příčinou jsou změny v poměru výhod a nákladů („costs and benefits“) zahrážení v různých obdobích hnízdní sezóny (Toft *et al.* 1984).

V jiné studii kachny divoké *Anas platyrhynchos* bylo datum zahájení snášení považováno za hlavní faktor ovlivňující velikost snůšky (Batt & Prince 1979). Také v dlouhodobé studii kajky mořské *Somateria mollissima* z Anglie se průměrná velikost snůšky snižovala s datem zahrážení, mezi nejdříve a nejpozději snesenými snůškami byl rozdíl 1 vejce (Coulson 1999).

Mění se velikost snůšky a její příčiny zkoumali i v další studii zabývající se několika druhy kachen (kachnou divokou *Anas platyrhynchos*, ostralkou štíhlou *Anas acuta*, kopřivkou obecnou *Anas strepera*, čírkou modrokřídlo *Anas discors* a lžičákem pestrým *Anas clypeata*). U všech druhů velikost snůšky v sezóně klesala, ale průběh poklesu se podle druhu lišil. U čírky modrokřídle *Anas discors* a lžičáka pestrého *Anas clypeata* byl pokles lineární, zatímco u ostatních 3 druhů kachen se míra poklesu v průběhu sezóny snižovala. Lineární pokles ve velikostech snůšek čírky modrokřídle a lžičáka pestrého ukazoval na to, že tyto dva druhy mají později v hnízdní sezóně větší problémy se získáváním lipidových rezerv pro produkci vajec (Krapu *et al.* 2004). Snázející samice lžičáků pestrých a čírek modrokřídle se krmí téměř výhradně živočišnou potravou, která je bohatá hlavně na proteiny (Swanson *et al.* 1979), zatímco samice ostatních zkoumaných druhů konzumují více rostlinné potraviny bohaté na uhlovodíky (Krapu & Reinecke 2004).



Obr. 8. Grafy znázorňující průběh sezónního poklesu ve velikosti snůšky, průměrný počet vajec (osa y), datum (osa x), (mallard- kachna divoká, pintail- ostralka štíhlá, teal- čírka modrokřídlá, gadwall- kopřivka obecná, shoveler- lžičák pestrý) (Krapu *et al.* 2004).

Na tomto příkladu je vidět, že potrava může hrát velký význam v sezónním poklesu ve velikosti snůšky.

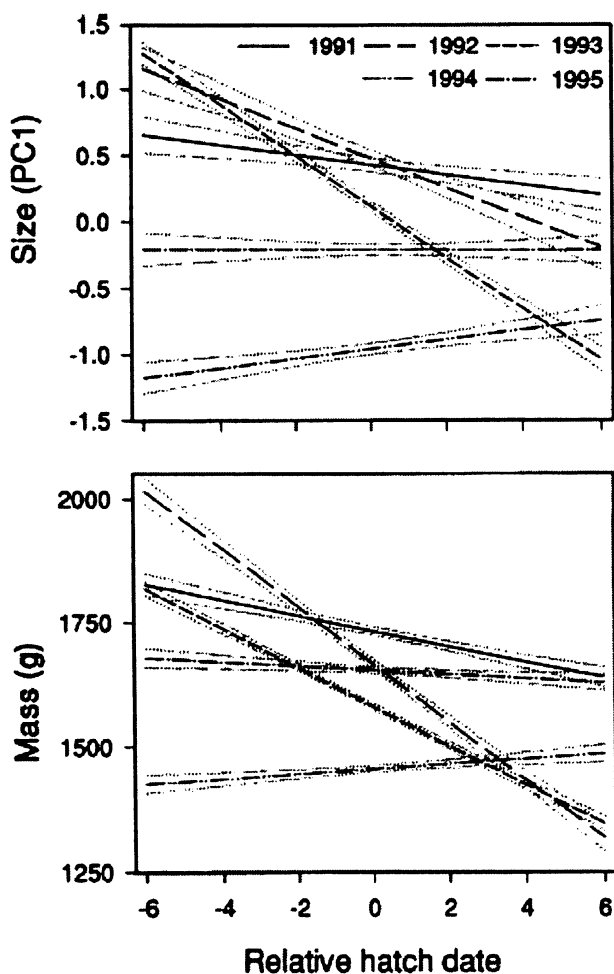
4.2 Vliv na velikost a přežívání mláďat

Kromě vlivu na velikost snůšky má načasování hnízdění vliv i na růst a přežívání mláďat. Mnoho studií ptáků ukázalo, že mláďata dříve hnízdících samic rostou a přežívají nejlépe (Perrins 1970, Daan *et al.* 1988, Sedinger & Flint 1991, Cooch *et al.* 1991). Tento poznatek je vlastně paradoxem, neboť maximum mláďat by se mělo líhnout v době maximální potravní nabídky nebo těsně před ní a jedinci, kteří zahnízdí příliš brzy, nebo naopak pozdě, by měli mít nižší hnízdní úspěšnost (Lack 1968, Perrins 1970).

Prvním vysvětlením tohoto jevu může být možnost, že růst mláďat je relativně necitlivý k přírodním změnám v potravní nabídce (Konarzewski *et al.* 1989, 1990), což je ale velmi nepravděpodobné. Řada studií potvrdila, že proteinový a energetický příjem během období růstu mláďat ovlivňuje rychlost růstu jedince a

jeho velikost v dospělosti (Johnson 1971, Jørgensen & Blix 1985, Boag 1987, Lindholm *et al.* 1994). Druhým vysvětlením pro větší úspěšnost mlád'at brzy v sezóně může být to, že většina mlád'at se líhne až po období maximální potravní nabídky a tedy jen ty nejdříve hnízdící samice a jejich potomci mohou z tohoto období ještě těžit. Toto by se mohlo stát, pokud by podmínky pro hnízdění byly natolik špatné, že většina jedinců by nemohla zahrnout a vyvést tak mlád'ata ještě v období maxima potravy (Daan *et al.* 1988).

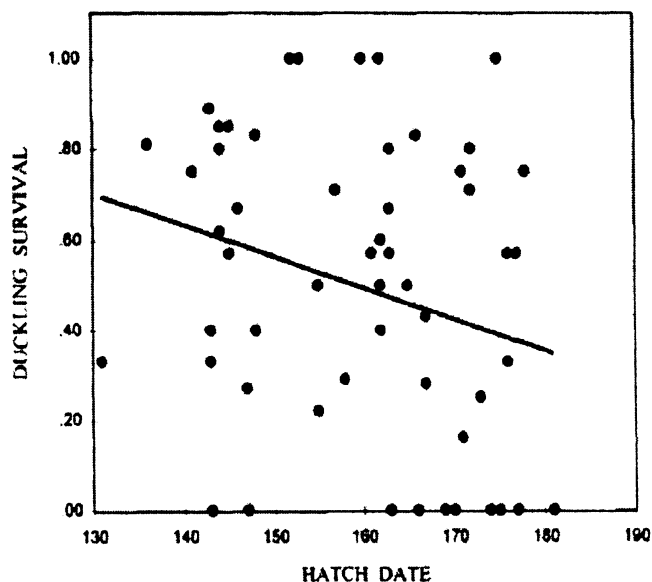
Hypotézu, že načasování hnízdění a líhnutí mlád'at vzhledem k maximální potravní nabídce vysvětluje sezónní rozdíly v rychlosti růstu, testovali u husy sněžné *Chen caerulescens caerulescens* hnízdící v Kanadě. V této studii se ukázalo, že dříve se líhnoucí mlád'ata rostou rychleji než ta, která se líhnou později, i když při období maximální potravní nabídky. Nejpomaleji rostla mlád'ata líhnoucí se až pozdě v sezóně (Lepage *et al.* 1998).



Obr. 9. Vliv data líhnutí (osa x) na velikost (osa y nahoře) a hmotnost (osa y dole) mlád'at husy sněžné. Tečkované linie ohraničují 95% konfidenční interval (Lepage *et al.* 1998).

I když výsledky této studie potvrdily hypotézu, že většina samic se snaží synchronizovat své hníždění s obdobím maximální potravní nabídky pro mlád'ata (Lack 1968, Sedinger & Raveling 1986, Daan *et al.* 1988), zároveň ukázaly, že dříve se líhnoucí mlád'ata měla přece jen lepší výživu a proto byla větší, a že dřívější zahrnutí může tedy být lepší strategie (Lepage *et al.* 1998). Jedním z vysvětlení, proč většina samic nezahrne dříve, může být jejich potřeba nashromáždit dostatek nutričních rezerv důležitých pro produkci vajec, nebo nedostatek vhodných míst k zahrnutí brzy v sezóně (Ankney & MacInnes 1978, Lepage *et al.* 1996). Je potřeba ještě zmínit, že zde může hrát roli i vliv dědičnosti fenotypu, neboť dříve zahrnující samice jsou obvykle větší a jejich potomci mohou růst rychleji a dosáhnout větší velikosti i díky vlivu dědičnosti, která je u tělesných rozměrů je obvykle vysoká (Boag & van Noordwijk 1987).

Načasování zahrnutí může ovlivnit i přežívání mlád'at. Ve studii ostralky štíhlé *Anas acuta* ze Severní Ameriky přežívání mlád'at s postupujícím datem líhnutí klesalo ve všech zkoumaných letech. Úspěšnější snůšky se líhly o v průměru 10 dní dříve než snůšky méně úspěšné. Vytvořený model, který nejlépe vysvětloval rozdíly v přežívání mlád'at, zahrnoval vliv data líhnutí, počáteční velikost snůšky, rok a interakce mezi rokem a počáteční velikostí snůšky (Guyn & Clark 1999).



Obr. 10. Přežívání mlád'at ostralky štíhlé (osa y) v závislosti na datu líhnutí (osa x) (Guyn & Clark 1999).

Pravděpodobnost přežití do dalšího dne klesala s datem líhnutí mlád'at také u bernešky *Branta canadensis*. Dešťové srážky v prvních dnech po vylíhnutí snůšky negativně ovlivňovaly přežívání mlád'at a tento efekt vzrůstal s datem líhnutí (Fondell *et al.* 2008).

Příčinu sezónního poklesu v přežívání mlád'at u vrubozobých se snaží objasnit mnoho hypotéz. Jednou z možností je vzrůst predáčního tlaku s postupující sezónou, způsobený nedostatkem alternativní kořisti (Grand & Flint 1996). Dalším vysvětlením může být pokles v kvalitě a množství dostupných vodních ploch. Přežívání mlád'at kachny divoké *Anas platyrhynchos* klesalo s postupující hnízdní sezónou v letech, kdy v průběhu sezóny klesala i dostupnost vodních ploch. V roce, ve kterém se trend poklesu v dostupnosti vodních ploch obrátil, vykazovala naopak nejmenší přežívání mlád'ata z nejdříve založených hnízd (Dzus & Clark 1998). V další studii stejného druhu bylo zjištěno, že denní přežívání bylo 1,7-krát vyšší u dříve vylíhlých mlád'at a celkové nízké přežívání snůšek bylo zaznamenáno v letech se špatnými vodními podmínkami (Hoekman *et al.* 2004).

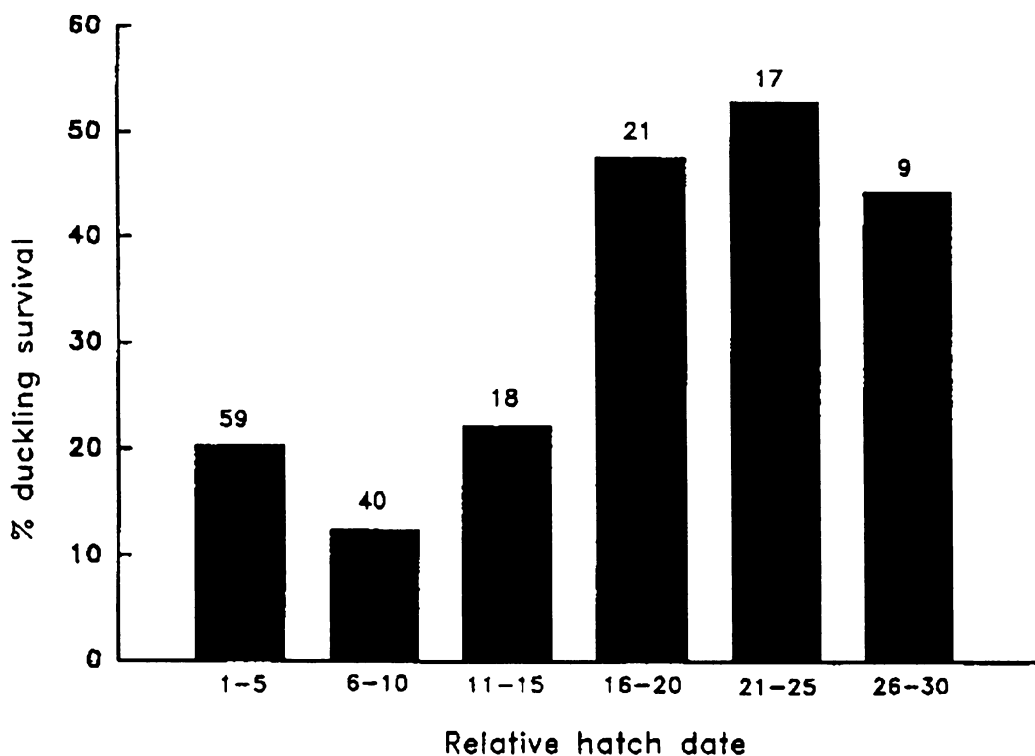
Dřívější zahnízdění výraznou měrou přispívá k přežití mlád'at až do věku jednoho měsíce. U hohola severního *Bucephala clangula* bylo zaznamenáno, že přežívání mlád'at až do věku tří měsíců bylo závislé na datu líhnutí, dříve vylíhlá mlád'at přežívala výrazně lépe (Dow & Fredga 1984). Tento výsledek ale nepodpořil jiný výzkum hohola severního *Bucephala clangula*, ve kterém datum líhnutí snůšky signifikantně neovlivňovalo přežívání mlád'at, hlavním faktorem majícím pozitivní vliv na přežívání mlád'at byla dle testovaných modelů kondice samic (Paasivaara & Pöysä 2007).

U ptáků obvykle více přežívají mlád'ata z větších vajec (Dawson & Clark 1996, Blomqvist *et al.* 1997), ale často je těžké oddělit efekt velikosti vajec od ostatních vlivů. Ve studii kachnice kaštanové *Oxyura jamaicensis* z Kanady analýzy prokázaly, že nejlepší model přežívání mlád'at zahrnoval efekt velikosti vajec a data líhnutí snůšky. Pravděpodobnost přežití jedince do prvního měsíce věku se zvyšovala s velikostí vejce a snižovala s pozdějším datem líhnutí. Selektivní úmrtnost během prvních týdnů po vylíhnutí je pravděpodobně důsledek menší velikosti a menších energetických rezerv mlád'at z menších vajec. U tohoto druhu kachny analýzy ukázaly, že průměrná velikost vajec se nesnižuje s postupujícím datem zahájení snášení a ani velikost a kondice mlád'at se nezmenšuje s pozdějším datem vylíhnutí, proto je sezónní pokles v přežívání

vysvětlován i možností zvýšeného výskytu nemocí a parazitů (Pelayo & Clark 2003). Naopak v evropské studii lysky černé *Fulica atra* se úspěšnost mlád'at zvyšovala v první polovině hnízdní sezóny a snižovala v druhé polovině nezávisle na velikosti snůšky a vajec. U tohoto druhu byl prokázán kauzální vztah mezi načasováním hnízdění a hnízdní úspěšností (Brinkhof *et al.* 1997).

Načasování hnízdění může mít vliv i na rozdílnou hnízdní úspěšnost dvou druhů kachen ve stejné lokalitě, jako to pozorovali v americké studii poláka vlnkovaného *Aythya affinis* a poláka proužkovaného *Aythya collaris*. Hnízdní úspěšnost poláka proužkovaného *Aythya collaris* byla několikrát vyšší než u druhého druhu, přitom jedinými zaznamenanými rozdíly mezi hnízdy těchto dvou druhů byly frekvence hnízdění na vodě a datum založení hnízda. Úspěšnější druh poláka, *Aythya collaris*, hnízdí vždy na vodě a v průměru o 14 dní dříve než polák, jehož populace ve zkoumané lokalitě Manitoba klesá (Koons & Rotella 2003). Obdobně posunutá je i hnízdní sezóna poláka velkého *Aythya ferina* a poláka chocholačky *Aythya fuligula* v podmínkách jižních Čech (vlastní údaje, Musil *et al.* in litt.).

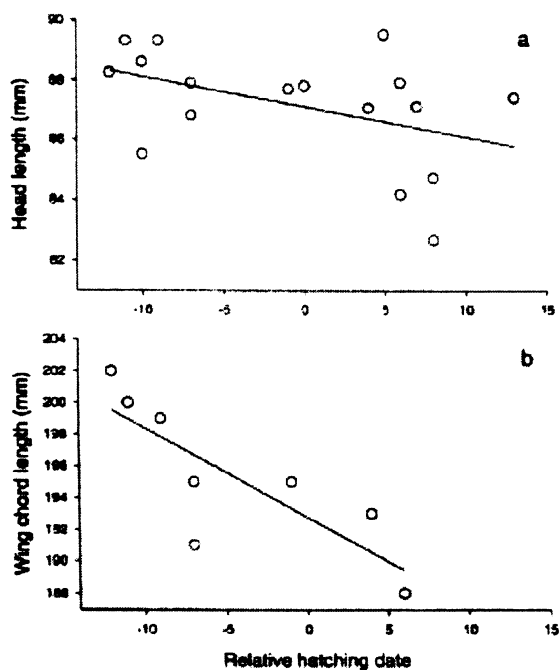
Ne vždy má ale dřívější hnízdění pozitivní dopad na hnízdní úspěšnost. Příkladem opačného trendu je studie populace sýkory koňadry *Parus major* z Nizozemí. Úspěšnost prvních snůšek byla pozitivně korelovaná s datem zahrnutí a velikost těla mlád'at se zvyšovala s datem líhnutí (Verboven & Verhulst 1996). Také ve výzkumu poláka vlnkovaného *Aythya affinis* prováděném v Kanadě bylo zjištěno, že mlád'ata z větších vajec a z později založených hnízd měla větší pravděpodobnost přežití než jedinci z malých vajec a dříve vylíhli. Vysvětlením pro zvyšující se přežívání mlád'at s postupující sezónou a pro celkově pozdější hnízdění tohoto druhu poláka v porovnání s ostatními druhy severoamerických kachen může být potravní hypotéza, která říká, že samice poláka vlnkovaného hnízdí později, aby se datum líhnutí snůšek krylo s maximální hustotou a kvalitou potravy, kterou pro mlád'ata tohoto druhu představují koryši (Amphipoda: *Gammarus* a *Hyalella*) (Dawson & Clark 1996).



Obr. 11. Závislost přežívání mláďat (osa y) poláka vlnkovaného na datu líhnutí (osa x) (Dawson & Clark 1996).

4.3 Vliv na jedince v dalším roce

Dřívější hnízdění má tedy většinou pozitivní efekt na velikost snůšky, vajec, přežívání mláďat atd., ale může mít i přesah do dalšího roku a způsobovat rozdíly mezi dříve či později vylíhlými mláďaty v dalším roce jejich života. Tento jev byl pozorován ve studii poláka vlnkovaného *Aythya affinis*. U tohoto druhu byl zaznamenán zajímavý paradox, mláďata z pozdějších hnízd mají sice větší pravděpodobnost přežití díky lepší dostupnosti kvalitní potravy (Dawson & Clark 1996), ale bylo zjištěno, že jsou menší a lehčí. Což může být vysvětleno hustotním efektem, protože předchozí studie ukázaly, že rychlost růstu klesá se zvyšující se populační hustotou mláďat (Gauthier 1987). Zároveň později vylíhlí jedinci mají následně v druhém roce života kratší křídla a hlavy, jsou tedy celkově menší, což je může při hnízdění znevýhodňovat.



Obr. 12. Vliv data líhnutí (osa x) na tělesné rozměry (osy y) samic poláka vlnkovaného v druhém roce života (nahore na ose y délka hlavy, dole délka křídla) (Dawson & Clark 2000).

Také pravděpodobnost návratu na hnízdiště klesá s pozdějším datem líhnutí, příčinou může být více času na získání nutričních rezerv a zlepšení letových schopností u dříve vylíhlých mláďat a tím pádem nižší mortalita během migrace (Hepp *et al.* 1989, Milonoff *et al.* 1998, Dawson & Clark 2000).

5. Charakteristika zkoumaného druhu

5.1 Tribus Aythyini

Tribus Aythyini zahrnuje především sladkovodní potápivé kachny střední či větší velikosti. Ve dvou rodech (*Netta* a *Aythya*) zde nacházíme 15 druhů, z čehož většina (12 druhů) patří do rodu *Aythya*, stejně jako mnou sledovaný druh. Do tribu patřil také dnes již vymřelý monotypický rod *Rhodonessa* z Nepálu a Indie. Ptáci z rodu *Aythya* jsou dále rozdělováni do tří skupin: (1) „praví“ poláci jako například také v České republice hnízdící polák velký (*Aythya ferina*), (2) „běloocí“ poláci mezi které patří dnes již velmi vzácný polák malý (*Aythya nyroca*) a (3) „čenobíli“ poláci jako polák kaholka (*Aythya marila*) a polák chocholačka (*Aythya fuligula*) (Cramp & Simmons 1977, Snow & Perrins 1998, Kear 2005).

Většina druhů z tohoto kosmopolitního tribu žije v holoarktické oblasti, kde hnízdí a zimuje na stojatých sladkých vodách s maximální hloubkou do 15 metrů. Hnízdění je sezónní a jak disperzní, tak koloniální. Vyskytuje se i hnízdění v racčích koloniích, zejména jako antipredační strategie. Hnízdění na ostrovech uprostřed rybníků je také ochranou před hlavně terestrickými predátory (Musil *et al.* 2001).

Všechny druhy z tribu Aythyini patří mezi prekociální ptáky, samice mládřata nekrmí na hnízdě, pouze je vodí za potravou a brání před predátory. Nekrmivá mládřata se líhnou značně vyvinutá, opeřená a schopná samostatně běhat, plavat a krmit se (Veselovský 2001). Samec samici po spáření opouští a na stavbě hnízda a inkubaci se nepodílí. Samice snáší jedno vejce denně a inkubace začíná až po dosnášení celé snůšky (Cramp & Simmons 1977, Kear 2005).

5.1.1 Polák chocholačka (*Aythya fuligula*)

5.1.1.1 Rozšíření druhu

Polák chocholačka má palearktický typ rozšíření, s hlavní oblastí výskytu mezi 45° a 70° s.š. Hnízdí od Islandu přes severní Eurasii po Beringovo moře (Scott & Rose 1996). Celková velikost populace se odhaduje na 2,6 až 2,9 milionů jedinců (Delany & Scott 2006). Tento areál je značně dynamický a od poloviny 19. století se v Evropě posunuje jihozápadním směrem. Počátkem 20. století se polák chocholačka rozšířil na Britské ostrovy, od 60. let 20. století hnízdí i ve Francii, Belgii, Rakousku a Německu (Hudec 1994). Známa jsou i hnízdiště na Jihu Evropy, např. od 70. let 20. století je zaznamenáno hnízdění i v Itálii (Snow & Perrins 1998).

Polák chocholačka je částečně tažným druhem, zimujícím v západní Evropě a Středomoří včetně severní Afriky (Hudec 1994). Středoevropské populace zimují i na sladkovodních jezerech, hlavně v Alpách a zalétají až do jihozápadní Asie (Gilissen *et al.* 2002). Severní populace jsou výhradně tažné. Ptáci hnízdící na Islandu a v Rusku nad 65° s.š. odlétají zimovat k Severnímu a Baltskému moři, ale také na Jih Švédska, Jihovýchod Dánska a Západ Polska (Scott & Rose 1996).

V České republice polák chocholačka hnízdí, zimuje i protahuje. První prokázané hnízdění bylo u nás zaznamenáno v letech 1914-1915 na Náměšťských rybnících (Černý 1943). V Čechách pravidelně hnízdí asi od 30. let 20. století, na střední a jižní Moravě až od let 50. (Hudec 1994). K prudkému nárůstu početnosti u nás došlo v 50. letech 20. století. Celková velikost populace v České republice se odhaduje na 12 000 – 24 000 hnízdících párů, svou početností tak převyšuje i další u nás hojně hnízdící druh poláka, poláka velkého (*Aythya ferina*) (Musil *et al.* 2001).

První táhnoucí hejna se u nás objevují v březnu, jarní tah trvá do dubna až května. Podzimní tah začíná od konce září a vrcholí během října, v listopadu se vyskytují jen ojedinělé ptáci a hejna setrvávající přes zimu (Kux & Hudec 1956).

Zimní výskyt je pravidelný na větších nezamrzajících řekách, v Čechách zimuje hlavně na Vltavě v Praze a na Labi na Roudnicku a Pardubicku (Hudec 1994). Velikost zimující populace je odhadována na 4000 - 6000 tisíc jedinců (Musil & Musilová 2006).

5.1.1.2 Taxonomie a popis druhu

Polák chocholačka je monotypickým druhem, v Severní Americe jej ekologicky zastupuje polák proužkovaný (*Aythya collaris*) (Hudec 1994).

Ve svatebním šatě má samec většinu těla černě zbarvenou, jen boky a spodina těla jsou bílé, na bílém břihu je příčná hnědavá kresba. Ruční letky jsou hnědočerné, loketní letky bílé. V týle vyrůstají prodloužená, vzad splývající černá péra, podle kterých dostal druh svůj český název chocholačka. Zobák je břidlicově modrý, s černým nehem a špičkou, nohy jsou šedomodré. Duhovka oka je žlutavá.

Samice má prodloužená péra v týle jen krátká, kolem kořene zobáku má úzký bílý pruh, zbarvením je hnědá až hnědavě rezavá, spodinu těla má opět světlou. Zobák je šedý s černou špičkou, nohy šedočerné.

Samec v prostém šatě se podobá samci ve svatebním, má ale kratší chocholku a na prsou má černé peří bělavé lemy. Samice má širší bílý proužek při kořeni zobáku.

Samci pelichají do prostého šatu v červenci až srpnu, samice v srpnu až listopadu. Do svatebního přepeřují samci v srpnu až prosinci, samice v březnu až červnu (Hudec 1994).

5.1.1.3 Prostředí

Polák chocholačka obývá stojaté a pomalu tekoucí sladké vody s litorálními porosty. Jen výjimečně se může vyskytnout i v mořských zálivech (Snow & Perrins 1998). V České republice hnízdí i na malých vodních plochách, zarostlých hojně vodní vegetací, zaznamenáno bylo i hnízdění na březích kanálů a struh, přivádějících vodu do rybníků (Musil *et al.* in litt.).

5.1.1.4 Potrava

V potravě dominuje živočišná složka, hlavně měkkýši (*Lymnaea*, *Unio*, *Mytilus*, *Cardium*, *Dreissena*, *Pisidium*, *Valvata*, *Hydrobia*), dále larvy chrostíků a jiného hmyzu, ale také korýši a drobné rybky. Rostlinnou složku potravy zastupují semena rostlin např. rdesno (*Polygonum*), rdest (*Potamogeton*), douška (*Egerie*), stolístek (*Myriophyllum*), zblochan (*Glyceria*), okřehek (*Lemna*) (Hudec 1994). Potravu získává potápěním, přičemž se nepotápí příliš hluboko, maximálně do 12-14 metrů

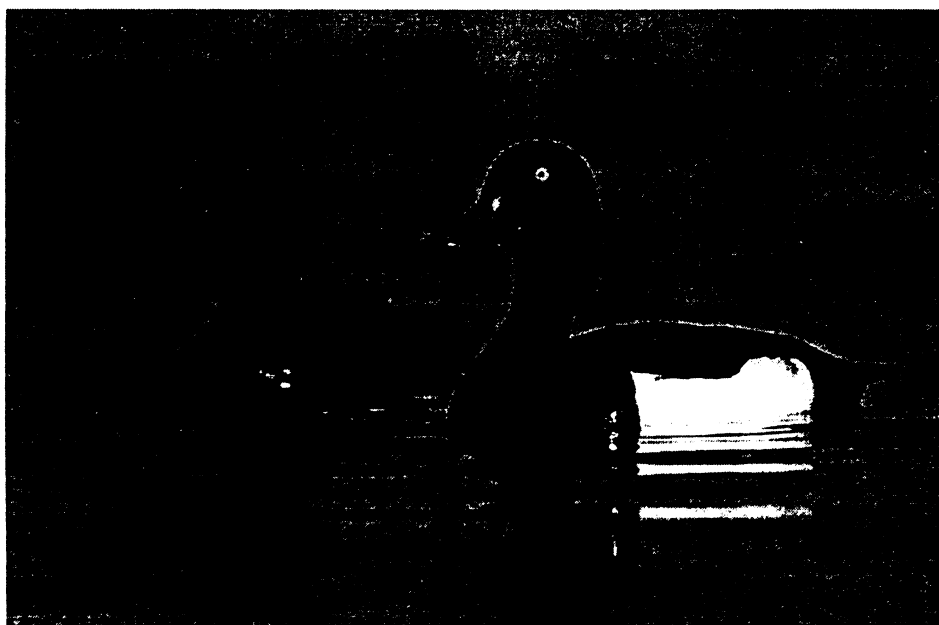
(Hudec 1994). Na intenzivně obhospodařovaných rybnících může docházet k potravní kompetici mezi rybami (kaprem) a polákem chocholačkou (Musil 2006).

5.1.1.5 Hnízdění

Ptáci přilétají na jaře ve společných hejnech, páry se začínají tvořit již na podzim, ale na jaře je ještě hodně samic nespárených a tok pokračuje. První páry obsazují hnízdní okrsky v dubnu až květnu (Bezzel 1962).

Hnízdo je většinou co nejbližší u vody, v bažinatém porostu, na ostricové stoličce obklopené vodou nebo na rákosovém ostrůvku. Hnízdo staví pouze samice, z rostlinného materiálu z bezprostředního okolí, často je vystláno prachovým peřím, kterým samice snůšku při odchodu zakrývá. Zakrytí snůšky má zřejmě termoregulační i antipredační funkci.

Hnízdění probíhá většinou poměrně pozdě, první snůšky se objevují v polovině května, v jižních Čechách je hnízdění více soustředěno do června (Havlín 1966, Mlíkovský & Buřič 1983). Průměrná velikost snůšky je kolem 9 vajec (Hudec 1994, vlastní výsledky).

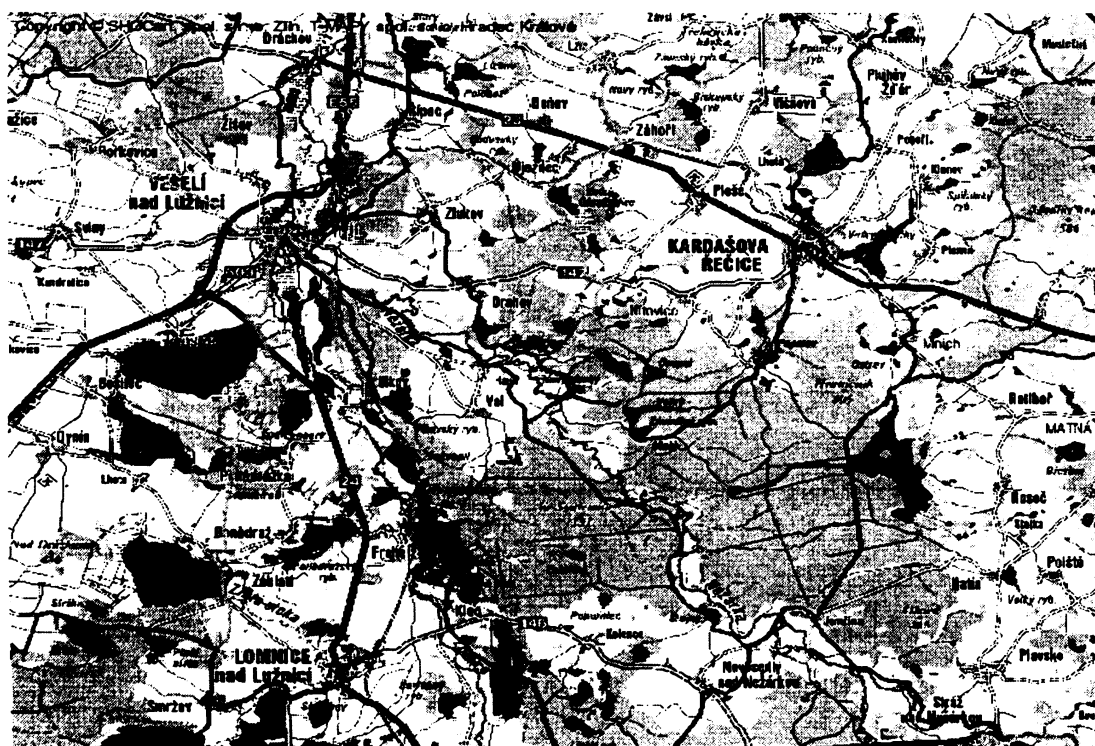


Obr. 13 Samec a samice poláka chocholačky (foto L. Hlásek).

6. Popis sledované lokality

6.1 Charakteristika sledované oblasti

Sledovaná lokalita se nachází v severní části CHKO Třeboňsko a přilehlých oblastech. Prohledávány byly rybníky a vodní plochy v okolí měst Veselí nad Lužnicí, Soběslav a Kardašova Řečice (49°06' - 49° 14' N, 14°42' - 14°52').



Obr. 14. Mapa sledované oblasti v CHKO Třeboňsko.

Tato oblast je charakteristická vysokým počtem rybníků, intenzivně využívaných pro chov ryb. Celková vodní plocha zabírá přes 7500 ha, tedy více než 10% z celkové plochy území. Rybníků je zde více než 500, ale území je využíváno i pro zemědělskou produkci a lesní hospodářství.

Území je položeno v nadmořské výšce 400 – 490 m.n.m., roční srážkový úhrn se pohybuje mezi 450 – 900 mm a průměrná roční teplota kolísá okolo 7,4 – 8,0 °C (nepubl. Údaje ÚSBE AV ČR z let 2001 – 2006).

6.2 Hnízdní biotopy na sledovaném území

Vodní ptáci využívají k hnízdění uměle vytvořené či přirozeným způsobem vzniklé ostrůvky na rybnících, ostřicové stoličky, rákosové litorální porosty, ale i lesní strouhy a vodní kanály obklopené vhodnou a dostatečně hustou vegetací. Rozloha ostrůvků uměle vytvořených v 2. polovině 20. století se pohybuje od několika desítek metrů čtverečních až po několik desítek arů, poskytují tedy dostatek prostoru pro zahnízdění i při vyšších populačních hustotách.

Dominantními druhy bylinného patra na ostrůvcích jsou rákos (*Phragmites australis*), zblochan (*Glyceria maxima*), kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*), chrastice (*Phalaris arundinacea*), ostřice (*Carex spp.*). V keřovém a stromovém patře se nejčastěji vyskytují rostliny bezovité (*Sambucaceae*), maliník obecný (*Rubus idaeus*), vrbovité (*Salicaceae*).

6.3 Predátoři

Hnízda ptáků na dané lokalitě bývají poměrně často predována. Významným predátorem se stal introdukovaný norek americký (*Mustela vison*), který kromě snůšek preduje i samice přímo na hnízdě (Musil *et al.* in litt.).

Z dalších predátorů je třeba zmínit krkavcovité ptáky (*Corvidae*), byla pozorována i predace hnízda motákem pochopem (*Cicus aeruginosus*). Savčí predátoři jsou kromě již uvedeného norka zastoupeni dalšími kunovitými (*Mustelidae*), případně liškou obecnou (*Vulpes vulpes*) a prasetem divokým (*Sus scrofa*) (Kurz 2003).

6.4 Početnost kachen na sledovaném území

Na sledovaném území pravidelně hnízdí polák velký (*Aythya ferina*), polák chocholačka (*Aythya fuligula*), kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) a kopřivka obecná (*Anas strepera*). Je zaznamenáno i hnízdění hohola severního (*Bucephala clangula*) a rzohlávky rudozobé (*Netta rufina*).

Početnost nejčastěji hnízdících druhů na sledované lokalitě v letech 1991-1999 kolísala kolem 800 párů (polák velký (*Aythya ferina*): 600 – 800 párů; polák chocholačka (*Aythya fuligula*): 800 – 1000 párů; kachna divoká (*Anas platyrhynchos*): 800 – 1300 párů) (Cepák & Musil 2000).

7. Metodika

7.1 Práce v terénu

Hnízda byla hledána v průběhu tří sezón (2007, 2008, 2009) systematickým procházením litorálních porostů a ostrovů na náhodně vybraných rybnících ležících ve zkoumané lokalitě. Vyhledávání hnízd probíhalo s ohledem na rozložení hnízdní sezóny zkoumaného druhu od poslední dekády května do poloviny července. Jednotlivé rybníky byly kontrolovány zhruba každý 3. – 5. den pro včasné zachycení počátku hnízdění každé samice. V průběhu každé sezóny byly namátkově prohledávány i suboptimální biotopy pro zahnízdění, jako např. vodní strouhy, rybníční kanály atd.

Při nálezu bylo hnízdo označeno na okolní vegetaci červenou páskou s údajem o čísle hnízda pro příští snadnější detekovatelnost místa nálezu. Bylo zaznamenáno datum nálezu hnízda, počet vajec a stupeň nasezelosti snůšky. Nasezelost byla zjišťována tzv. „floatation“ vodním testem (Majevski 1980, Hořák *et al.* 2004). U každého hnízda byl také zaznamenáván případný výskyt parazitických vajec. Vejce bylo klasifikováno jako parazitické pokud se výrazně lišilo v barvě, velikosti či stupni nasezelosti od zbytku snůšky (Dugger & Blums 2001). Také vejce dosnášená po začátku inkubace kompletní snůšky byla považována za parazitická. Obdobně byla za parazitická považována vejce, která se objevila v rychlejším intervalu snášení než 1 vejce denně. Pokud to bylo možné, byl rozlišován mezidruhový parazitismus a určován druh, který snůšku parazitoval.

Každé vejce bylo očíslováno a změřeno s přesností na desetiny mm. O hnízdě byly zaznamenávány i další charakteristiky- údaje o vegetačním krytu v bezprostředním okolí hnízda (tři majoritní rostlinné druhy, jejich výška, pokryvnost, hustota vegetace a kolik procent vegetace je živé), vzdálenost nejbližšího stromu, vzdálenost hnízda od vody, případně u hnízd ve stoličkách vzdálenost od nejbližšího břehu a hloubka vody kolem stoličky. Byla také odhadována viditelnost hnízda ze všech stran pomocí čtvercové šachovnice s 16 poli, délka strany pole byla 4 centimetry.

Nalezená hnízda byla kontrolována každý týden pro zjištění osudu hnízda a zároveň minimalizaci rušení hnízdění. Osud hnízda byl rozdělen do tří kategorií: (1) hnízda úspěšně vyvedená (u těch byl zaznamenán počet vylíhlých vajec), (2) hnízda

opuštěná z neznámých příčin, (3) hnízda predovaná. Za vypredované bylo hnízdo považováno, pokud alespoň jedno vejce ze snůšky zmizelo, nebo bylo poškozeno, a hnízdo se v době kontroly jevílo neaktivní. Jako úspěšné bylo klasifikováno hnízdo, ve kterém se vylíhlo alespoň jedno vejce.

V posledních fázích inkubace byly za použití klecových pastí (Weller 1957) nebo nárazových sítí s oky 50 x 50 mm odchyťávány inkubující samice. Každá samice byla zvážena pomocí váhy Pesola s přesností na 10 g, změřena s přesností na desetiny mm (délka a šířka zobáku a hlavy, délka tarsu, křídel) a opatřena nasální značkou a barevnými kroužky pro pozdější identifikaci. Současně byla také označena běžným kroužkem Kroužkovací stanice NM Praha.

Následně byly prováděny v 5-10 denních intervalech kontroly cca 150 rybníků v širším okolí sledovaných rybníků, jejichž cílem, kromě sčítání všech přítomných vodních ptáků, bylo zjišťování přítomnosti značených samic a jejich finální reprodukční úspěšnosti (tj. počtu voděných mlád'at).

7.2. Zpracování terénních dat

Datum snesení prvního vejce do nalezeného hnízda („laying date“) bylo vypočteno odečtením počtu dní inkubace a počtu vlastních vajec samice od data nálezu hnízda. Pro každé hnízdo bylo vypočítáno i relativní datum počátku snášení („rel. laying date“) odečtením mediánu (pro každý rok) od data snesení prvního vejce do daného hnízda („laying date“). Snůšky započaté před mediánem dat měly zápornou hodnotu relativního data počátku snášení a byly klasifikovány jako brzké („early“), snůšky započaté v druhé fázi sezóny byly klasifikovány jako pozdní („late“).

Pro každé úspěšné hnízdo (s minimálně jedním vylíhlým vejcem) bylo vypočítáno % vylíhlých vajec a pro další analýzy byla hodnota arcsin. transformována.

Hnízdní úspěšnost byla hodnocena pro různé fáze hnízdění, tj. pro fáze snůšky, mlád'at ve věku 1-3 týdny a mlád'at ve stáří 4-8 týdnů. Samice byly klasifikovány jako „úspěšné“ (snůška bez vylíhlého vejce, samice nevodící mlád'ata) nebo „neúspěšné“ (snůška s alespoň 1 vylíhlým vejcem, samice vodící alespoň vylíhlé mládě). Počet hodnocených snůšek (129) byl výrazně vyšší než počet sledovaných rodinek (30), což souvisí s tím, že odchyťávány byly pouze samice, jejichž snůšky byly úspěšně inkubovány až do pozdní fáze inkubace.

U každého vejce byl vypočítán objem „egg mass“ pomocí vzorce délka vejce*šířka²*0,555 (Rohwer 1988) a pro každé hnízdo zjištěna hodnota průměrného objemu vajec ve snůšce (parazitická vejce nebyla do výpočtu zahrnuta). Z dalších analýz byla vyřazena parazitická vejce.

7.2 Statistická analýza dat

Statistické analýzy byly provedeny v programu Statistica 8.0. Data byla testována na normální rozdělení pomocí Shapiro – Wilksova Testu. Data splňující předpoklad normality byla testována pomocí parametrických testů (ANOVA, Linear Regression, Pearson Correlation). Z neparametrických testů byly použity Spearman Rank Order Correlation, Mann-Whitney U Test. Byla použita i metoda Generalized Linear Models (GLM) pro testování případného vlivu jednotlivých proměnných a binárních interakcí mezi nimi na datum počátku snášení, objem vajec, osud hnízda. Za signifikantní byly považovány výsledky s $p \leq 0,05$.

8. Výsledky

8.1 Úspěšnost hnízd

V průběhu tří sezón (2007, 2008, 2009) bylo nalezeno celkem 134 hnízd, 46% nalezených hnízd ($n = 61$) bylo úspěšných a 51% hnízd ($n = 68$) neúspěšných, u zbytku (5 hnízd) nebyl zjištěn osud. Z rozložení jednotlivých hnízd do daných lokalit (viz tab. 2.) je zřejmé, že téměř polovina nalezených hnízd pochází z rybníka Schwarzenberk. Na rybníku Schwarzenberk sídlí racčí kolonie a i pro jeho další specifika bude datům pocházejícím z tohoto rybníka věnována samostatná kapitola výsledků.

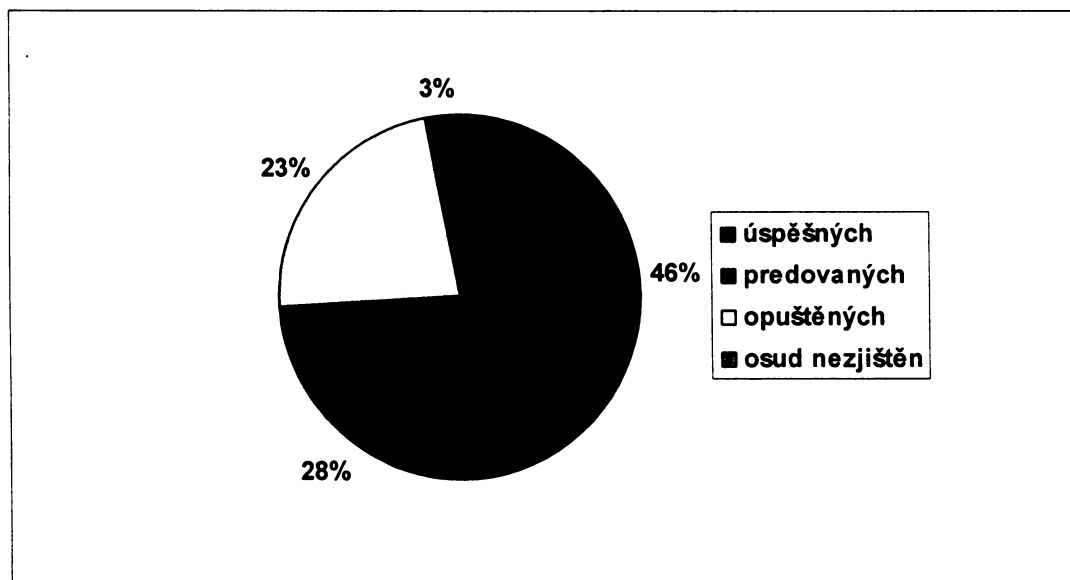
Tab. 2. Počet nalezených hnízd v jednotlivých sezónách a na jednotlivých lokalitách.

RYBNÍK	ROK		
	2007	2008	2009
Kolečků		1	
Kardaš	1		
Krajina	1		
Mezenský	1	4	4
Mezná dolní		1	
Naděje	4		
Nový u Břilic		1	
Nový u Přehořova		1	
Nový u Frahelže	3		
Ostrov	1		1
Petrů Horní	1	1	1
Samosoly	2		
Schwarzenberk	13	21	22
Šlechtův			1
Starý u Klenova	2	2	2
Starý u Soběslavi	7	5	11
Velebil	1		
Víra		1	
Vlkovský	5	2	7
Záhořský	1		2
Celkem	43	40	51

V roce 2007 bylo nalezeno 43 hnízd a z toho 37% hnízd bylo úspěšně vyvedených, v roce 2008 byl počet nalezených hnízd 40 a úspěšných bylo 45% hnízd a v posledním roce 2009 bylo nalezeno 51 hnízd a 53% z nich úspěšně vyvedeno. Hlavní příčinou neúspěchu hnízd byla částečná či kompletní predace snůšky, 37 hnízd z celkového počtu neúspěšných (68) bylo nalezeno zpredováno.

Tab. 3. Počet nalezených (z toho úspěšných, predovaných a opuštěných) hnízd v jednotlivých sezónách.

	ROK			Celkem
	2007	2008	2009	
Počet nalezených hnízd	43	40	51	134
Počet úspěšně vyvedených	16	18	27	61
% úspěšně vyvedených	37	45	53	46
Počet predovaných a opuštěných	25	22	21	68
% predovaných a opuštěných	58	55	41	51
Počet hnízd bez známého osud	2	0	3	5



Obr.15. Podíl úspěšných, predovaných a opuštěných hnízd z celkového počtu hnízd nalezených v letech 2007-2009.

Hnízda byla mezidruhově i vnitrodruhově parazitována a parazitická vejce byla vyloučena z dalších analýz. Nejčastějším mezidruhovým parazitem byl polák velký (*Aythya ferina*), který na zkoumané lokalitě také hnízdí. V roce 2007 bylo prokazatelně parazitováno asi 5% hnízd (2/43), v roce 2008 již bylo parazitováno 17,5% hnízd (7/40) a v roce 2009 bylo 25,4% hnízd (13/51) klasifikováno jako parazitované.

Tab. 4. Počet nalezených hnízd, z toho podíl parazitovaných, a podíl mezidruhově parazitovaných z celkového počtu parazitovaných hnízd.

	ROK		
	2007	2008	2009
Počet nalezených hnízd	43	40	51
Z toho parazitovaných	2	7	13
% parazitovaných	5	17,5	25,4
Počet mezidruhově parazitovaných	0	1	7
% mezidruhově parazitovaných	0	14	54

8.2 Načasování hnízdění

Datum snesení prvního vejce do hnízda („laying date“) bylo počítáno v Juliánském kalendáři (1. červen = 152. den). Data pocházela ze souborů s normální rozdělením a byla testována pomocí parametrického testu ANOVA.

Tab. 5. Výsledky Shapiro-Wilksova testu normality pro načasování hnízdění.

ROK	W	p
2007	0,961	0,192
2008	0,985	0,881
2009	0,976	0,608

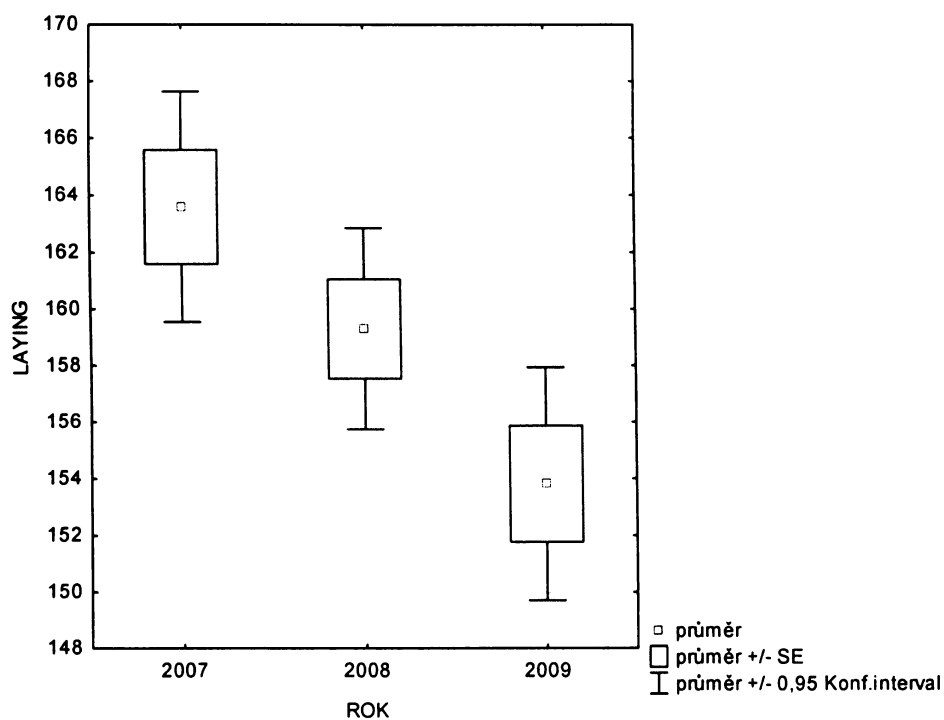
V roce 2007 bylo průměrné datum snesení prvního vejce do hnízda 12.června ($163,5 \pm 1,99$ SE), median dat byl 10. června (161). V roce 2008 byl průměr počátku snášení 8. června ($159,3 \pm 1,75$ SE) a median 9. června (160). V roce 2009 připadlo

průměrné datum počátku snášení na 2. června ($153,9 \pm 1,86$ SE) a median na 1.června (152,5).

Tab. 6. Datum snesení prvního vejce do hnízda „laying date“ v jednotlivých sezónách (152 = 1. červen).

ROK	Laying date			
	průměr \pm SE	Median	Min.	Max.
2007	$163,5 \pm 1,99$	161	139	191
2008	$159,3 \pm 1,75$	160	137	186
2009	$153,9 \pm 1,86$	152,5	129	187

Data počátku snášení se mezisezóně signifikantně lišila ($F_{(2,127)} = 6,37$; $p = 0,002$). V sezóně 2009 začínalo hnízdění nejdříve a v roce 2007 nejpozději (viz obr. 16).



Obr. 16. Načasování hnízdění („laying“) v jednotlivých sezónách (152 = 1. červen).

8.3 Velikost snůšky a vajec

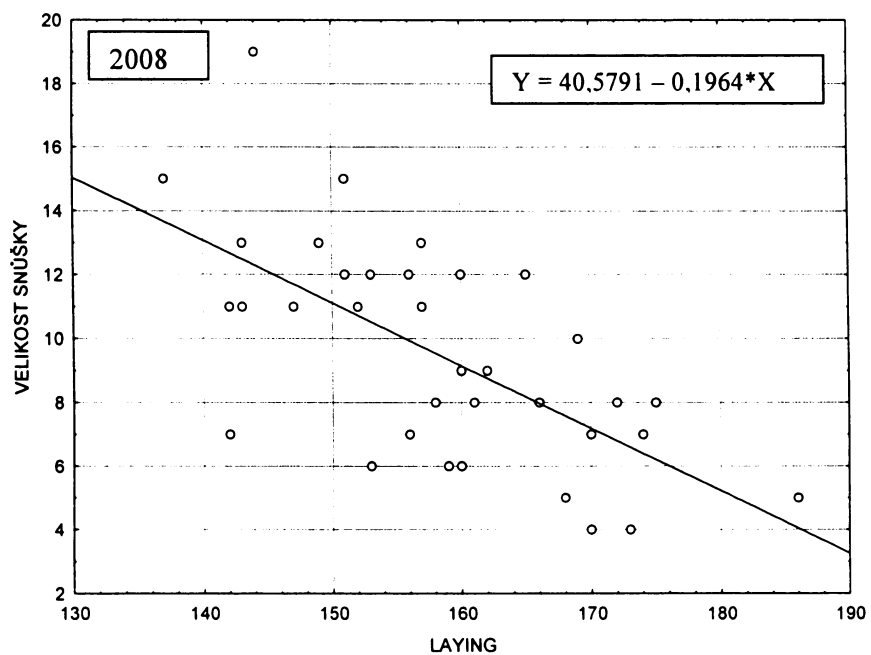
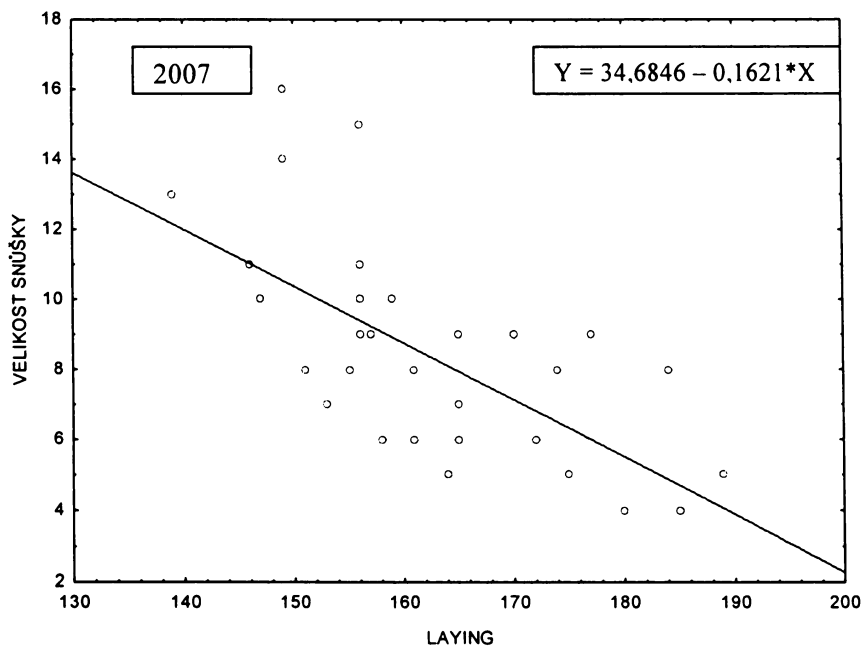
Průměrná velikost snůšky činila v roce 2007 $8,42 \pm 0,49$ SE vajec, počet vajec ve snůšce se pohyboval od 4 do 16. V roce 2008 byla průměrná velikost snůšky $9,47 \pm 0,57$ SE vajec, v nejmenší zaznamenané snůšce byla 4 vejce a v největší 19 vajec. V roce 2009 byl průměr velikosti snůšek $8,83 \pm 0,35$ SE vajec, v nejmenší snůšce byla opět 4 vejce a v největší 15 vajec. Prokazatelně parazitická vejce nebyla do velikostí snůšek započítávána.

Data o velikostech snůšek splňovala předpoklad normálního rozdělení (viz tab. 7.) a pro test závislosti velikosti snůšky na načasování hnízdění v jednotlivých sezónách byla použita lineární regrese.

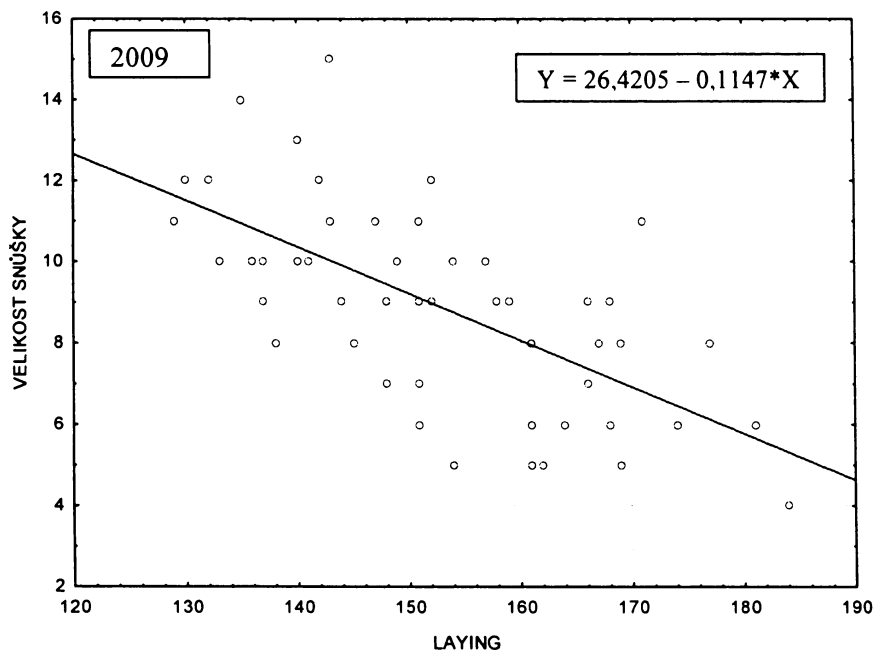
Tab. 7. Výsledky Shapiro-Wilksova testu normality pro velikosti snůšek.

ROK	W	p
2007	0,977	0,606
2008	0,956	0,17
2009	0,962	0,255

Počet vajec ve snůšce signifikantně klesal s datem snesení prvního vejce do hnízda ve všech sezónách: (2007: $F_{(1,32)} = 23,7$; $p < 0,0001$; $R = 0,65$; $r^2 = 0,42$), (2008: $F_{(1,34)} = 23,38$; $p < 0,0001$; $R = 0,64$; $r^2 = 0,40$), (2009: $F_{(1,47)} = 32,81$; $p < 0,0001$; $R = 0,64$; $r^2 = 0,41$).



Obr. 17. Závislost velikosti snůšky (osa y) na datu snesení prvního vejce do hnízda (osa x) v roce 2007 a 2008 (152 = 1. červen).



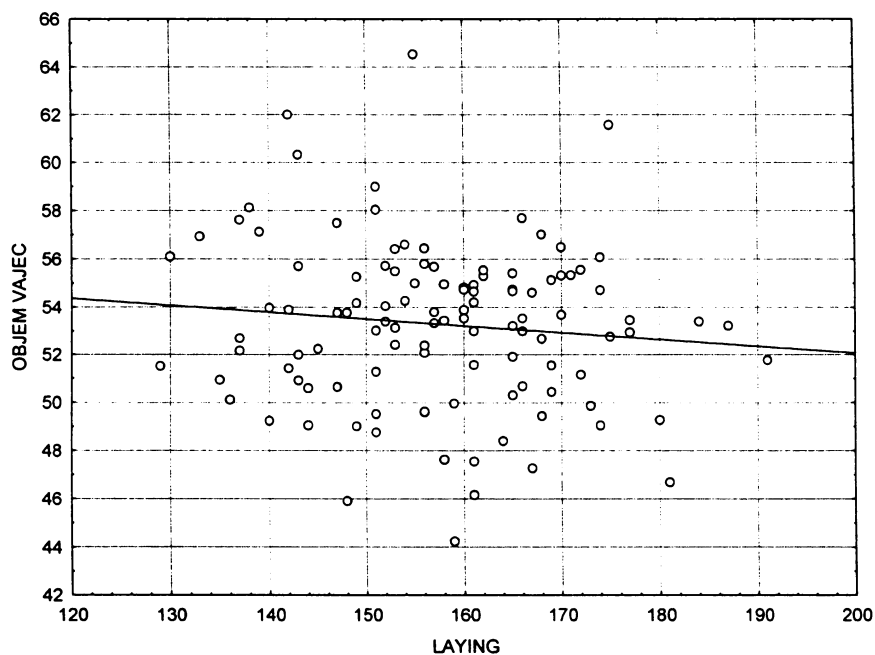
Obr. 18. Závislost velikosti snůšky (osa y) na datu snesení prvního vejce do hnízda (osa x) v roce 2009 (152 = 1. červen).

Data o objemu vajec („egg mass“) vypočteného dle vzorce délka vejce*šířka²*0,555 (Rohwer 1988) měla normální rozdělení (viz tab. 8.) a závislost průměrného objemu vajec ve snůšce na načasování hníždění byla testována lineární regresí.

Tab. 8. Výsledky Shapiro-Wilksova testu normality pro objemy vajec.

ROK	W	p
2007	0,961	0,333
2008	0,979	0,744
2009	0,987	0,874

V žádném sledovaném roce nebyl prokázán sezónní pokles v průměrném objemu vajec ve snůšce (2007- $F_{(1,28)} = 1,944$; $p = 0,174$; $R = 0,25$), (2008- $F_{(1,32)} = 0,003$; $p = 0,951$; $R = 0,01$), (2009- $F_{(1,46)} = 0,813$; $p = 0,371$; $R = 0,13$). Závislost objemu vajec na načasování snášení nebyla prokázána ani po sloučení dat ze všech sezón ($F_{(1,110)} = 1,282$; $p = 0,259$; $R = 0,11$).

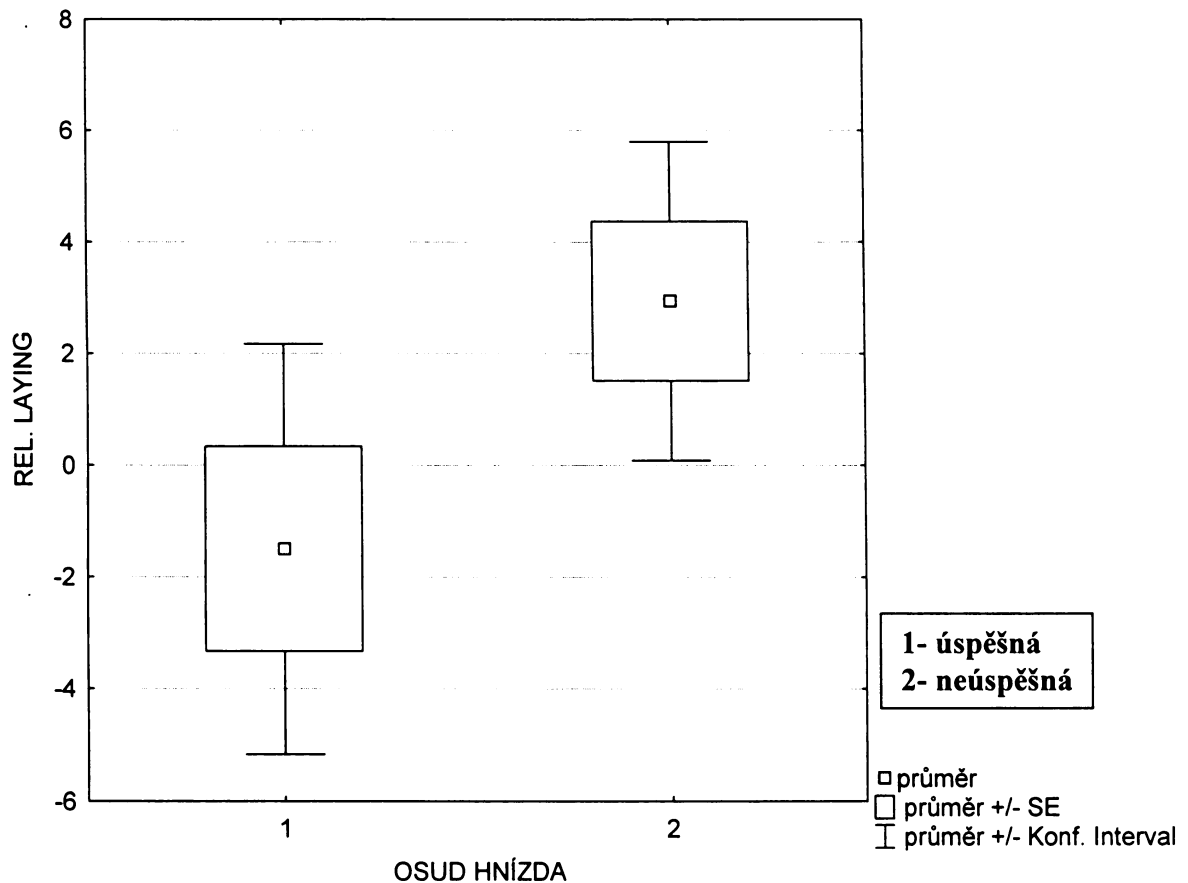


Obr. 19. Závislost objemu vajec (osa y) na datu snesení prvního vejce do hnízda (osa x) (152 = 1. červen).

8.4 Závislost úspěšnosti hnízda na načasování hníždění

Pro každý rok bylo pomocí ANOVA porovnáváno rozložení vyvedených, predovaných a opuštěných hnízd v dané sezóně, výsledky však neprokázaly signifikantní rozdíl v datu snesení prvního vejce („laying date“) mezi jednotlivými skupinami hnízd (2007: $F_{(2,34)} = 0,138$; $p = 0,871$), (2008: $F_{(2,37)} = 0,508$; $p = 0,605$), (2009: $F_{(2,50)} = 2,887$; $p = 0,065$).

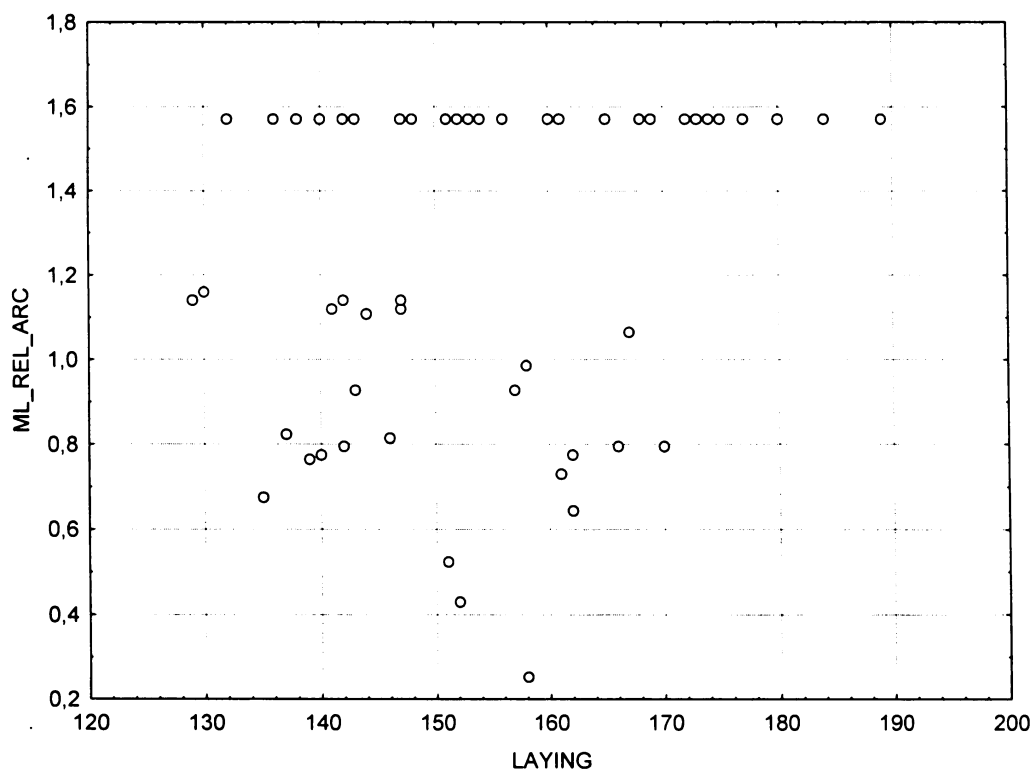
Hnízda ze všech sezón byla poté rozdělena pouze do dvou kategorií: (1) úspěšná (s alespoň jedním vylíhlým vejcem) a (2) neúspěšná (predovaná, opuštěná) a bylo porovnáno relativní datum počátku snášení v těchto kategoriích. Načasování snášení mělo signifikantní vliv na osud hnízda ($F_{(1,128)} = 4,045$; $p = 0,04$), úspěšná hnízda byla založená dříve v sezóně než hnízda neúspěšná.



Obr. 20. Vliv relativního data počátku snášení („rel. laying“) na osud hnízda (záporné hodnoty značí „early“ hnízda založená před medianem dat počátku snášení dané sezóny, kladné hodnoty mají „late“ hnízda založená po medianu).

V kategorii úspěšných hnízd byl zjištěn podíl vylíhlých mlád'at ve snůšce (kolik procent vajec z celkové velikosti snůšky se vylíhlo) a hodnota byla arcsin. transformována. Data neměla normální rozdělení (Shapiro – Wilks. $W = 0,769$; $p = 0,00001$) a byla analyzována neparametrickým testem (Spearman Rank Order Correlation).

Podíl vylíhlých mlád'at ve snůšce stoupal s datem počátku snášení ($R_s = 0,283$; $p < 0,05$) i s relativním datem počátku snášení ($R_s = 0,300$; $p < 0,05$). V později založených hnízdech se vylíhlo vyšší procento mlád'at z původní velikosti snůšky.



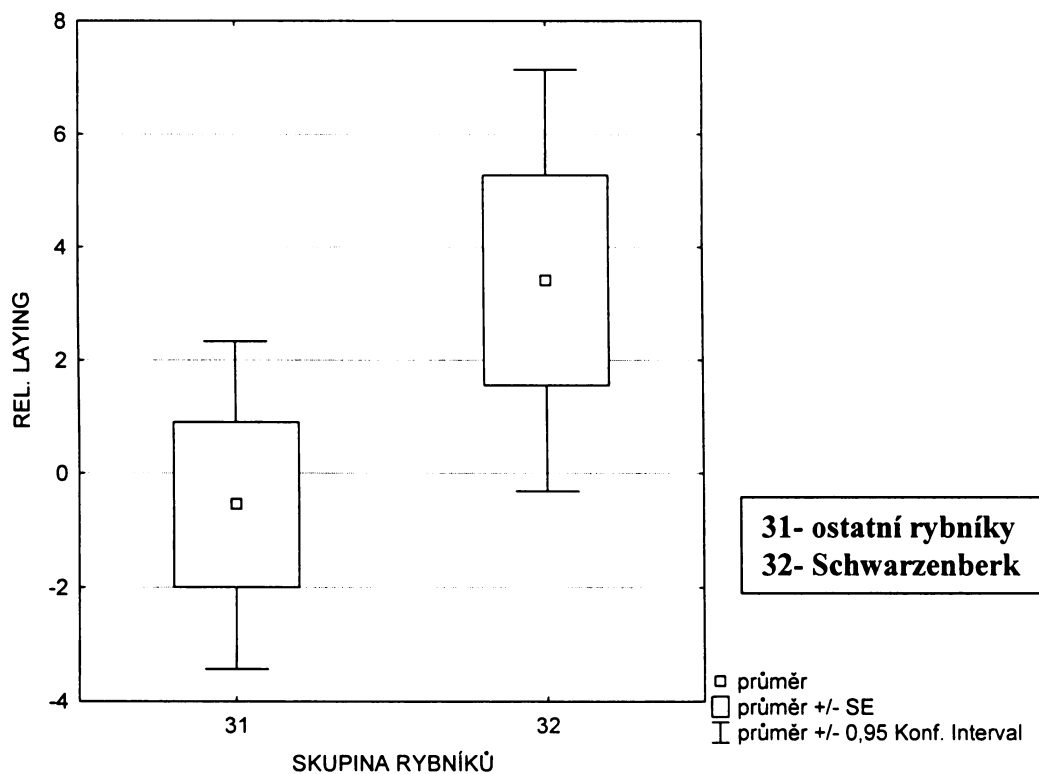
Obr. 21. Vliv data počátku snášení (osa x) na podíl vylíhlých mláďat ve snůšce (arcsin. trans. osa y) (152 = 1. červen).

8.5 Načasování hnízdění a úspěšnost hnízd na Schwarzenberku

Rybník Schwarzenberk je specifický z několika důvodů. Každý rok zde hnízdí velký počet samic sledovaného druhu. Ptáci hnízdí v ostricových stoličkách ve vzdálenosti 10 – 60 metrů od nejbližšího břehu a v hloubce kolem 1m a zároveň se zde nachází velká racčí kolonie. Hnízda by tak měla být více chráněna před predací, neboť racci upozorní sedící samice na případné nebezpečí v podobě dravce či jiného predátora. Na Schwarzenberku také ptáci začínají hnízdit později oproti jiným lokalitám, a proto bylo testováno, jestli je tento posun v načasování hnízdění signifikantní.

Posun v načasování hnízdění vyšel signifikantně pouze v roce 2007 ($F_{(1,37)} = 12,085$; $p = 0,001$), (2008- $F_{(1,38)} = 0,329$; $p = 0,570$), (2009- $F_{(1,49)} = 1,214$; $p = 0,276$). Relativní datum počátku snášení se mezi lokalitou Schwarzenberk a ostatními rybníky také nelišilo signifikantně ($F_{(2,128)} = 2,893$; $p = 0,091$), i když

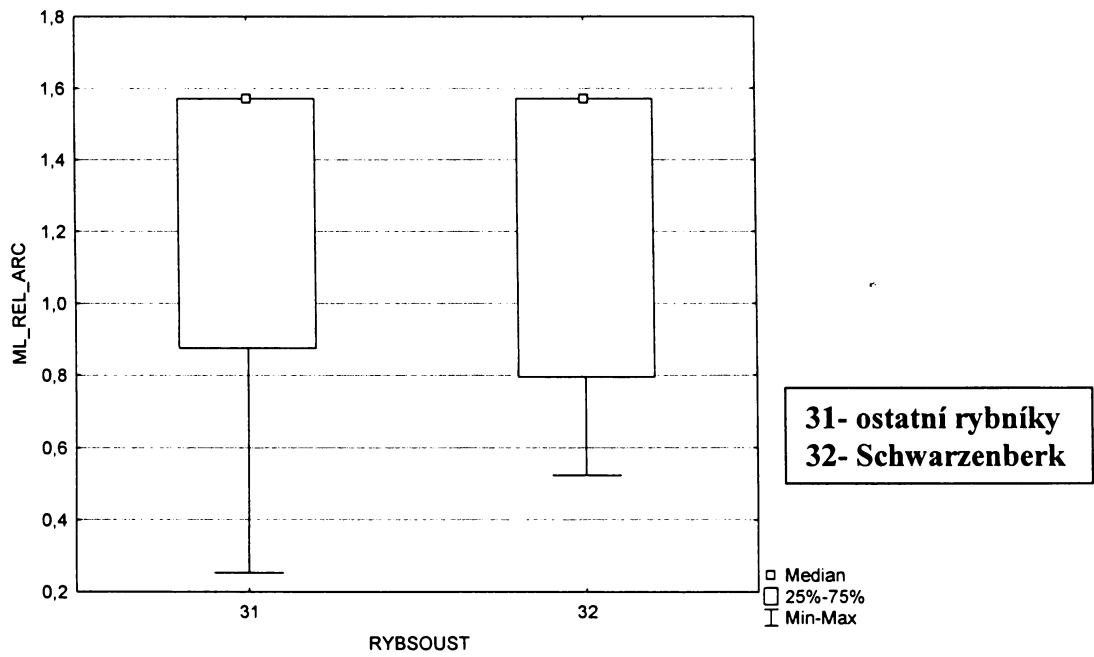
posun načasování snášení na Schwarzenberku do pozdějších fází sezóny je z grafu (viz obr. 22.) zřejmý.



Obr. 22. Relativní datum počátku snášení (osa y) na lokalitě Schwarzenberk a ostatních rybnících.

Úspěšnost hnízd na Schwarzenberku dosahovala 67,9% (36/53) a byla signifikantně vyšší ($\chi^2 = 17,74$; $p < 0,0001$) než úspěšnost hnízd na ostatních lokalitách, kde byl podíl úspěšných hnízd pouze 30,8% (25/81).

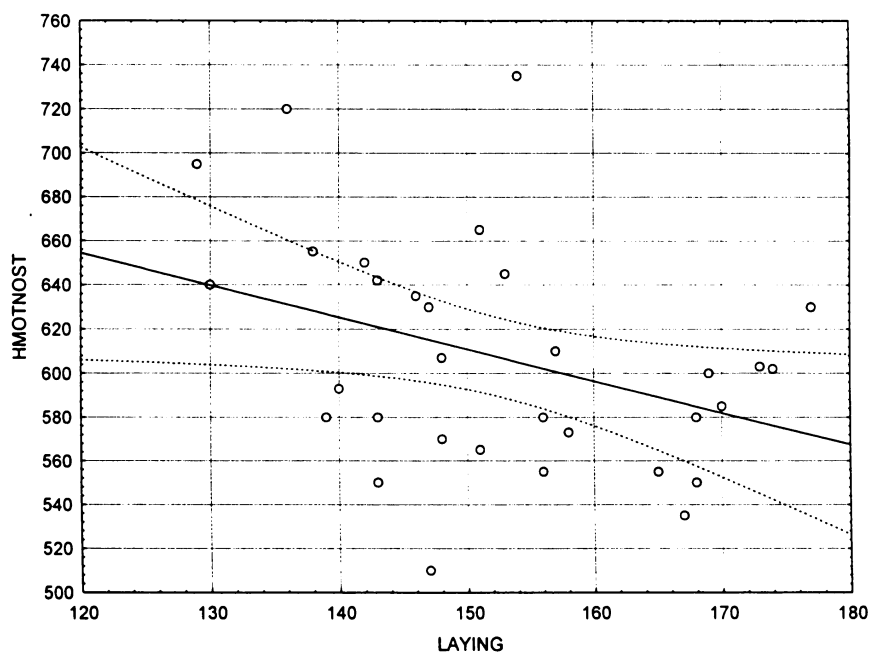
Bylo také testováno, jestli se hnízda na rybníku Schwarzenberk liší od ostatních lokalit v podílu vylíhlých mlád'at ve snůšce (data byla arcsin. transformována). Byl použit neparametrický test (Mann – Whitney U Test), neboť data neměla normální rozdělení. Hnízda se ale v relativním počtu vylíhlých mlád'at signifikantně nelišila ($U = 417$; $Z = -0,046$; $p = 0,963$).



Obr. 23. Podíl vyhlých mláďat ve snůšce (arcsin. trans. osa y) na lokalitě Schwarzenberk a ostatních rybnících.

8.6 Kondice samice a načasování hnízdění

Jako indikátor kondice samice byla brána její hmotnost při odchytu v pozdní fázi inkubace. Hmotnosti samic měly normální rozdělení (Shapiro – Wilks. $W = 0,964$; $p = 0,361$), a proto byl použit parametrický test (Pearson Correlation). Kondice samice prokazatelně klesala s datem počátku snášení ($r = -0,365$; $p < 0,05$), samice těžší v době odchytu začínaly hnízdit dříve než samice lehčí.



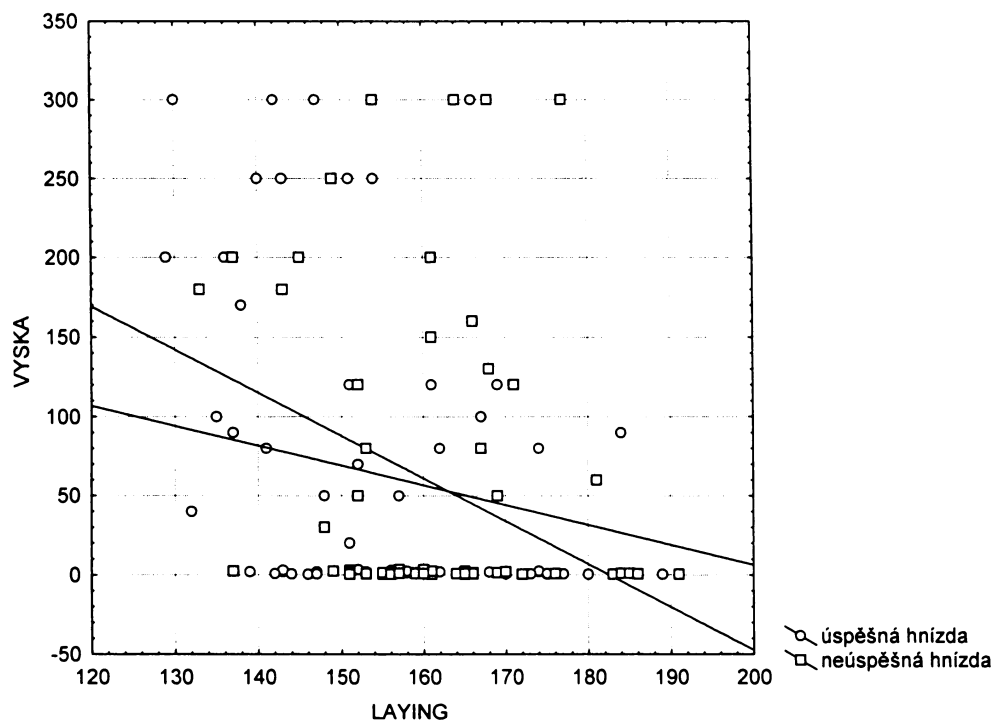
Obr. 24. Hmotnost samic při odchytu (g; osa y) a datum počátku snášení (osa x) (152 = 1. červen).

8.7 Vliv habitatu na načasování hnízdění

Vliv habitatu (vegetačních charakteristik v okolí hnízda) na načasování hnízdění byl analyzován pomocí Generalized Linear Models (GLM). Do modelu byly jako vysvětlující zahrnuty proměnné: viditelnost hnízda v % (kontinuální proměnná), hustota porostu (kategorie 1 –3) (kategorická proměnná), pokryvnost vegetace v okolí hnízda v % (kontinuální proměnná), max. výška porostu v bezprostředním okolí hnízda v centimetrech (kontinuální proměnná), podíl živé vegetace v okolí hnízda v % (kontinuální proměnná) a binární interakce mezi nimi. Celkový model prokázal pouze signifikantní vliv proměnné výška porostu a interakce proměnných hustota porostu a podíl živé vegetace v % (viz tab. 9.)

Tab. 9. Plný model jednotlivých proměnných a jejich interakcí (signifikantní výsledek je zvýrazněn).

Proměnná	df	F	p
viditelnost	1	1,015	0,315
hustota	1	2,299	0,132
pokryvnost	1	3,472	0,065
výška	1	6,913	0,009
živé procent	1	0,155	0,694
viditelnost*hustota	1	2,589	0,11
viditelnost*pokryvnost	1	3,453	0,065
hustota*pokryvnost	1	1,231	0,269
viditelnost*výška	1	3,272	0,073
hustota*výška	1	2,568	0,112
pokryvnost*výška	1	0,39	0,533
viditelnost*živé procent	1	0,825	0,365
hustota*živé procent	1	5,927	0,016
pokryvnost*živé procent	1	0,427	0,514
výška*živé procent	1	2,298	0,132



Obr. 25. Výška porostu v okolí hnízda (osa y; cm) a datum počátku snášení (osa x) (152 = 1. červen).

Hnízda založená dříve v sezóně byla umístěná ve vyšší vegetaci než hnízda pozdější (viz obr. 25). Podíl živé vegetace a hustota v okolí hnízda se zvyšovaly s datem počátku snášení.

8.8 Vliv načasování hnízdění na úspěšnost přežívání mlád'at

Statisticky průkazné rozdíly v načasování hnízdění mezi úspěšnými a neúspěšnými samicemi byly zjištěny u snůšek ($n = 129$) a mlád'at ve věku 1-3 týdny. U mlád'at starších (4-8 týdnů) nebyl vliv načasování hnízdění na přežívání signifikantní. U samic vodících menší mlád'ata byl rozdíl v načasování snášení velmi výrazný, dosahoval téměř 20 dní.

Tab. 10. Srovnání načasování hnízdění „neúspěšných“ (snůška bez vylíhlého vejce, samice nevodící mlád'ata) a „úspěšných“ (snůška s alespoň 1 vylíhlým vejcem, samice vodící alespoň jedno vylíhlé mládě) samic v různých fázích hnízdění (152 = 1. červen).

fáze hnízdění	datum snesení 1. vejce		ANOVA	
	průměr ± SE (n)		F	p
	neúspěšné	úspěšné		
snůška	160.5 ± 1.5 (68)	155.2 ± 1.7 (61)	4,045	p < 0.05
mlád'ata (1-3 týdnů)	161.0 ± 3.2 (12)	146.2 ± 2.6 (18)	12.275	p < 0.01
#				
mlád'ata (4-8 týdnů)	147.5 ± 3.1 (8)	145.3 ± 2.8 (10)	0.270	n.s.
##				

... zahrnuty jsou pouze odchycené a označené samice, které vylíhly snůšku

... zahrnuty jsou pouze odchycené a označené samice, které byly pozorovány s mlád'aty ve stáří 1-3 týdny

9. Diskuze

9.1 Úspěšnost hnízdění

Sledovaný druh, polák chocholačka (*Aythya fuligula*), v ČR pravidelně hnízdí od 20. až 30. let 20. století (Hudec 1994). Patří tedy mezi poměrně nové pravidelně hnízdící druhy naší fauny. V 50. letech 20. století došlo k prudkému nárůstu jeho početnosti v celé ČR a i přes patrný pokles početnosti v 80. letech je polák chocholačka stále jedním z nejhojněji hnízdících druhů kachen u nás.

Polák chocholačka také v podmínkách ČR vykazuje zajímavý posun v načasování hnízdění oproti zemím původu (Pobaltské státy, severovýchodní Evropa) a je nejpozději hnízdící kachnou u nás (vlastní výsledky). Načasování hnízdění patří mezi důležité faktory ovlivňující reprodukční úspěch jedince, dříve hnízdící jedinci mají větší snůšky a více přežívajících mlád'at (viz např. Lack 1968, Kear 2005). Tato práce byla proto věnována načasování hnízdění u poláka chocholačky a jeho případného vlivu na reprodukční úspěšnost druhu.

V průběhu tří sledovaných sezón (2007, 2008, 2009) bylo celkem nalezeno 134 hnízd, z toho úspěšných (s alespoň jedním vylíhlým mládětem) bylo 46 % hnízd a neúspěšných (predovaných nebo opuštěných) 51%. U 5 nalezených hnízd nemohl být s jistotou určen osud. Hlavní příčinou neúspěchu hnízd byla predace snůšky. Vliv na tento fakt by mohlo mít právě načasování hnízdění zkoumaného druhu. Polák chocholačka začíná hnízdit nejpozději ze všech druhů kachen hnízdících na sledované lokalitě a v pozdějších fázích sezóny může docházet ke zvětšení populace predátorů a tím i k přirozenému nárůstu míry predace (Owen & Black 1990, Kear 2005). Důvod opuštění hnízd nebyl znám. Svou roli mohla sehrát opět predace, neboť samice, jejichž hnízdo se nacházelo v blízkosti predovaného jiného hnízda, svou snůšku často opustily. V roce 2009, kdy byly stavy vodní hladiny v rybnících velmi vysoké, bylo zaznamenáno opuštění hnízda z důvodu zaplavení.

Hnízda byla také mezidruhově i vnitrodruhově parazitována. Nejčastěji byla v hnízdech poláka chocholačky nalezena vejce poláka velkého *Aythya ferina*, která se lišila zbarvením i velikostí. Mezi další hnízdní parazity patřila kachna divoká *Anas platyrhynchos* a kopřivka obecná *Anas strepera*. Míra vnitrodruhového parazitismu nemohla být určena přesně. Vejce bylo označené jako parazitické, pokud se lišilo od ostatních v stupni nasezelosti, nebo bylo nalezeno v hnízdě

po začátku inkubace snůšky, případně pokud přibylo v rychlejším intervalu snášení než je jedno vejce denně. Použitá metoda však nemusí být vždy přesná a zachytit všechna parazitická vejce stejného druhu. Parazitace hnízda mohla také být jednou z příčin opuštění snůšky. Opuštění hnízd je častější u parazitovaných než u neparazitovaných snůšek (Dugger & Blums 2001).

9.2 Načasování hnízdění

Načasování hnízdění se mezi jednotlivými lety signifikantně lišilo. V roce 2007 začínali ptáci hnízdit nejpozději a v roce 2009 nejdříve. Datum snesení prvního vejce do nejčasnějšího nalezeného hnízda připadlo v roce 2007 na 19. května a median dat počátku snášení byl 10. června. Zatímco v roce 2009 byla první snůška započata o deset dní dříve, 9. května, a median dat byl 2. června. Jedním z důvodů variability v načasování hnízdění mohly být klimatické podmínky a stav vodních ploch v daných letech. Mnoho studií prokázalo, že teploty a srážky ovlivňují načasování hnízdění u ptáků (Krapu 1983, Grand 1992, Crick & Sparks 1999, Weatherhead 2005, Dunn 2006). Kachny vázané svým hnízděním na vodu jsou ale nejvíce ovlivněny dostupností a kvalitou vodních ploch (Moulton & Weller 1984, Pietz *et al.* 2000). V roce 2007, kdy samice sledovaného druhu začaly hnízdit nejpozději, byly poměrně vysoké teploty před začátkem a během hnízdní doby a zároveň srážkový úhrn byl velmi nízký (průměrná teplota za květen, červen a červenec 18,1°C a průměrný srážkový úhrn za stejné období 77,46 mm; údaje ČHMÚ, www.chmu.cz). Většina rybníků a vodních ploch měla v tomto roce nízký stav vody, což mohlo ovlivnit potravní nabídku pro samice v dané lokalitě a tím i podmínky pro zahnízdění. Naopak v roce 2009, ve kterém samice začaly hnízdit nejdříve, bylo srážek nejvíce ze všech sledovaných let a teploty nebyly tak vysoké (průměrná teplota za květen a červen 15°C a srážkový úhrn za květen a červen 154,4 mm; údaje ČHMÚ, www.chmu.cz) a rybníky byly často na maximálním stavu hladiny. Samice v tomto roce nebyly limitovány dostupností vodních ploch vhodných pro krmení a zahnízdění. Zároveň nižší teploty zpomalily v roce 2009 proces eutrofizace vody a podmínky pro krmení samic byly v době snášení a inkubace vajec optimální.

Další příčinou variability v načasování hnízdění mohlo být různé věkové složení hnízdní populace ve sledovaných sezónách. Z výsledků studií vyplývá, že

starší a zkušenější samice hnízdí dříve než samice mladší a méně zkušené (Dow & Fredga 1984, Milonoff *et al.* 2002, González-Solís *et al.* 2004). U poláka chocholačky byla pozorována poměrně vysoká míra (přes 50 %) hnízdní fidelity (Musil *et al.* 2009). Starší samice navracejí se na známá hnízdiště mohou těžit ze znalosti dané lokality, což jim umožní dřívější zahrnutí. Samice také mohou v závislosti na své kondici a podmínkách dané sezóny hnízdění odložit na příští rok a zvýšit tak pravděpodobnost svého přežití.

9.3 Velikost snůšky a vajec

Průměrná velikost snůšky se pohybovala okolo 8 vajec (2007: $8,42 \pm 0,49$ SE, 2008: $9,47 \pm 0,57$ SE, 2009: $8,83 \pm 0,35$ SE), dosažené výsledky korespondují s dřívějšími údaji (viz Hudec 1994). Počet vajec ve snůšce klesal s datem počátku snášení a tento pokles byl signifikantní ve všech sezónách. Sezónní pokles ve velikosti snůšky byl zaznamenán u mnoha druhů ptáků (Klomp 1970, Johnsgard 1973, Toft *et al.* 1984, Coulson 1999, Sockman & Schwabl 2001, Krapu *et al.* 2004, Ely *et al.* 2007), ale proximální příčina tohoto fenoménu není stále přesně známa.

Jednou z příčin poklesu by mohla být změna v potravní nabídce během sezóny a s ní související potíže samic se získáváním živin (především lipidů) potřebných pro produkci vajec (Alisauskas & Ankney 1992, Krapu *et al.* 2004).

Vliv by mohly mít i sezónní změny v hladinách hormonů (Haftorn 1985) a sezónní vzestup v míře inkubace snůšky během snášení (Haftorn 1981). Po dosažení určité prahové hodnoty inkubace se inhibuje vývoj folikulů a ovulace a snižuje se tak produkce vajec (Haftorn 1985). Tento mechanismus by také mohl být příčinou poklesu ve velikosti snůšky během sezóny (Meijer *et al.* 1990).

Vliv na sezónní pokles ve velikosti snůšky může mít i věkové složení hnízdní populace, starší a zkušenější samice hnízdí dříve a mají také větší snůšky než samice mladší (Dow & Fredga 1984, Díaz *et al.* 2005).

Analyzován byl i vliv načasování hnízdění na průměrný objem vajec ve snůšce. U ptáků a jiných oviparních zvířat je velikost vejce pozitivně korelována s velikostí vylíhlého mláděte (Williams 1994) a mlád'ata z větších vajec obvykle přežívají lépe a mají i celkově vyšší fitness (Dawson & Clark 1996, Blomqvist *et al.* 1997, Anderson & Alisauskas 2001). Průměrný objem vajec ve snůšce neklesal s datem počátku snášení, vejce z pozdních snůšek nebyla signifikantně menší.

Obdobné výsledky vyšly i ve studii o kachnici kaštanové *Oxyura jamaicensis*, průměrná velikost vajec se nesnižovala s postupujícím datem zahájení snášení ani u tohoto druhu (Pelayo & Clark 2003).

Z výsledků vyplynulo, že počet vajec ve snůšce klesá s postupující sezónou, ale průměrný objem vajec se nemění. Samice by tak mohly optimalizovat svůj sezónní reprodukční úspěch tím, že by s postupující sezónou a měnícími se podmínkami (potravní nabídkou) neinvestovaly do počtu, ale spíše do velikosti vajec a následně i mlád'at.

9.4 Načasování hnízdění a podíl vylíhlých mlád'at ve snůšce

Při porovnání relativního data počátku snášení a úspěšnosti hnízda (za úspěšné bylo považováno hnízdo s alespoň jedním vylíhlým mládětem) bylo zjištěno, že hnízda založená dříve v sezóně jsou úspěšnější než hnízda pozdější. Podíl vylíhlých mlád'at ve snůšce se ale s postupující sezónou zvyšoval. V pozdních úspěšných snůškách se tedy vylíhlo větší procento mlád'at z původní velikosti snůšky. Důvodem by mohlo být vyšší procento sterilních nebo nekvalitních vajec v časnějších snůškách (Havlín 1972).

Načasování hnízdění má vliv i na přežívání mlád'at v prvních týdnech života. Mlád'ata líhnoucí se dříve v sezóně rostou a přežívají lépe než mlád'ata líhnoucí se později (Perrins 1970, Daan *et al.* 1988, Sedinger & Flint 1991, Cooch *et al.* 1991). Analýza výsledků pozorování samic s mlád'aty prokázala, že mlád'ata z časných snůšek měla větší pravděpodobnost přežití do věku 1-3 týdny než mlád'ata z pozdních snůšek. Samice hnízdící v pozdějších fázích sezóny byly častěji pozorovány bez mlád'at. U starších mlád'at (4-8 týdnů) již efekt data počátku snášení nebyl prokázán.

Je možné, že u mladších mlád'at (1-3 týdny) má na přežívání vliv kondice samice. Mlád'ata vylíhlá dříve v sezóně více přežívala a dříve hnízdí samice v lepší kondici (Reynolds 1972, Scott & Birkhead 1983, Hepp *et al.* 2005, Devries *et al.* 2008). Ve studii hohola ledního *Bucephala clangula* také prokázali vliv kondice samice na přežívání mlád'at v prvních týdnech života (Paasivaara & Pöysä 2007). U starších mlád'at (ve věku 4-8 týdnů) již mohou na přežívání mít vliv jiné faktory (potrava, predční tlak). Predční tlak je v pozdějších fázích sezóny silnější (Owen & Black 1990, Kear 2005).

9.5 Načasování hnízdění v kolonii racků chechtavých

V kolonii racků chechtavých na rybníku Schwarzenberk hnízdí každoročně vysoké procento samic. Hnízda se nacházejí na ostřicových stoličkách 10 – 60 m od břehu a jsou tak poměrně dobře chráněná před terestrickými predátory. Společné hnízdění kachen s jinými druhy ptáků (hlavně racky) slouží jako prostředek pro zvýšení bezpečnosti hnízd před predací.

Načasování hnízdění může být důležitým faktorem ovlivňujícím evoluci hnízdní asociace mezi kachnami a racky. Bylo například zjištěno, že kajky mořské *Somateria mollissima*, které začaly snášet předtím, než se přidali racci, trpěly více predací než ty, které snášely ve stejnou dobu nebo poté, co začali snášet racci (Götmark 1989).

Relativní datum počátku hnízdění se na Schwarzenberku signifikantně nelišilo, ale posun v načasování hnízdění do pozdějších fází sezóny byl na tomto rybníce přesto patrný.

Podíl úspěšných hnízd byl na rybníku Schwarzenberk signifikantně vyšší než na ostatních lokalitách, bylo zde tedy menší procento predovaných a opuštěných hnízd, což by mohlo indikovat, že antipredační strategie společného hnízdění s racky je úspěšná. Pozitivní efekt společného hnízdění s racky na hnízdní úspěšnost byl prokázán i u jiných druhů poláků *Aythya marila* a *Aythya affinis* (Fournier & Hines 2001).

Podíl vylíhlých mláďat z původní velikosti snůšky se v hnízdech na Schwarzenberku nelišil od ostatních rybníků, zde neměla snížená míra predace vliv.

9.6 Vliv kondice samice na načasování hnízdění

Na načasování hnízdění má vliv i kondice samice, ptáci v lepší kondici mohou zahnízdit dříve (Reynolds 1972, Scott & Birkhead 1983, Devries *et al.* 2008). Analýza závislosti načasování hnízdění na hmotnosti samice prokázala, že dříve hnízdní samice byly signifikantně těžší než samice hnízdní později. Také u kachničky karolínské *Aix sponsa* těžší samice hnízdily dříve (Hepp *et al.* 2005).

Fakt, že samice v lepší kondici mohou zahnídit dříve, potvrdila i studie kachny divoké *Anas platyrhynchos* z Kanady (Devries *et al.* 2008).

Rozdíly v nutričních rezervách mezi samicemi během snášení a inkubace snůšky hrají důležitou roli i v jejich budoucím reprodukčním úspěchu. Ve studii zabývající se polákem velkým *Aythya ferina* a polákem chocholačkou *Aythya fuligula* v Lotyšsku dospělé samice z úspěšných hnízd vážily signifikantně víc než samice, které hnízdo opustily. U jednoletých samic neměla tělesná kondice vliv na hnízdní úspěšnost, zde se zřejmě uplatnil vliv věku a zkušeností samic. Neví se ale, zda mladé samice využívají nutriční rezervy jinak než samice starší (Blums *et al.* 1997). Pozitivní korelace mezi tělesnou kondicí a hnízdním úspěchem byla prokázána také u kachny divoké *Anas platyrhynchos*, lžičáka pestrého *Anas clypeata* a u poláka dlouhozobého *Aythya valisineria* (Gloutney & Clark 1991, Arnold *et al.* 1995).

U ptáků, jako je polák chochlačka, hnízdících v oblastech severní polokoule, kde teplota s postupující sezónou stoupá, ale mohou samice v horší kondici odložit hnízdění. Využijí tak vyšších teplot později v sezóně, které jim mohou usnadnit inkubaci snůšky a zredukovat jejich energetické výdaje. Samice tak zároveň zvyšuje pravděpodobnost svého přežití do další sezóny.

9.7 Vliv habitatu na načasování hnízdění

Vliv na načasování hnízdění a hnízdní úspěch u samic má i fakt, zda je k dispozici dostatek míst vhodných pro zahnízdění. Nedostatek hnízdních možností hnízdění zpozdí (Havlín 1966). Preferované jsou takové habitaty, kde je nižší pravděpodobnost nalezení hnízda predátorem. Signifikantní vliv habitatu na hnízdní úspěch potvrdilo několik studií (Mermoz & Reboreda 1998, Mack & Clark 2006).

Hnízda poláka chochlačky jsou většinou umístěna v husté vegetaci (zblochanu, rákosu, orobinci, kopřivách) nedaleko vodní hladiny. Časté bývá také hnízdění v ostřicových porostech, bezprostředně obklopených vodou. Hnízda dál od vody a s menším vegetačním krytem jsou méně častá (Havlín 1966_(b)).

Analýza vegetačních charakteristik v okolí hnízda ukázala, že dříve a později založená hnízda se liší výškou porostu v okolí hnízda a vliv měla i interakce hustoty porostu a podílu živé vegetace. Dříve založená hnízda se nacházela ve vyšším

porostu, což by se mohlo zdát paradoxní, neboť s postupující sezónou vegetace roste. Vysvětlením ale může být to, že dříve hnízdící samice obsadí nejvhodnější habitaty a později hnízdící samice jsou vytlačeny do méně vhodných míst pro hnízdění. Hnízda ve vyšším a hustším porostu mohou být obtížněji naležitelná a tak více chráněná před objevením ze strany ptačího predátora.

Závěr

Výzkum načasování hnízdění a jeho vlivu na reprodukční úspěšnost u poláka chocholačky probíhal během tří let (2007, 2008, 2009) v CHKO Třeboňsko a přilehlých lokalitách. Dosažené výsledky jsou následující:

Dosažené výsledky jsou následující:

1. U sledovaného druhu byla prokázána mezisezónní variabilita v načasování hnízdění, rok měl signifikantní vliv na datum počátku snášení samic. V roce s nejnižším průměrným srážkovým úhrnem hnízdily samice nejpozději, naopak nejdříve začínaly hnízdit v roce s nejvyšším průměrným srážkovým úhrnem.

2. S datem počátku snášení klesala velikost snůšky i celková hnízdni úspěšnost. Hnízda založená dříve v sezóně byla úspěšnější. Mláďata z dřívějších snůšek měla větší pravděpodobnost přežití do věku 1-3 týdny, u starších mláďat již datum počátku snášení nemělo signifikantní vliv, roli zde zřejmě hrály jiné faktory.

3. S postupující sezónou ale klesal podíl vylíhlých vajec ve snůšce.

4. Hnízda nalezená v racčí kolonii na rybníku Schwarzenberk byla úspěšnější, míra predace zde byla nižší než na ostatních lokalitách. Hnízdění v racčích koloniích je účinná antipredační strategie.

5. Kondice samice měla vliv na datum počátku snášení, dříve začínaly hnízdit samice v lepší kondici.

6. Časnější hnízda byla umístěna ve vyšší vegetaci, což mohlo také sloužit jako antipredační strategie. Dříve hnízdící samice mají výhodu ve výběru vhodného habitatu k hnízdění, později v sezóně mohou již být optimální habitaty obsazeny. Hustota a podíl živé vegetace byly ale vyšší u pozdějších hnízd.

Seznam literatury

- Afton A.D. & Sayler R.D. 1982: Social courtship and pairbonding of common goldeneyes (*Bucephala clangula*) wintering in Minnesota. *Can. Field-Nat.* 96: 295-300 ex Nakamura & Atsumi 2000.
- Aldrich T.W. & Raveling D.G. 1983: Effects of experience and body weight on incubation behaviour of Canada geese. *Auk* 100: 670-679.
- Alisauskas R.T., Eberhardt R.T., Ankney C.D. 1990: Nutrient reserves of breeding ring-necked ducks. *Can. J. Zool.* 68: 2524-2530 ex Feldheim 1997.
- Alisauskas R.T. & Ankney C.D. 1992: The cost of egg laying and its relation to nutrient reserves in waterfowl. In *Ecology and management of breeding waterfowl* (Batt B.D.J., Afton A.D., Anderson M.G., Ankney C.D., Johnson D.H., Kadlec J.A., Krapu G.L. eds.). University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Alison R.M. 1975: Breeding biology of the old squaw (*Clangula hyemalis*). *Ornithol. Monogr.* 18. ex Robertson *et al.* 1998.
- Amat J.A. 2005: Should females of migratory dabbling ducks switch mates between wintering and breeding sites? *J. Ethol.* 24: 297-300.
- Anderson V.R. & Alisauskas R.T. 2002: Composition and growth of king eider ducklings in relation to egg size. *Auk* 119: 62-70.
- Ankney C.D. & MacInnes C. 1978: Nutrient reserves and reproductive performance of female lesser snow geese. *Auk* 95: 459-471 ex Toft *et al.* 1984.
- Arnold T.W., Anderson M.G., Emery R.B., Sorenson M.D., De Sobrino C.N. 1995: The effects of late-incubation body mass on reproductive success and survival of canvasbacks and redheads. *Condor* 93: 1032-1038 ex Blums *et al.* 1997.
- Batt B.D.J. & Prince H.H. 1979: Laying date, clutch size and egg weight of captive mallards. *Condor* 81: 35-41.
- Bezzel E. 1959: *Anz. orn. Ges. Bayern* 5. In *The birds of Western Palearctic*, vol. 1 (Cramp S. & Simmons K.E.L. eds.). Oxford University Press, Oxford 1977: 269-355.
- Bezzel E. 1962: Beobachtungen über Legebeginn und Legezeit bei Entenpopulationen. *Anz. Orn. Ges. Bayern* 6: 218-233.
- Black J.M., Choudhury S. & Owen M. 1996: Do barnacle geese benefit from life-long monogamy? In *Partnerships in birds: The study of monogamy* (Black J.M. ed.). Oxford: 91-117 ex Woog 2002.
- Blohm R.J., Reynolds R.E., Bladen J.P., Nichols J.D., Hines J.E., Pollock K.H., Eberhardt R.T. 1987: Mallard mortality rates on key breeding and wintering areas. Transactions of the North America Wildlife and Natural Reservation conference 52: 246-257 ex Dufour & Clark 2002.
- Blomquist D., Johansson O.C., Götmark F. 1997: Parental quality and egg size affect chick survival in a precocial bird, the lapwing (*Vanellus vanellus*). *Oecologia* 110: 18-24.
- Blums P., Mednis A., Clark R.G. 1997: Effect of incubation body mass on reproductive success and survival of two European diving ducks: a test of the nutrient limitation hypothesis. *Condor* 99: 916-925.
- Blums P. & Clark R.G. 2004: Correlates of lifetime reproductive success in three species of European ducks. *Oecologia* 140: 61-67.
- Boag P.T. 1987: Effect of nestling diet protein on growth and adult size of zebra finches (*Poephila guttata*). *Auk* 104: 155-166 ex Lepage *et al.* 1998.

- Boag P.T., Noordwijk A.J. van 1987: Quantitative genetics. In *Avian genetics: a population and ecological approach* (Cooke F., Buckley P.A. eds.) Academic Press, London : 45-78 ex Lepage *et al.* 1998.
- Boon L.A. & Ankney C.D. 1999: Body size, nest initiation date, and egg production in ruddy ducks. *Auk* 116: 228-231.
- Braithwaite L.W. 1976a: Breeding seasons of waterfowl in Australia. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 16: 235-247 ex Sorenson 1992.
- Braithwaite L.W. 1976b: Environment and timing of reproduction and flightlessness in two species of Australian ducks. *Proc. Int. Ornithol. Congr.* 16: 486-501 ex Sorenson 1992.
- Brinkhof M.W.G., Cavé A.J., Hage F.J., Verhulst S. 1993: Timing of reproduction and fledging success in the coot (*Fulica atra*): evidence for a causal relationship. *Journal. Anim. Ecol.* 62: 577-587.
- Brodsky L.M. & Weatherhead P.J. 1985: Time and energy constraints on courtship in wintering american-black duck. *Condor* 87: 33-36 ex Robertson *et al.* 1998.
- Bryant D.M. 1975: *Ibis* 117:180-216 ex Dunn 2006.
- Butler R.W. 1993: *Auk* 110: 693-701 ex Dunn 2006.
- Calder W.A. III. 1974: Consequences of body size for avian energetics. In *Avian energetics* (Paynter R.A., ed.) Nuttall Ornithol. Club 15, Cambridge, MA. ex Robertson *et al.* 1998.
- Cepák J. & Musil P. 2000: Početnost hnízdních populací vodních a mokřadních druhů ptáků v IBA Třeboňsko v období 1994-1999. In Málková P. & Jandová J. (eds.) 2000: Významná ptačí území na konci tisíciletí. *Sborník příspěvků ze seminářů IBA, Mikulov 1999*. ČSO Praha: 34-45.
- Cooch E.G., Lank D.B., Dzubin A., Rockwell R.F., Cooke F. 1991: Body size variation in lesser snow geese: environmental plasticity in gosling growth rates. *Ecology* 72: 503-512 ex Lepage *et al.* 1998.
- Coulson J.C. 1999: Variation in clutch size of the common eider: a study based on 41 breeding seasons on Coquet Island, Northumberland, England. *Waterbirds* 22: 225-238.
- Cowardin L.M., Gilmer D.S., Shaiffer C.W. 1985: Mallard recruitment in the agricultural environment of North Dakota. *Wildlife Monographs* 92: 1-37 ex Dufour & Clark 2002.
- Cramp S. & Simmons K.E.L. 1977: *The birds of Western Palearctic*, vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- Cresswell W. & McCleery R. 2003: *J. Anim. Ecol.* 72: 356-366 ex Dunn 2006.
- Crick H.Q.P. & Sparks T.H. 1999: Climate change related to egg-laying trends. *Nature* 399: 423-424.
- Crome F.H.J. 1986: Australian waterfowl do not necessarily breed on a rising water level. *Aust. Wildl. Res.* 13: 461-480 ex Sorenson 1992.
- Curio E. 1983: Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400-403 ex González-Solís *et al.* 2004.
- Černý W. 1943: O rozšíření a hnízdění kachny chocholaté (*Nyroca fuligula*) v Čechách a na Moravě. *Věda přírodní* 22: 10-22, 42-45 ex Hudec 1994.
- Daan S, Dijkstra C., Drent R.H., Meijer T. 1988: Food supply and the annual timing of avian reproduction. In *Acta XIX Congressus Internationalis Ornithologici* (Ouellet H. ed.) University of Ottawa Press, Ottawa : 392-407 ex Lepage *et al.* 1998.
- Dane C.W. 1966: Some aspects of the breeding biology of the blue-winged teal. *Auk* 83: 389-402 ex Toft *et al.* 1984.
- Dawson R.D. & Clark R.G. 1996: Effects of variation in egg size and hatching date on survival of lesser scaup (*Aythya affinis*) ducklings. *Ibis* 138: 693-699.

- 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.
- Delany S. & Scott D. 2006: *Wetlands International*. Waterbird population estimates, 4th edition. Wageningen, Netherlands.
- Devries J.H., Brook R.W., Howerter D.W. & Anderson M.G. 2008: Effects of spring body condition and age on reproduction in mallards (*Anas platyrhynchos*). *Auk* 125: 618-628.
- Díaz S.C., Virgós E. & Villafuerte R. 2005: Reproductive performance changes with age and experience in red-legged partridge (*Alectoris rufa*). *Ibis* 147: 316-323.
- Donham R.S. 1979: Annual cycle of plasma luteinizing hormone and sex hormones in male and female mallards (*Anas platyrhynchos*). *Biology of Reproduction* 21: 1273-1285 ex Krapu 2000.
- Dow H. & Fredga S. 1984: Factors affecting reproductive output of the goldeneyes duck (*Bucephala clangula*). *Journal. Anim. Ecol.* 53: 679-692.
- Drever M.C., Wins-Purdy A., Nudds T.D. & Clark R.G. 2004: Decline of duck nest success revisited: Relationships with predators and wetlands in dynamic prairie environments. *Auk* 121: 497-508.
- Dufour K. & Clark R.G. 2002: Differential survival of yearlings and adult female mallards and its relation to breeding habitat conditions. *Condor* 104: 297-308.
- Dugger B.D. & Blums P. 2001: Effect of conspecific brood parasitism on host fitness of tufted duck and common pochard. *Auk* 118: 717-726.
- Dunn P.O. 2006: Breeding dates and reproductive performance. In *Birds and climate change* (Møller A., Fiedler W., Berthold P. eds.) Academic Press 2006: 69-85.
- Dunn P.O. & Winkler D.W. 1999: *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 2487-2490 ex Dunn 2006.
- Durham R.S. & Afton A.D. 2006: Breeding biology of mottled ducks on agricultural lands in southwestern Louisiana. *Southeastern Naturalist* 5: 311-316.
- Dzus E. H. & Clark R.G. 1998: Brood survival and recruitment of mallards in relation to wetland density and hatching date. *Auk* 115: 311-318.
- Eeva T., Veistola S. & Lehikoinen E. 2000: *Can. J. Zool.* 78: 67-78 ex Dunn 2006.
- Ely C.R., Bollinger K.S., Densmore R.V., Rothe T.C., Petrula M.J., Takekawa J.Y., Orthmeyer D.L. 2007: Reproductive strategies of northern geese: why wait? *Auk* 124: 594-605.
- Erikstad K.E., Bustnes J.O., Moum T. 1993: Clutch size determination in precocial birds: a study of common eider. *Auk* 110: 623-628.
- Erskine A.J. 1972: Buffleheads. *Can. Wildl. Monogr. Ser. No. 4*. in Robertson *et al.* 1998.
- Esler D. & Grand J.B. 1994: The role of nutrient reserves for clutch formation by northern pintails in Alaska. *Condor* 96: 422-432 ex Nakamura & Atsumi 2000.
- Farner D.S. & Follett B.K. 1979: Reproductive periodicity in birds. In *Hormones and Evolution* vol. 2 (Barrington E.J.W. ed.) New York, Academic Press: 829-872 ex Díaz *et al.* 2005.
- Feldheim C.L. 1997: The length of incubation in relation to nest initiation date and clutch size in dabbling ducks. *Condor* 99: 997-1001.
- Flint P.L. & Grand J.B. 1996: Nesting success of northern pintails on the coastal Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Condor* 98: 54-60.
- Fondell T.F., Miller D.A., Grand J.B., Anthony R.M. 2008: Survival of dusky canada goose goslings in relation to weather and annual nest success. *Journal of wildlife management* 72: 1614-1621.
- Forslund P. & Pärt T. 1995: Age and reproduction in birds-hypothesis and test. *Trends. Ecol. Evol.* 10: 374-378 ex González-Solís *et al.* 2004.

- Fournier M.A. & Hines J.E. 2001: Breeding ecology of sympatric greater and lesser scaup (*Aythya marila* and *Aythya affinis*) in the subarctic northwest territories. *Arctic* 54: 444-456.
- Fowler G.S. 1995: Stages of age-related reproductive success in birds: simultaneous effect of age, pairbond duration and reproductive experience. *Am. Zool.* 35: 318-328 ex Smith *et al.* 2000.
- Gauthier G. 1987: The adaptive significance of territorial behaviour in breeding buffleheads: a test of three hypothesis. *Anim. Behav.* 35: 348-360 ex Dawson & Clark 2000.
- Gilissen N., Haanstral L., Delany S., Boere G., Hagemeyer W. 2002: Numbers and distribution of wintering waterbirds in the Western Palearctic and Southwest Asia in 1987, 1988 and 1999. Results from the International Waterbird Census. *Wetlands International*. Wageningen, Netherlands.
- Gloutney M.L. & Clark R.G. 1991: The significance of body mass to female dabbling ducks during late incubation. *Condor* 93: 811-816 ex Blums *et al.* 1997.
- González-Solís J., Becker P.H., Jover L., Ruiz X. 2004: Individual changes underlie age-specific pattern of laying date and egg-size in female common terns (*Sterna hirundo*). *J. Ornithol.* 145: 129-136.
- Götmark F. 1989: Costs and benefits to eiders nesting in gull colonies: a field experiment. *Ornis Scand.* 20: 283-288.
- Goudie R.I. & Ankney C.D. 1986: Body size, activity budgets and diets of sea ducks wintering in Newfoundland. *Ecology* 67: 1465-1482 ex Robertson *et al.* 1998.
- Grand J.B. 1992: Breeding chronology of mottled ducks in a Texas coastal marsh. *J. Field Ornithol.* 63: 195-202.
- Grand J.B. & Flint P.L. 1996: Survival of northern pintails ducklings on the Yukon-Kuskokwim Delta, Alaska. *Condor* 98: 48-53 ex Nakamura & Atsumi 2000.
- Guyn K.L. & Clark R.G. 1999: Factors affecting survival of northern pintail ducklings in Alberta. *Condor* 101: 369-377.
- Haftorn S. 1981: Incubation during the egg laying period in relation to clutch size and other aspects of reproduction in the great tit (*Parus major*). *Ornis Scandinavica* 12: 169-185 ex Sockman & Schwabl 2001.
- Haftorn S. 1985: Recent research on titmice in Norway. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 18: 137-155 ex Sockman & Schwabl 2001.
- Hahn T.P., Boswell T., Wingfield J.C. & Ball G.F. 1997: Temporal flexibility in avian reproduction. *Current Ornithology* 14: 39-80 ex Dunn 2006.
- Hannon S.J., Martin K., Schiek J.O. 1988: The timing of reproduction in two populations of willow ptarmigan in northern Canada. *Auk* 105: 330-338 ex Hipfner *et al.* 1999.
- Hartke K.M. & Hepp G.R. 2004: Habitat use and preferences of breeding female wood ducks. *Journal of Wildlife management* 68: 84-93.
- Havlin J. 1966^(a): Breeding season and clutch size in the European pochard (*Aythya ferina*), and in the tufted duck (*Aythya fuligula*) in Czechoslovakia. *Zoologické listy* 15: 175-190.
- Havlin J. 1966^(b): Nest sites of the European Pochard (*Aythya ferina*) and the tufted duck (*Aythya fuligula*) in Czechoslovakia. *Zoologické listy* 15: 333-344.
- Havlin J. 1972: Differences in the breeding success of the pochard (*Aythya ferina*) and the tufted duck (*Aythya fuligula*). *Zoologické listy* 21: 85-95.
- Heinroth O. 1911: Beiträge zur biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. *Vehr. V. Int. Ornith. Kong.*, Berlin: 589-702 ex Grand 1992.

- Heitmeyer M.E. 1995: Influences of age, body condition, and structural size on mate selection by dabbling ducks. *Can. J. Zool.* 73: 2251-2258 ex Nakamura & Atsumi 2000.
- Hepp G.R., Kennamer R.A., Harvey W.F. 1989: Recruitment and natal philopatry of wood ducks. *Ecology* 70: 897-903 ex Paasivaara & Pöysä 2007.
- Hepp G.R., Folk T.H., Manlove C.A. 2005: Nest temperature, incubation period and investment decisions of incubating wood duck (*Aix sponsa*). *Journal Av. Biology* 36: 523-530.
- Hilden O. 1964: Ecology of duck populations in the island group of Valasaaret, Gulf of Bothnia. *Ann. Zool. Fenn.* 1: 153-279 ex Väänänen 2000.
- Hipfner J.M., Gaston A.J., Martin D.L., Jones I.L. 1999: Seasonal declines in replacement egg-layings in a long-lived, Arctic seabird: costs of late breeding or variation in female quality? *Journal. An. Ecology* 68: 988-998.
- Hoekman S.T., Gabor T.S., Maher R., Murkin H.R., Armstrong L.M. 2004: Factors affecting survival of mallard ducklings in southern Ontario. *Condor* 106: 485-495.
- Hohn E.O. 1947: Sexual behaviour and seasonal changes in the gonads and adrenals of the mallard. *Proceedings of the Zoological Society of London* 117: 281-304 ex Krapu 2000.
- Hořák D., Klvaňa P., Musil P. 2004: Spolehlivost vodního testu při určování nasezelosti vajec poláka velkého (*Aythya ferina*) a kachny divoké (*Anas platyrhynchos*). *Zprávy ČSO* 59: 41-44.
- Hudec K. (ed.) 1994: Fauna ČR a SR. *Ptáci* 1. Academia Praha.
- Hudec K. & Černý W. (eds.) 1977: Fauna ČSSR. *Ptáci* 2. Academia Praha.
- Jones L.R. 1986: *Condor* 88: 91-93 ex Dunn 2006.
- Johnsgard P.A. 1965: *Handbook of waterfowl behaviour*. Cornell University Press, Ithaca ex Nakamura & Atsumi 2000.
- Johnsgard, P.A. 1973: Proximate and ultimate determinants of clutch size in Anatidae. *Wildfowl* 24: 144-149 ex Toft *et al.* 1984.
- Johnsgard P.A. 1978: *Ducks, geese, and swans of the world*. Univ. Nebraska Press, Lincoln ex Sorenson 1992.
- Johnson O.W. 1961: Reproductive cycle of the mallard duck. *Condor* 63: 351-364 ex Krapu 2000.
- Johnson O.W. 1966: Quantitative features of spermatogenesis in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Auk* 83: 233-239 ex Krapu 2000.
- Johnson N.F. 1971: Effect of levels of dietary protein on wood duck growth. *J. Wildl. Manage.* 35: 798-802 ex Lepage *et al.* 1998.
- Jorgensen E., Blix A.S. 1985: Effects of climate and nutrition on growth and survival of willow ptarmigan chicks. *Orni. Scand.* 16: 99-107 ex Lepage *et al.* 1998.
- Kear J. 2005: *Duck, geese and swans*, vol. 2 Oxford University Press, Oxford.
- Kilpi M., Öst M., Lindström K., Rita H. 2001: Female characteristics and parental care mode in the crèching system of eiders (*Somateria mollissima*). *Animal Behaviour* 62: 527-534.
- Klomp H. 1970: The determination of clutch-size in birds: a review. *Ardea* 58: 1-124.
- Konarzewski M., Kozłowski L., Ziolkowski M. 1989: Optimal allocation of energy to growth of the alimentary tract in birds. *Funct. Ecol.* 3: 589-596 ex Lepage *et al.* 1998.
- Konarzewski M., Lilja C., Kozłowski L., Lewonczuk B. 1990: On the optimal growth of the alimentary tract in avian postembryonic development. *J. Zool. Lond.* 222: 89-101 ex Lepage *et al.* 1998.
- Koons D.N. & Rotella J.J. 2003: Comparative nesting success of sympatric lesser scaup and ring-necked ducks. *J. Field. Ornithol.* 74: 222-229.

- Korschgen C.E. 1977: Breeding stress of female eiders in Maine. *Journal of Wildlife Management*. 41: 360-373 ex Toft *et al.* 1984.
- Krapu G.L., Klett A.T. & Jorde D.G. 1983: The effect of variable spring conditions on mallard reproduction. *Auk* 100: 689-698.
- Krapu G.L. 2000: Temporal flexibility of reproduction in temperate-breeding dabbling ducks. *Auk* 117: 640-650.
- Krapu G. L. & Reinecke K.J. 1992: Foraging ecology and nutrition. In *Ecology and management of breeding waterfowl*. (Batt B.D.J., Afton A.D., Ankney C.D., Johnson D.H., Kadlec J. A. & Krapu G. L. eds.). Univ. Minnesota Press, Minneapolis, MN: 1–29.
- Krapu G.L., Reynolds R.E., Sargeant G.A., Renner R.W. 2004: Patterns of variations in clutch sizes in a guild of temperate-nesting dabbling ducks. *Auk* 121: 695-706.
- Krapu G.L. 1981: The role of nutrient reserves in Mallard reproduction. *Auk* 98: 29-38 ex Feldheim 1997.
- Kurz A. 2003: Prostorové a časové aspekty hnízdní predace. *Diplomová práce*. Pff UK, Praha.
- Kux Z. & Hudec K. 1956: Průtahy kachen (Anatidae) na jihomoravských a slezských rybnících. *Čas. Mor. mus.* 41: 113-138 ex Hudec 1994.
- Lack D. 1968: *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London ex Dunn 2006.
- Lepage D., Gauthier G., Reed A. 1996: Breeding site fidelity in greater snow geese: a consequence of constraints on laying date? *Can. J. Zool.* 74: 1866-1875 ex Lepage *et al.* 1998.
- Lepage D., Gauthier G., Reed A., 1998: Seasonal variation in growth of greater snow gosling: the role of food supply. *Oecologia* 114: 226-235.
- Lindholm A., Gauthier G., Desrochers A. 1994: Effects of hatch date and food supply on gosling growth in arctic-nesting greater snow geese. *Condor* 96: 898-908 ex Lepage *et al.* 1998.
- Mack G.G. & Clark R.G. 2006: Home range characteristics, age, body size, and breeding performance of female mallards (*Anas platyrhynchos*). *Auk* 123: 467-474.
- Majevski P. 1980: Metoda oceny wieku zarodka kaczkryzovskoi (*Anas platyrhynchos*) przez zanurzanie jaj w wodzie. *Wiadomosci ekologiczne* 2: 153-158.
- Mann F.E. & Sedinger J.S. 1993: Nutrient-reserve dynamics and control of clutch size in northern pintails breeding in Alaska. *Auk* 110: 264-278 ex Nakamura & Atsumi 2000.
- McKinney F. 1992: Courtship, pair formation and signal systems. In *Ecology and management of breeding waterfowl*. (Batt B.D.J., Afton A.D., Ankney C.D., Johnson D.H., Kadlec J. A. & Krapu G. L. eds.). Univ. Minnesota Press, Minneapolis, MN: 214-250.
- Meijer T., Daan S. & Hall M. 1990: Family planning in the kestrel (*Falco tinnunculus*): the proximate control of covariation of laying date and clutch size. *Behaviour* 114: 117-136 ex Sockman & Schwabl 2001.
- Meijer T., Nienaber U., Langer U. & Trillmich F. 1999: *Condor* 101: 124-132 ex Dunn 2006.
- Meier A.H. & Russo A.C. 1985: Circadian organization of the avian annual cycle. *Curr. Ornithol.* 2: 303–343 ex Díaz *et al.* 2005.
- Mermoz M.E. & Reboreda J.C. 1998: Nesting success in brown and yellow marshbirds: effects of timing, nest site and brood parasitism. *Auk* 115: 871-878.
- Milne H. 1976: Body weights and carcass composition of the common eider. *Wildfowl* 27: 115-122.
- Milonoff M., Pöysä H. & Runko P. 1998: Factors affecting clutch size and duckling survival in the common goldeneye (*Bucephala clangula*). *Wildl. Biol.* 4: 73-80.

- Milonoff M., Pöysä H. & Runko P. 2002: Reproductive performance of common goldeneye (*Bucephala clangula*) females in relation to age and lifespan. *Ibis* 144: 585-592.
- Mlíkovský J. & Buřič K. 1983: *Die Reiherente. Die neue Brehm-Bücherei*. Heft 556. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.
- Monadjem A. & Bamford A.J. 2009: Influence of rainfall on timing and success of reproduction in Marabu Storks *Leptoptilos crumeniferus*. *Ibis* 151: 344-351.
- Moulton D.W. & Weller M.W. 1984: Biology and conservation of the laysan duck (*Anas laysanensis*). *Condor* 86: 105-117 ex Grand 1992.
- Murton R.K. & Kear J. 1976: The role of daylength in regulating the breeding seasons and distribution of wildfowl. In *Light as an ecological factor*, vol. 2, Bainbridge R., (ed.). Blackwell Scientific Publishers, Oxford: 337-360 ex Krapu 2000.
- Musil P., Cepák J., Hudec K., Zárybnický J. 2001: *The long-term trends in the breeding waterfowl populations in the Czech republic*. OMPO and Institute of Applied Ecology. PB tisk Příbram.
- Musil P. 2006: Effect of intensive fish production on waterbird breeding population: review of current knowledge. In Boere G.C., Galbraith C.A. & Stroud D.A. (eds.) *Waterbirds around the world*. TSO Scotland Ltd, Edinburgh, UK: 520-521.
- Musil P. & Musilová Z. 2006: Distribuce a početnost zimujících vodních ptáků na území České republiky v letech 2004-2006. *Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze, katedra zoologie*.
- Musil P., Musilová Z., Nachtigalová M., Brožová M. 2009: Breeding site fidelity of pochard and tufted duck and its relation to population dynamics of these species. Abstracts of 2nd Pan-European Duck Symposium, Arles, France: 41.
- Nakamura M. & Atsumi T. 2000: Adaptive significance of winter pair bond in male pintail (*Anas acuta*). *J. Ethol.* 18: 127-131.
- Newton I. 1998: *Population limitation in birds*. London, Academic Press.
- Nilsson L. 1974: The behaviour of wintering smew in southern Sweden. *Wildfowl* 25: 84-88.
- Nilsson J.A. 1994: Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early. *Journal. An. Ecol.* 63: 200-208.
- Oring L. & Saylor R.D. 1992: The mating system of waterfowl. In *Ecology and management of breeding waterfowl* (Batt B.D.J., Afton A.D., Ankney C.D., Johnson D.H., Kadlec J. A. & Krapu G. L.eds.). Univ. Minnesota Press, Minneapolis: 190-213.
- Owen M. 1982: Population dynamics of svalbard barnacle geese 1970-1980: the rate, pattern and causes of mortality as determined by individual marking. *Aquila* 89: 229-247.
- Owen M. 1980: *Wild Geese of the World. Their Life History and Ecology*. B. T. Batsford Ltd, London.
- Owen M. & Black J.M. 1990: *Waterfowl ecology*. Chapman and Hall, New York.
- Paasivaara A. & Pöysä H. 2007: Survival of common goldeneye (*Bucephala clangula*) ducklings in relation to weather, timing of breeding, brood size, and female condition. *J. Avian Biol.* 38: 144-152.
- Pelayo J.T. & Clark R.G. 2003: Consequences of egg size for offspring survival: a cross-fostering experiment in ruddy ducks (*Oxyura jamaicensis*). *Auk* 120: 384-393.
- Perrins C.M. 1970: *Ibis* 112: 242-253 ex Dunn 2006.
- Pietz P.J., Krapu G.L., Buhl D.A. & Brandt D.A. 2000: Effects of water conditions on clutch size, egg volume, and hatchling mass of mallards and gadwalls in the Prairie Pothole region. *Condor* 102: 936-940.

- Rees E.C., Lievesley P., Pettifor R.A. & Perrins C. 1996: Mate fidelity in swans: an intraspecific comparison. In *Partnerships in birds: The study of monogamy* (Black J.M. ed.). Oxford: 118-137 ex Woog 2002.
- Reynolds C.M. 1972: Mute swan weight in relation to breeding. *Wildfowl* 23: 111-118.
- Robertson G.J., Cooke F., Goudie R.I., Boyd W.S. 1998: The timing of pair formation in harlequin ducks. *Condor* 100: 551-555.
- Rodway M.S. 2007: Timing of pairing in waterfowl II: Testing the hypothesis with Harlequin ducks. *Waterbirds* 30: 506-520.
- Rohwer F.C. & Anderson F.G. 1988: Female biased philopatry, monogamy, and the timing of pair formation in migratory waterfowl. *Current Ornithol.* 5 :187-221.
- Rohwer F.C. 1988: Inter- and intraspecific relationships between egg size and clutch size in Waterfowl. *Auk* 105: 161-176.
- Rohwer F.C. & Heusmann H.W. 1991: Effect of brood size and age on survival of female wood ducks. *Condor* 93: 817-824.
- Saether B. 1990: Age-specific variation in reproductive performance of birds. In *Current ornithology* vol 7. (Power D.M. ed.) Plenum, New York: 251-283 ex González-Solís *et al.* 2004.
- Sanz J.J. 2002: *Global Change Biol.* 8: 409-422 ex Dunn 2006.
- Sanz J.J. 2003: *Ecography* 26: 45-50 ex Dunn 2006.
- Sargeant A.B. & Raveling D.G. 1992: Mortality during the breeding season. In *Ecology and management of breeding waterfowl* (Batt B.D.J., Afton A.D., Ankney C.D., Johnson D.H., Kadlec J. A. & Krapu G. L. eds.). Univ. Minnesota Press, Minneapolis: 396-422.
- Schoech S.J. & Hahn T.P. 2008: Latitude affects degree of advancement in laying by birds in response to food supplementation: a meta-analysis. *Oecologia* 157: 369-376.
- Scott D. K. & Birkhead M.E. 1983: Resources and reproductive performance in mute swans (*Cygnus olor*). *Journal of Zoology* 200: 539-547.
- Scott D.A. & Rose P.M. 1996: Atlas of *Anatidae* populations in Arica and Western Eurasia. *Wetlands International Publication* 41: 176-192.
- Sedinger J.S. & Raveling D.G. 1986: Timing of nesting by Canada geese in relation to the phenology and availability of their food plants. *J. Anim. Ecol.* 55: 1083-1102 ex Lepage *et al.* 1998.
- Sedinger J.S. & Flint P.L. 1991: Growth rate is negatively correlated with hatch date in black brant. *Ecology* 72: 496-502 ex Lepage *et al.* 1998.
- Siegfried W.R. 1974: Brood care, pair bonds, and plumage in southern African Anatini. *Wildfowl* 25: 33-40 ex Sorenson 1992.
- Smith C.M., Cook F., Robertson G.J., Goudie R.I., Boyd W.S. 2000: Long term pair bonds in harlequin ducks. *Condor* 102: 201-205.
- Snow D.W. & Perrins C.M. 1998: *The birds of Western Palearctic*, vol. 1 Oxford University Press, New York.
- Sockman K.W. & Schwabl H. 2001: Covariation of clutch size, laying date, and incubation tendency in the American kestrel. *Condor* 103: 570-578.
- Sorenson L.G. 1992: Variable mating system of sedentary tropical duck: the white-cheeked pintail (*Anas bahamensis bahamensis*). *Auk* 109: 277-292.
- Sowls L.K. 1955: *Prairie ducks*. Univ. Nebraska Press, Lincoln, Nebraska, 193pp. in Grand 1992.
- Stevenson I.R. & Bryant D.M. 2000: Climate change and constraints on breeding. *Nature* 406: 366-367.

- Swanson G. A., Krapu G.L., Serie J. R. 1979: Foods of laying female dabbling ducks on the breeding grounds. In *Waterfowl and Wetlands: An Integrated Review* (Bookhout T. A. ed.). North Central Section of the Wildlife Society, Madison, Wisconsin: 47–57 ex Krapu *et al.* 2004.
- Thomas D.W., Blondel J., Perret P., Lambrechts M.M., Speakman J.R. 2001: Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. *Science* 291: 2598-2600.
- Toft C.A., Trauger D.L., Murdy H.W. 1984: Seasonal decline in brood sizes of sympatric waterfowl (*Anas* and *Aythya*, Anatidae) and a proposed evolutionary explanation. *Journal. An. Ecol.* 53: 75-92.
- Toft C.A., Trauger, D.L. & Murdy, H. W. 1982: Tests for species interactions: breeding phenology and habitat use in subarctic ducks. *American Naturalist* 120: 586-613 ex Toft *et al.* 1984.
- Tremblay J.P., Gauthier G., Lepage D. & Desrochers A. 1997: Factors affecting nesting success in greater snow geese: effects of habitat and associations with snowy owls. *Wilson. Bull* 109: 449-461.
- Valencia J., De la Cruz C., Carranza J. 2002: Timing of breeding in the azure-winged magpie in Spain. *Etologia* 10: 17-22.
- Väänänen V.M. 2000: Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test. *Journal Av. Biol.* 31: 31-35.
- Visser M.E., Adriaensen F., van Balen J.H., Blondel J., Dhondt A.A., van Dongen S., du Feu C., Ivankina E.V., Kerimov A.B., de Laet J., Matthysen E., McCleery R., Orell M. & Thomson D.L. 2003: *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 367-372 ex Dunn 2006.
- Verboven N. & Verhulst S. 1996: Seasonal variation in the incidence of double broods: the date hypothesis fits better than the quality hypothesis. *Journal. Anim. Ecol.* 65: 264-273.
- von Haartman L., Hilden O., Linkola P., Suomalainen P. & Tenovuo R. 1963: Birds of northern Europe in colour 1. Otava, Helsinki. (in Finnish) ex Väänänen 2000.
- von Haartman, L. 1971: Population dynamics. *Avian Biology* 1 (Farner D.S. & King J.R. ed.) Academic Press, New York: 392-459 ex Toft *et al.* 1984
- Walsberg G.E. 1983: *Avian Biology* 7. Academic Press, New York: 161-220 ex Dunn 2006.
- Weatherhead P.J. 2005: Effects of climate variation on timing of nesting, reproductive success, and offspring sex ratios of red-winged blackbirds. *Oecologia* 144: 168-175.
- Weller M.W. 1957: An automatic nest-trap for waterfowl. *J. Wildl. Manage.* 21: 456-458.
- Weller M.W. 1965: Chronology of pair formation in some nearctic *Aythya* (Anatidae). *Auk* 82: 227-235 ex Robertson *et al.* 1998.
- Whitehead P.J. & Saalfeld K. 2000: Nesting phenology of magpie geese (*Anseranas semipalmata*) in monsoonal northern Australia: responses to antecedent rainfall. *J. Zool. Lond.* 251: 495-508.
- Wikelski M., Hau M. & Wingfield J.C. 2000: *Ecology* 81: 2458-2472 ex Dunn 2006.
- Williams T.D 1994: Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biol. Rev.* 68: 35-59.
- Williams M. & McKinney F. 1996: Long-term monogamy in a river specialist-the blue duck. In *Partnerships in birds: The study of monogamy* (Black J.M. ed.). Oxford: 73-90 ex Woog 2002.
- Wilson S. & Arcese P. 2003: El Niño drives timing of breeding but not population growth in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *PNAS* 100:11139-11142.
- Wingfield J.C., Hahn T.P., Levin R.N., Honey P. 1992: Environmental predictability and control of gonadal cycles in birds. *J. Exp. Zoology* 261: 214-231.

- Wishart R.A. 1983: Pairing chronology and mate selection in the american wigeon (*Anas americana*). *Can. J. Zool.* 61: 1733-1743 ex Robertson *et al.* 1998.
- Woog F. 2002: Reproductive success and pairing in hawaiian geese (*Branta sandvicensis*) in relation to age and body size. *J. Ornithol.* 143: 43-50.
- Yerkes T. 2000: Influence of female age and body mass on brood and duckling survival, number of surviving ducklings, and brood movements in redheads. *Condor* 102: 926-929.
- Zajac T. 1995: *Acta Ornithol.* 30: 145-151 ex Dunn 2006.