

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



Změny tělesné hmotnosti u ptáků v průběhu hnízdění

Bakalářská práce

Šárka Drekslerová

Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a použila pouze uvedené zdroje a literaturu.

Šárka Drekslerová

Poděkování

Tato práce vznikla za finanční podpory Grantové agentury AV, grant č. KJB 601110803.

Dále bych chtěla poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce RNDr. Davidu Hořákovi, Ph.D. za cenné rady, připomínky a metodické vedení mé práce.

Abstrakt

Tělesná hmotnost je jedním z kritérií určující tělesnou zdatnost jedince, vypovídá o jeho schopnosti vypořádávat se s okolními podmínkami. K udržení kondice jedinec potřebuje přísun energie. Ve své práci se zabývám životními strategiemi ptáků z hlediska vyrovnávání se se zvýšenými energetickými nároky, které jsou na ně kladeny během hnízdění a změnami tělesné hmotnosti, které s jednotlivými strategiemi přímo souvisí. Jedinec má možnost doplňovat energii přímo z potravy (tzv. income breeder – druh spoléhající se na při hnízdění na dostupnost potravy; strategie income breeding) nebo si s předstihem vytvořit tukové zásoby a energii čerpat z nich (tzv. income breeder – druh spoléhající při hnízdění na vnitřní rezervy; strategie capital breeding). Podle typu prostředí, ve kterém jedinec hnízdí, se potom odvíjí, jakou strategii zvolí a jakým způsobem se mu bude v důsledku zvolené strategie tělesná hmotnost měnit. Income breeding se uplatňuje zpravidla u menších druhů v dobře predikovatelných podmínkách s vysokou hustotou potravy a vyznačuje se kolísavými změnami tělesné hmotnosti. Hnízdění s endogenním vyživováním se naopak uplatňuje v těžko predikovatelných podmínkách nebo chladných oblastech s nízkou potravní hustotou a vyznačuje se lineárním poklesem tělesné hmotnosti. Tělesná hmotnost má velký vliv na úspěšnost hnízdění. Samice se podle své tělesné kondice rozhodne, zda zahnízdí či nikoliv. Zahnízdí-li samice se špatnou tělesnou kondicí, hrozí vyšší riziko, že samice hnízdo opustí a hnízdění skončí neúspěšně. Dalšími důležitými faktory jsou např. počasí, věk inkubující samice či velikost snůšky. Ztráty tělesné hmotnosti, které se objevují u všech hnízdících jedinců, mohou být následkem fyziologického stresu v době reprodukce (tzv. hypotéza stresu) nebo mít adaptivní význam jako snížení energetických nákladů na let v době obstarávání potravy pro mláďata (tzv. hypotéza plošného zatížení křídel).

Klíčová slova:

tělesná hmotnost, capital breeding, income breeding, hnízdění, inkubace, hypotéza stresu, hypotéza plošného zatížení křídel

Abstract

Body mass is one of the criteria estimating individual's body condition and predicated an ability to cope with environmental conditions. To maintain the body condition the individual needs energy supply. In my essay I am concerned with life-history strategies of birds through the adjustment with increased energy demands during incubation period and with changes in body mass relating with these strategies. The individual can cover energy requirements directly from food („income breeder“) or make an energy storage in advance and draw the energy later during breeding („capital breeder“). According to the type of breeding environment, access of strategy evolves and how changes its body mass in consequence of the elected strategy. Income breeding occur in small birds in good predictable environment with high food abundance and it is characterized by varying body mass changes. In contrast, capital breeding occur in hardly predictable environments or in cold areas with low food abundance and it is characterized by linear mass loss. Body mass has a great influence on breeding success. Female make a decision to breed or not based on her body condition. Breeding with female bad body condition increases a risk of abandoning the nest and nest failure. Another important factors are e.g. the weather, age of breeding female or brood size. Mass loss, occurring in all incubating individuals, can be a result of physiological stress during the reproduction („stress hypothesis“) or it can mean an adaptive decrease of energetic demands of foraging flight during the rearing young („wing-loading hypothesis“).

Key words:

body mass, capital breeding, income breeding, breeding, incubation, stress hypothesis, wing-loading hypothesis

Obsah

1	Úvod - Význam tělesné hmotnosti v evoluci životních strategií	7
2	Tělesná hmotnost jednice.....	7
3	Změny tělesné hmotnosti během roku a během dne.....	8
4	Změny tělesné hmotnosti v průběhu hnízdění.....	11
	4.1 Korelace mezi tělesnou hmotností a reprodukční úspěšností.....	13
	4.2 Inkubační rytmus v závislosti na tělesné hmotnosti.....	14
5	Příčiny změn tělesné hmotnosti.....	15
	5.1 Hypotéza stresu (Stress hypothesis).....	15
	5.2 Hypotéza plošného zatížení křídel (Wing-loading hypothesis).....	16
	5.3 Hypotéza úspory energie (Power saving hypothesis).....	17
	5.4 Hypotéza omezeného přísunu potravy (Nutrient limitation hypothesis).....	18
6	Změny tělesné hmotnosti spojené se způsobem čerpání energie během hnízdění.....	19
	6.1. Capital breeding.....	19
	6.2. Income breeding.....	22
	6.3. Rozdíly v interpretaci capital a income breedingu.....	22
7	Závěr.....	24
8	Použitá literatura.....	25

1 Úvod – Význam tělesné hmotnosti v evoluci životních strategií

Primární potřeba všech živých organismů je rozmnožovat se a šířit dál své geny (Stearns 1976). Možnost se rozmnožit má pouze jedinec s dobrou tělesnou kondicí, který je především schopen sehnat si dostatek potravy a uniknout predátorům či se riziku predace vyhnout.

Aby byl organismus v přírodním výběru úspěšný, musí mít úspěšnou životní strategii.

Ve své práci se budu věnovat životním strategiím ptačích druhů.

Volba optimální životní strategie se odvíjí od několika faktorů, které na sebe vzájemně působí a z jejichž interakce se potom vyvine fenotyp daného organismu, dokonale přizpůsobeného svým ekologickým podmínkám. Počet hnízdních pokusů, velikost snůšky a následný počet potomků jsou hlavní charakteristiky reprodukční strategie. Jejich evoluce zásadním způsobem ovlivňuje evoluci životních strategií (Stearns 1976)

Všem těmto faktorům a dalším ekologickým podmínkám prostředí (jako např. měnící se přírodní podmínky, kolísání teploty, zima v arktických oblastech či naopak vysoké teploty v tropech, predáčnÍ tlak a mnoho jiného) potom musí odpovídat tělesné proporce a hmotnost jedince. Vede-li vývoj jedince např. k tomu, aby se živil jinými organismy, musí být jednoznačně lépe fyzicky vybaven než jeho kořist.

Tělesná hmotnost vypovídá o zdatnosti jedince a o schopnosti energeticky se vypořádat se svými fyziologickými potřebami. Samice si vybírají nejsilnější a největší samce, neboť jejich geny mají největší pravděpodobnost, že se budou dále šířit. Zplozením potomka se zdatným samcem potom umožňuje i genům samice se dále šířit

Mít větší tělesné proporce a být více konkurenceschopný pak vede k možnosti žít delší život. S tělesnou hmotností ptáků střední délka života pozitivně koreluje (Lindstedt a Calder 1976).

2 Tělesná hmotnost jedince

Každý organismus potřebuje k životu čerpat energii z nějakého zdroje. U všech živočichů to je energie z přijaté potravy. Tu mohou ukládat v podobě tukových zásob a s odstupem času ji využít. Množství nahromaděných tukových zásob se pak odráží v tělesné hmotnosti jedince. Tělesná hmotnost tak vypovídá o tělesné kondici jedince a o jeho schopnosti vypořádat se s energeticky náročnými situacemi. Pro většinu živočichů je stresovou a energeticky velice náročnou záležitostí proces rozmnožování (Nagy et al. 2007), zvýšené množství energie dodané do reprodukce se pak může odrazit ve změnách tělesné hmotnosti.

Tělesná kondice je důležitý faktor, podle kterého se samice ptáka rozhodne v dané sezóně zahnízdit či nezahnízdit (Drent a Daan 1980). Pokus o vyvedení potomků by pro samici se špatnou tělesnou kondicí i její potomky mohl být velice nebezpečný, končící i smrtí.

Tělesná hmotnost jedince může být ovlivněna okolními vlivy, jako je počasí, teplota či sezonní změny v hustotě potravy, tyto změny mají největší vliv na malé druhy, neboť jejich tělesná hmotnost jim nedovolí velké endogenní zásoby energie a musí více spoléhat na přísun energie z potravy (Yerkes 1998). Sezona se špatným počasím může negativně ovlivnit potravní nabídku (Moreno 1989). Spoléhá-li inkubující samice na vnější přísun energie, může tak být během takové sezóny negativně ovlivněna její hmotnost a je vyšší pravděpodobnost, že samice hnízdo opustí (Merila a Wiggins 1997). Stejný efekt bude mít i nižší okolní teplota (Moreno 1989). Při nižší teplotě navíc jedince spotřebuje více energie, na její doplnění tak potřebuje větší množství potravy (Nice 1938).

Vyšší tělesná hmotnost je i energeticky výhodná, menší jedinec má relativně větší povrch v poměru ke své velikosti než jedinec větší a má tak i relativně větší ztráty tepla (Nice 1938). Na udržení stálé tělesné teploty tak spotřebuje relativně více energie a vyžaduje tedy i více potravy (Nice 1938).

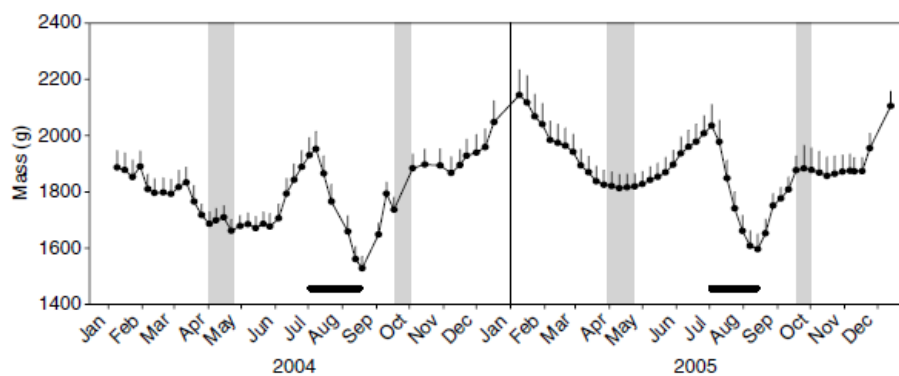
U většiny ptačích druhů nalezneme hmotnostní rozdíl mezi pohlavími. Samec obvykle vykazuje vyšší hmotnost než samice (např. strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*), strnavec zimní (*Junco hyemalis*), vlvovci (*Molothrus*), drozdec hnědý (*Toxostoma rufum*), hrdlička karolínská (*Zenaida macroura*), sýkora černohlavá (*Poecile atricapillus*), špačkovití (*Sturnidae*)), případně jsou jejich hmotnosti stejné (např. strnádka vrabcovitá (*Spizella passerina*), strnádka růzovozobá (*Spizella pusilla*), vrabec domácí (*Passer domesticus*), strakapoud osikový (*Picoides pubescens*), sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*), brhlík běloprsý (*Sitta carolinensis*)), jen u některých má samice vyšší hmotnost než samec (např. drozdec černohlavý (*Dumettela carolinensis*), střízlík zahradní (*Troglodytes aedon*), červenka obecná (*Erithacus rubecula*), typické příklady najdeme u dravců (*Accipitriformes*) (Ralls 1976)) (Nice 1938, Baldwin a Keneigh 1938). Rozdíly nejspíš pocházejí z rozdílných ekologických nároků na samce a samice.

Existuje pozitivní korelace mezi okolní teplotou a hmotností jedince, tělesná hmotnost vzroste s poklesem okolní teploty a obráceně (tato korelace je velká u dospělých strnadců vrabcovitých, ale malá u nedospělých strnadců zpěvných) (Baldwin a Keneigh 1938). S vyšší teplotou se zvyšují ztráty vody, což se projeví v poklesu tělesné hmotnosti (Baldwin a Keneigh 1938).

3 Změny tělesné hmotnosti během roku a během dne

Množství tukových zásob a s ním i tělesná hmotnost jedince se mění během dne i během roku (Meijer et al. 1994). Ptáci mírného pásu se potýkají s měnícími se podmínkami prostředí, které mají vliv na energetické požadavky jednotlivých životních etap jedince jako je rozmnožování, přepeřování, migrace, přezimování. Při velmi příznivých okolních podmínkách mohou být sezonní fluktuace tělesné hmotnosti zmírněny (Nice 1938). Nejdůležitějšími faktory ovlivňujícími změny tělesné hmotnosti je fotoperioda a teplota (Blem 1990). Nezávisle na teplotě, večerní tělesná hmotnost jedince méně pozitivně koreluje s délkou světelné části dne (Meijer et al. 1994).

Fluktuace tělesné hmotnosti během roku je u samce i samice obdobná, s výjimkou období namlouvání a na konci hnízdní sezony (Meijer et al. 1994). Obecně roste váha postupem roku až doprostřed zimy a klesá opět na jaře (Meijer et al. 1994). Během zimy vzroste mnoha druhům signifikantně jejich tělesná hmotnost (např. špaček obecný (*Sturnus vulgaris*), drozd kvíčala (*Turdus pilaris*), vrabec domácí, hýl mexický (*Carpodacus mexicanus*), strnavec liščí (*Passerella iliaca*), pěnkava jikavec (*Fringilla montifringilla*) strnad obecný (*Emberiza citrinella*)), druhy spící v dutinách (např. sýkora karolínská (*Poecile carolinensis*), sýkora rezavoboká (*Parus bicolor*), sýkora babka evropská (*Parus p. palustris*)) tak výrazný přírůstek hmotnosti nevykazují, díky lepší tepelné izolaci během noci, kterou jim dutina zajišťuje, nepotřebují nejspíš příliš velké vrstvy tuku, které by je chránily před zimou jako u jiných druhů (Nice 1938). Hmotnostní propad v období pozdního jara a léta má příčinu ve zvýšené spotřebě energie při aktivitách spojenými s rozmnožováním, jako je zpěv, dlouhá doba strávená inkubací vajec a péče o mláďata (Baldwin a Kendeigh 1938). (Obr 1.)



Obr 1. Změny tělesné hmotnosti bernešky bělolící (*Branta leucopsis*) v roce 2004 a 2005, černé vodorovné čáry znázorňují odhadovanou dobu přepeřování, šedé svislé pruhy migraci. Portugal et al. 2007

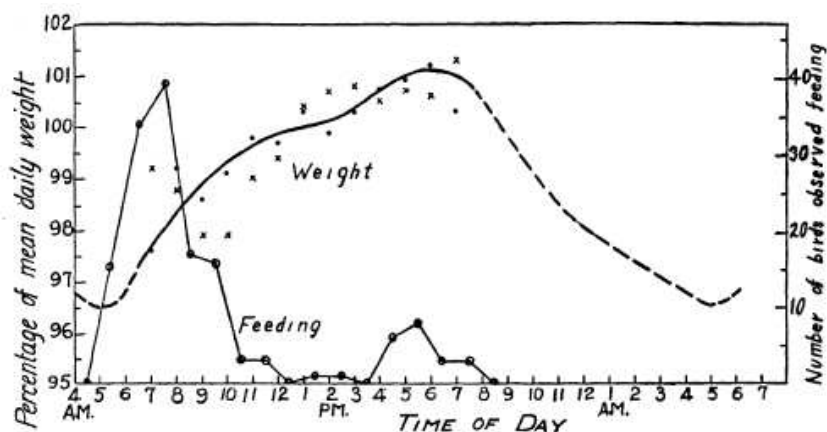
U některých ptáků byly pozorovány jiné hmotnostní změny, např. u brhlíka běloprsého byla změřena nejnižší hmotnost v zimě a v červenci, maximum dosáhl na jaře a na podzim (Baldwin a Kendeigh 1938). Toto pozorování bylo spíše náhodné než že by pro tento druh platilo jako obecné schéma, neboť jinak brhlík vykazuje obvyklý trend změny hmotnosti – nejvyšší hmotnost v zimě, nejnižší na jaře (Liknes a Swanson 1996).

Meijer et al. (1994) zkoumal změny tělesné hmotnosti během roku u špačka obecného. Nejvyšší hmotnost mají samci během zimy a na začátku námluv, pak zvolna klesá a nejnižší hmotnosti dosahují na konci hnízdní sezony a v první polovině přepeřování. Samice mají celou dobu nižší tělesnou hmotnost než samci s výjimkou pozdní fáze námluv a počátek kladení vajec, během této doby hmotnost samců stále klesá, naproti tomu hmotnost samic roste. Krátce před přepeřením pak hmotnost samic prudce klesne.

Další změny tělesné hmotnosti může způsobovat i stres při přepeřování a tvorbě nového peří a činnosti spojené s migrací (Baldwin a Kendeigh 1938). Během migrace hraje množství tukových zásob důležitou roli při rozhodování, zda migraci přerušit či v ní dál pokračovat (Biebach et al. 1986).

Meijer et al. (1994) dále zkoumali uměle vytvořené skupiny hnízdících a nehnízdících samic špačka obecného a zjistili, že změny hmotnosti obou skupin mají podobný průběh. Hmotnost samic se v období, kdy měly samice klást vejce, zvýšila bez ohledu na to, zda hnízdily či nehnízdily, a to nejspíš kvůli zvětšení vaječníku a vejcovodu. Tukové zásoby obou skupin se na počátku jara zvýšily na 12 g, následně klesly na 6 g u nehnízdících a na 3 g u hnízdících samic a na konci sezóny zdvojnásobily hnízdící samice své zásoby a dosáhly tak stejné míry jako samice nehnízdící. Z výše uvedených výsledků vyplývá, že kladení a inkubace vajec je pro samice nejspíš natolik energeticky vyčerpávající proces, po kterém jim zůstane menší množství energetických zásob, než kolik jejich tělo normálně potřebuje a část tukových a proteinových rezerv spotřebovaných během této doby pak musí být opět doplněna.

Ptáci mají poměrně rychlý metabolismus, jejich tělesná hmotnost se mění během dne jako okamžitá odpověď na jeho aktivitu při hledání potravy a množství potravy, které přijme (Baldwin a Kendeigh 1938). Jejich tělesná hmotnost od časného rána po celý den stoupá, mezi 11. hodinou dopolední a 3. hodinou odpolední se nejspíš kvůli nízké aktivitě zmírňuje, během odpoledne aktivita i hmotnost opět roste a v noci pak prudce klesne kvůli nepřijímání potravy. Nejnížší hmotnost vykazují dospělí jedinci okolo 6. hodiny ranní, nedospělí jedinci kolem 7. hodiny, nejvyšší hmotnost pak nejčastěji během pozdního odpoledne a večera (Baldwin a Kendeigh 1938). (Obr 2.)



Obr 2. Průměrná denní tělesná hmotnost v měsících červen, červenec a srpen několika ptačích druhů (strnádka vrabcovitá (*Spizella passerina*), strnavec zpěvný (*Melospiza melodia*), strnádka růžovozobá (*Spizella pusilla*), vrabec domácí (*Passer domesticus*), drozdec černohlavý (*Dumettela carolinensis*), vlhovci (*Molothrus*), střízlík zahradní (*Troglodytes aedon*) a hrdlička karolínská (*Zenaida macroura*)) a pozorovaný počet krmících jedinců. Baldwin a Kendeigh 1938

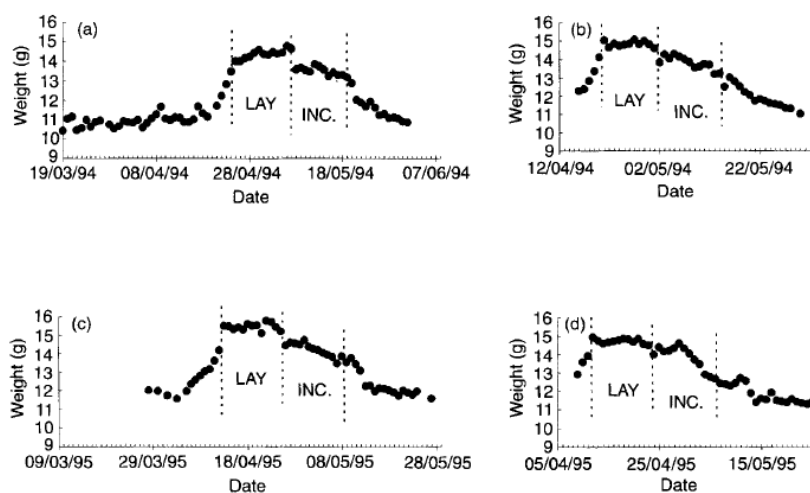
4 Změny tělesné hmotnosti v průběhu hnízdění

Jak jsem již zmínila, reprodukce je pro mnoho zvířat poměrně stresová a energeticky náročná záležitost. S poklesem tělesné hmotnosti u ptačích druhů pozorujeme velké úbytky v bílkovinách a tucích, tyto dvě složky jsou důležité pro tvorbu vajec a jsou i zdrojem energie během snášení vajec a inkubace (Parker a Holm 1990).

Během období rozmnožování vykonávají ptáci činnosti, při kterých jedinec spotřebuje zvýšené množství energie, tj. zpěv, obstarávání potravy pro mláďata, dlouhé periody sezení na vejcích během inkubační doby, k propadům ve váze může přispět i nervové vypětí během páření (Baldwin a Kendeigh 1938). V průběhu hnízdění obě pohlaví ztrácí hmotnost, přičemž samci, s výjimkou dnů, kdy samice kladla vejce, vykazovali vyšší hmotnost než samice (Ricklefs and Hussell 1984, pozorováno na špačku obecném).

Nejvyšší hmotnosti za celý rok vykazují samice na začátku kladení vajec (Meijer et al. 1994), těsně před snášením vajec vzroste hmotnost vaječníku s vejcovodem více než na osminásobek své původní váhy (Parker a Holm 1990) a následně tvoří reprodukční orgány s množstvím zralých folikulů a vajíčky ve vejcovodu asi 10 % hmotnosti samice (Ricklefs a Hussell 1984). V této době může docházet ale i k propadům tělesné váhy kvůli velkým energetickým výdajům na oogenezi a na růst gonád (Baldwin a Kendeigh 1938).

Samec může během této doby hmotnost naopak ztrácet v důsledku obrany teritoria. Během první fáze inkubace hmotnost samice prudce klesá, přičemž hlavní podíl na tomto poklesu u samic špačka obecného má spíše zmenšení reprodukčních orgánů (vaječník a vejcovod) než změny tukové či tělesné tkáně (Ricklefs a Hussell 1984). Během líhnutí mláďata nadále klesá pozvolně (Ricklefs a Hussell 1984). V době krmení mláďat pak ztrácí hmotnost oba rodiče (Nice 1938). (Obr 3.)



Obr 3. Změny tělesné hmotnosti v průběhu hnízdění u čtyř samic sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Woodburn and Perrins 1997

Množství ztracené hmotnosti závisí na počtu mlád'at v hnízdě, s počtem mlád'at roste úsilí rodičů vynaložené během péče o ně (Ricklefs a Hussel 1984).

Pro délku a úspěšný vývoj zárodku ve vejci je jedním z rozhodujících faktorů teplo. To vejším ve valné většině předává inkubující samice vlastním tělem (výjimkou jsou např. tabonovití (*Megapodiidae*), kteří inkubují svá vejce v hromadách tlejícího listí a hlíny). Při zahřívání vajec se samici zvýší její bazální metabolismus (Haftorn a Reinertsen 1985), zvýšené množství spotřebované energie se pak může projevit ve změnách tělesné hmotnosti. Aby byla inkubace efektivní, vajíčka musí být udržována v určitém teplotním rozsahu, přehřátí či naopak promrznutí by vedlo ke smrti zárodku, dlouhodobějším setrvání vajec v teplotách pod 35°C nebo nad 40,5°C zastaví další vývoj zárodku (White a Kinney 1974).

Okolní teplota určuje dobu, kterou musí samice strávit inkubací vajec - při nízké okolní teplotě musí samice vynaložit více energie na udržení teploty vajec, což se negativně projeví na její tělesné hmotnosti (Kellett a Alisauskas 2000). Teplejší klima přispívá k pomalejšímu spotřebovávání energie a tak i endogenních zásob inkubující samice (Kellett and Alisauskas 2000) a samice si může dovolit snížit dobu strávenou na hnízdě (Yerkes 1998).

Chladnější podnebí je spojeno s nižší potravní dostupností, druhy zde žijící tedy budou více spoléhat na předem vytvořené tukové zásoby (Kellett and Alisauskas 2000).

Kellett a Alisauskas (2000) pozorovali na kajce královské (*Somateria spectabilis*) hnízdící v arktických oblastech úbytek v průměru 30 % tělesné hmotnosti (482 g) během 23-denní inkubace. Největší ztráty vykazuje kajka mořská (*Somateria mollissima*; 540 g; Korschgen 1977) a husa sněžní (*Chen caerulescens*; 420 g; Ankney a MacInnes 1978).

Obecně se s chudou potravní nabídkou během hnízdění dokážou lépe vyrovnat jedinci s vyšší tělesnou hmotností (Merila a Wiggins 1997).

Další faktory ovlivňující energetickou nákladnost inkubace mohou být např. izolační vlastnosti hnízda, velikost snůšky (Moreno 1989) či okolní teplota (Afton 1980, Baldwin a Kendeigh 1938).

Vliv na tělesnou hmotnost má velikost snůšky (Moreno 1989). Větší snůška vyžaduje větší množství dodaného tepla, na inkubaci větší snůšky potřebuje samice větší energetické zásoby (Smith 1989, Moreno 1989). S každým dalším vejcem se energetická náročnost inkubace u sýkory modřinky zvýší o 6 – 7 % (Haftorn a Reinertsen 1985).

S větším počtem vajec ve snůšce roste i doba potřebná k inkubaci (Smith 1989). Samice kachničky karolínské (*Aix sponsa*) s vyšší hmotností mají tendenci hnízdit dříve na jaře, kvůli nízkým teplotám je jejich inkubace náročnější a rychleji ztrácí hmotnost. Samice s nedostatečnou tělesnou kondicí může odložit datum snůšky na pozdější dobu, kdy už je teplo a jejich inkubace nebude tak náročná nebo můžou naklást vejce do hnízda jiné samice, příp. obojí. Ačkoliv parazitované samice stráví inkubací delší čas, na konci sezóny všechny samice bez ohledu na velikost snůšky vykazují stejnou hmotnost (Hepp et al. 1990).

Schopnost udržet si optimální tělesnou hmotnost je i věkově závislá. Starší jedinci se s energetickým stresem vyrovnávají lépe a během inkubace ztrácí méně tělesné hmotnosti než samice mladé (Merila a Wiggins 1997).

U druhů, kde se o mláďata starají oba rodiče, bylo pozorováno, že samice ztrácejí hmotnost rychleji než samci. Rodiče s pěti potomky ztrácejí hmotnost rychleji než rodiče se třemi potomky, rychlost úbytku hmotnosti mezi rodiči pěti a sedmi potomků již není (Ricklefs a Husel 1984).

4.1 Korelace mezi tělesnou hmotností a reprodukční úspěšností

Tělesná hmotnost jedince vypovídá o jeho zdatnosti a schopnosti přežít a rozmnožovat se (Hepp et al. 1990). Pokud nemá jedinec při hnízdění dostatečné energetické zásoby nebo zajištěný zdroj potravy, hrozí větší riziko, že se mu nepovede hnízdění úspěšně dokončit. Pokud má samice nedostatečné energetické zásoby, může shánět potravu dodatečně v době inkubace nebo nezahnízdít vůbec. V tomto směru je na krátkověké druhy kladen větší tlak, nemohou si podobně jako dlouhověké druhy dovolit vynechat hnízdění sezonu. Od tělesné kondice samice se odvíjí rozhodnutí hnízdít či nehnízdít a má vliv na to, kdy samice začne snášet vejce a jak velká bude snůška (Drent a Daan 1980).

Pokud se samice rozhodne zahrnout, ale její fyzický stav jí nedovolí pokračovat v inkubaci, hnízdo často opustí (Drobney 1980). Samice, které opustí své hnízdo, vykazují signifikantně menší tělesnou hmotnost oproti samicím, které hnízdo neopustí (Merila a Wiggins 1997). Opuštěním hnízda předejde úplnému energetickému vyčerpání a zvýší šanci na úspěch budoucího hnízdění (Kellett a Alisauskas 2000).

Eichorn et al. (2010) srovnávali kolonie bernešky bělolící (*Branta leucopsis*) hnízdící tradičně v arktických oblastech u Barentsova moře s nově objevenými koloniemi (posledních 30 let) v mírném pásmu u Blatského a Severního moře, celkem tři studované kolonie. Jedinci hnízdící v mírném pásmu urazí při návratu z jihu kratší vzdálenost, jejich hnízdění doba se tak o něco prodlouží a oni mají víc času na doplnění tukových zásob. Samice hnízdící v Severním moři vykazovaly nejvyšší tělesnou hmotnost, dále pak samice v Baltském moři a průměrně nejnižší hmotnost měly samice v Barentsově moři. Průměrný denní úbytek hmotnosti samic v mírném pásmu byl stejný, u samic v arktické oblasti podstatně nižší (rozdíl $\leq 60\%$). Samice hnízdící v mírném pásmu měly průměrně o jedno vejce víc než samice v arktické zóně, což nasvědčuje tomu, že samice se rozhodne, kolik snese vajec, s ohledem na svou tělesnou hmotnost.

Experiment provedený na kachničkách karolínských ukázal, že samice, které na konci hnízdění sezony měly vyšší hmotnost, přežily ve vyšším počtu než samice lehčí. Avšak neprokázal se žádný vztah mezi hmotností na konci hnízdění a datem a velikostí snůšky v příští sezoně (Hepp et al. 1990).

Hnízdění úspěšnost poláka velkého je ovlivněna interakcí mezi tělesnou hmotností a věkem samice - dospělé samice ovlivněny tělesnou hmotností jsou (samice s vyšší tělesnou hmotností byly

úspěšnější než samice lehčí), u ročních samic neměla tělesná hmotnost na úspěšnost hnízda vliv (Blums et al. 1997).

Těsnější vztah mezi tělesnou hmotností a hnízdní úspěšností je u druhů kachen hnízdících v severních oblastech spoléhajících převážně na své endogenní zásoby energie po dobu inkubace (př. kajka mořská; Parker and Holm 1990) než u samic hnízdících v polohách jižních a spoléhající více na exogenní zdroje energie než na své endogenní zásoby (př. kachnička karolínská; Kennamer and Hepp 1987) (Blums et al. 1997).

4.2 Inkubační rytmus v závislosti na tělesné hmotnosti

Období inkubace je pro ptáky období, kdy jsou rodič(e) i jeho potomci velice zranitelní. Zkrácením období inkubace na co možná nejkratší čas se tak zredukuje i riziko neúspěchu hnízda (Arnold et al. 1995). S každým přerušením inkubace, např. odejde-li rodič shánět potravu či se věnuje údržbě vlastního těla, jsou vejce vystavena okolní, většinou nižší teplotě a chladnou (Hainsworth et al. 1998). Po návratu na hnízdo musí rodič zahřát vejce opět na teplotu, při které může pokračovat vývoj zárodku (Hainsworth et al. 1998), což je mezi 37 a 38°C (White a Kinney 1974). S častým opouštěním hnízda se tak inkubace prodlužuje a zvyšují se energetické nároky na úspěšné vyvedení mláďat (Hainsworth et al. 1998).

Na celkovou dobu strávenou na hnízdě má vliv velikost druhu (Yerkes 1998). Častěji opouštějí hnízdo menší druhy, nejsou pravděpodobně schopni nabrat dostatečně velké energetické zásoby na celou dobu inkubace a musí hnízdo kvůli potravě opouštět častěji než druhy větší (Skutch 1962). Větší druhy vodních ptáků spoléhají spíše na endogenní zásoby a tráví průměrně více času sezením na vejcích během inkubace oproti menším druhům, které spoléhají na své endogenní zásoby o něco méně a i během inkubace tráví určitý čas hledáním potravy, svůj inkubační rytmus upravují dle okolních podmínek (Yerkes 1998).

Frekvenci opouštění hnízda může ovlivnit několik faktorů. Jedním z nich je tělesná hmotnost jedince a množství energetických zásob. Má-li inkubující rodič dostatečné endogenní zásoby energie, není nucen často opouštět hnízdo kvůli potravě (Raveling 1979).

Samice lžičáka pestrého (*Anas clypeata*) během inkubace spoléhá převážně na energii ze svých endogenních zásob, přesto je nucena v období inkubace opouštět hnízdo a shánět další potravu, potravní dostupnost během inkubace má pro úspěšnost jejího hnízda tedy zásadní význam (Afton 1980).

Množství energie potřebné pro úspěšnou inkubaci ovlivňuje okolní teplota (Afton 1980). Sníží-li se okolní teplota, je udržení optimální teploty vajec pro inkubujícího rodiče energeticky náročnější (Tulp et al. 2002), což se může projevit v úbytku hmotnosti.

Afton a Paulus (1990) otestovali vztah mezi tělesnou hmotností a (1) dobou strávenou na hnízdě, (2) frekvencí opouštění hnízda a (3) průměrnou dobu opuštění hnízda a došli k závěru, že doba strávená na hnízdě s tělesnou hmotností pozitivně koreluje a to u všech druhů (?) a řadu velkých skupin vodních ptáků. Nejsilnější vztah je u labutí (*Cygnus*), hus (*Anser*) a *Anas* spp.. Signifikantní závislost frekvence opouštění hnízda na tělesné hmotnosti se neprokázala, ale u labutí a *Anas* spp. je patrná negativní závislost – s větší hmotností se zmenšuje frekvence opouštění hnízda, tento vztah je nejsilnější u *Anas* spp. a potápivých kachen (Afton a Paulus 1990).

5 Příčiny změn tělesné hmotnosti

Existuje několik hypotéz vysvětlujících pokles tělesné hmotnosti v průběhu hnízdění. Hlavní rozdíl mezi dvěma základními hypotézami – hypotézou stresu a hypotézou plošného zatížení křídel – je, zda jedinec ztrácí hmotnost nespecificky jako odpověď na stres nebo je tato ztráta adaptivního rázu.

5.1 Hypotéza stresu (Energetic stress hypothesis)

Hypotéza stresu říká, že inkubující samice ztrácí tělesnou hmotnost v důsledku zvýšených energetických výdajů během reprodukce – neboli působením tzv. reprodukčního (fyziologického) stresu. Vysvětluje úbytek tělesné hmotnosti hnízdící samice jako důsledek energetického deficitu během inkubace vajec a shánění potravy pro mláďata (Moreno 1989) a předpokládá, že experimentální samice opatřena dostatkem potravy si udrží svou tělesnou hmotnost či ztratí méně než samice kontrolní (Freed 1981).

Tato hypotéza je podpořena experimentem se sýkorami modřinkami, který ukázal, že samice s uměle zvětšenou snůškou ztratily během hnízdění více tělesné hmotnosti než samice kontrolní či se snůškou uměle zmenšenou, z důvodu větších energetických nároků kladených na inkubující samici (Merila a Wiggins 1997).

Nagy et al. (2007) provedli pokus, jehož výsledky podporují u lesňáčka modrohřbetého (*Dendroica caerulescens*) hypotézu stresu. Samice, které byly doplňkově krmeny, ztratily méně hmotnosti než samice kontrolní a míra úbytku hmotnosti se lišil v závislosti na době hnízdění – samice hnízdící dříve ztratily větší procento své tělesné váhy než samice hnízdící později. Protože samice může doplňkovou potravou zmírňovat následky stresu nebo jí nakrmit svá mláďata, měřili tělesnou hmotnost všech samic i mláďat – s doplňkovým krmením i kontrolní. Pokus byl prováděn v roce 2001, kdy byla potravní nabídka neobvykle nízká. S postupem sezony se podmínky ovšem zlepšovaly a hmotností rozdíl mezi samicemi se zmenšovaly. Mláďata samic s doplňkovým krmením neměla signifikantně vyšší hmotnost než mláďata kontrolních samic.

Některé případy velkého poklesu tělesné hmotnosti po skončení inkubační periody může vysvětlit úvaha, že úbytek hmotnosti může být částečně zapříčiněn menší hmotností potravy v trávicím traktu v období péče o mláďata (Freed 1981). Z vlastního pozorování Freed (1981) zjistil, že samice střízlíka zahradního sedí na vejcích v 10-50 minutových periodách. Přestávky trvají 10-40 minut, přičemž velkou část tohoto času využívá k vlastnímu krmení. Jakmile se mláďata vylíhnou, samice věnuje hodně času (10-50 minut) péči o mláďata. Čas strávený mimo hnízdo se zkracuje na dobu 1-10 minut a během těchto výprav za potravou pro mláďata samice sama nic nesežere. Pravděpodobnost odchyty samice s velkým množstvím nově požitých potravy je tak vyšší během doby inkubace než v období péče o mláďata (Freed 1981).

5.2 Hypotéza plošného zatížení křídel (Wing-loading hypothesis)

Hypotéza plošného zatížení křídel říká, že jedinec ztrácí svou hmotnost adaptivně za účelem dosáhnout optimálního poměru hmotnosti a plochy křídel, který maximalizuje jeho letové možnosti (Freed 1981).

Vysvětluje úbytek hmotnosti hnízdící samice jako adaptaci šetřící energii při letu, kterou potřebuje při hledání potravy pro mláďata (Freed 1981). Lehčí jedinec spotřebuje méně energie při krmení mláďat (Neto a Gosler 2010). Ideální poměr letací svaloviny a celkové tělesné hmotnosti, při kterém je spotřeba energie nejnižší je $\log(\text{hmotnost svaloviny})/\log(\text{celková tělesná hmotnost}) = 1.25$ (Neto a Gosler 2010)

Tato hypotéza předpokládá, že (1) jedinec ztratí hmotnost ještě před dobou, kdy se budou muset nejvíce pohybovat, tedy před výpravami za potravou pro mláďata, (2) obě pohlaví dosáhnou stejné hmotnosti za podmínky, že oba rodiče krmí mláďata stejnou měrou, (3) ptáci s vyšší hmotností ztratí budou mít větší hmotnostní úbytek a (4) doplňkové krmení nebude mít na tělesnou hmotnost samice žádný efekt (Freed 1981).

Neto a Gosler (2010) se snažili porovnat obě uvedené hypotézy a došli k závěru, že ztráta tělesné hmotnosti jedince nemusí odpovídat jen jedné hypotéze, nýbrž kombinací obou. Během období péče o mláďata ztratila hmotnost obě pohlaví cvrčilkou slavičkovou (*Locustella luscinioides*) a po skončení hnízdění hmotnost opět nabrala. Úbytek svalové hmoty během hnízdění dokazuje působení stresu. Ovšem úbytek celkové tělesné hmotnosti (a nejen svaloviny) během doby, kdy jsou rodiče nuceni vykazovat větší aktivitu při shánění potravy pro mláďata, nasvědčuje tomu, že má tato ztráta z části i adaptivní charakter. Během této doby ztratila víc hmotnosti samice, což odpovídá i vyšší aktivitě oproti samci. Samici po naklazení vajec atrofují rozmnožovací orgány, což se může chápat i jako adaptace – snížení celkové tělesné hmotnosti kvůli lepším letovým schopnostem (a tím i zmenšit risk predace) nebo i přesměrování a lepší využití energie, které je potřeba v dalších fázích reprodukčního cyklu. Změny tělesné hmotnosti tohoto druhu odpovídá obecnému schématu jako u jiných ptáků. Bylo

pozorováno, že tukové zásoby ptáci dokážou rychle spotřebovat, ale také i rychle zpětně doplnit (Gosler 1996), jejich tukové zásoby se během doby hnízdění, dá se říct, neměnily a patrný byl jen pokles v hmotnosti svaloviny a „lean mass“ (vnitřní orgány a kostra). Dále byl pozorován i postupný pokles hmotnosti s každou další snůškou během jedné hnízdní sezony.

Ztráta tělesné hmotnosti během hnízdění nemusí být jen následkem fyziologického stresu, jak ukazuje experiment s příkrmováním bělořita šedého (*Oenathe oenathe*) hnízdícím v jižním Švédsku (Moreno 1989). Byla objevena pozitivní korelace mezi velikostí snůšky a tělesnou hmotností samice, přičemž po ukončení inkubace samice s vyšší hmotností ztratily více hmotnosti než samice lehčí a všechny samice (příkrmované i nepříkrmované) vykazovali v prvním týdnu po vylíhnutí mláďat stejný stupeň hmotnosti. Samci si po celou dobu udržovali stejnou tělesnou hmotnost a příkrmování na ně nemělo žádný efekt. Pravděpodobným vysvětlením pro úbytek hmotnosti po vylíhnutí mláďat je šetření energie při shánění potravy (Moreno 1989).

Druhy, které při shánění potravy spoléhají hlavně na let, jako jsou např. dravci (*Accipitriformes*), sovy (*Strigiformes*), chaluhovití (*Stercorariidae*) či ptáci živící se létajícím hmyzem, mohou zvýšit pravděpodobnost přežití svých mláďat snížením své tělesné hmotnosti - hmotnost jedince sice nemá vliv na rychlost letu ani na množství potravy, kterou je rodič schopen obstarat, se ztrátou 20 % tělesné hmotnosti klesne maximální letová rychlost pouze o 5 %, ovšem lehčí jedinec spotřebuje relativně menší množství energie a tím i méně potravy, o to větším dílem nahromaděné potravy může nakrmit svá mláďata (Norberg 1981). Větší množství potravy se ihned neprojeví na zvýšeném počtu mláďat, nýbrž se zlepšuje tělesná zdatnost mláďat a tím se zvýší i rychlost jejich vývoje a pravděpodobnost jejich přežití (Norberg 1981). Naproti tomu sýkora modřinka, schopna hnízdit několikrát za sezonu, zvýšený příjem potravy nevyužije k dalšímu krmení dosavadních mláďat a nezvyšuje jejich hmotnost víc, než je potřeba, nýbrž se pokusí o nové zahnízdění (Nagy a Holmes 2005).

5.3 Power – saving hypotéza

Freed (1981) obhajuje názor, že změny hmotnosti u samic jsou adaptivního rázu. Říká, že teorie o změnách hmotnosti odrážející stres může existovat proto, že data obvykle vypovídají jen o celkovém úbytku a přehlížejí hmotnostní změny spojené s různou energetickou náročností jednotlivých etap hnízdění. V různých etapách hnízdění samice nemůže krmením strávit stejný čas. Pěvci jakožto ptáci krmiví obvykle shání potravu během období inkubace (Skutch 1962) a mohou tak doplňovat vlastní energetické zásoby před návratem do hnízda. Změny hmotnosti tedy nejsou ovlivněny dlouhodobě omezeným přístupem k potravě. Ve své práci Freed (1981) tvrdí, že „načasování“ úbytku hmotnosti u střízlíka se neslučuje se stresovou hypotézou, nýbrž je záležitostí adaptivní – úbytek hmotnosti může být důležitý pro snížení energetických nákladů pro let v době, kdy rodiče nejvíce krmí svá mláďata a podporuje tak hypotézu plošného zatížení křídel.

Této teorii se říká i „flight-adaptation“ či „mass-adjustment“ hypotéza.

5.4 Hypotéza limitace potravy (Nutrient limitation hypothesis)

Tato hypotéza předpokládá, že změny v množství energetických rezerv během doby snášení vajec a inkubace jsou důležitými faktory předpovídající budoucí reprodukční úspěšnost samice. Množství energetických zásob je zásadním činitelem rozhodujícím o reprodukční úspěšnosti samice, především u druhů vysoce spoléhající se na své endogenní rezervy (Blums et al. 1997).

Měření, které provedli Blums et al. (1997) tuto hypotézu podpořilo. Blums et al. (1997) zkoumali samice dvou druhů potápivých kachen – poláka velkého a poláka chocholačky. Úspěšnost hnízda obou druhů byla ovlivněna věkem samice, datem snůšky, velikostí snůšky a vztahem mezi věkem a hmotností samice. Dospělé samice poláka byly ovlivněny tělesnou hmotností a datem snůšky. V pozdní fázi inkubace dospělé samice obou druhů z úspěšných hnízd vykazovaly vyšší hmotnost než samice, které hnízdo opustily. U ročních samic obou druhů neměla tělesná hmotnost na úspěšnost hnízda vliv, zato datum a velikost snůšky ano. Samice z předovaných hnízd vážily méně než samice úspěšné, avšak více než samice, které opustily hnízdo (tento rozdíl ovšem nebyl signifikantní). Roční samice poláka chocholačky měly větší tendenci opouštět hnízda než samice dospělé, samice poláka velkého v tomto směru věkem ovlivněny nebyly. V opuštěných hnízdech ročních samic byl nalezen větší počet vajec než v hnízdech úspěšných samic. Bez ohledu na věk, úspěšné samice začaly s kladením vajec o tři dny dříve než samice z opuštěných hnízd. Opuštění hnízda může být iniciováno i vyrušením badatelem. Riziko, že se samice na opuštěné hnízdo nevrátí, je vyšší v pozdní fázi inkubace, neboť v této době vykazují samice obou druhů nejnižší tělesnou hmotnost. U obou druhů se hmotnost samic, které se na hnízdo vrátily a které nikoliv, nelišila.

Tuto hypotézu testovali Arnold et al. (1995) u poláka dlouhobého (*Aythya valisineria*) a poláka amerického (*A. americana*). Zkoumali souvislost mezi tělesnou hmotností hnízdící samicí a úspěšnost hnízda, přežití mláďat a přežití samice. U dospělých samic poláka dlouhobého hmotnostní rozdíl mezi úspěšnými a neúspěšnými samicemi nebyl, u ročních byly neúspěšné samice signifikantně lehčí. U poláka amerického se závislost neprojevila. Mezi tělesnou hmotností samice a přežití mláďat či jí samotné také nebyla nalezena souvislost. Ze studie vyplývá, že množství energetických zásob u dospělých samic těchto dvou druhů nemá vliv na budoucí reprodukční úspěch, ale může být důležité pro roční samice. Množství zásob ovlivní spíše inkubační chování, než pravděpodobnost opuštění hnízda. (Z 392 poláků dlouhobých 75 % vyvedlo mladé, 10 % samic opustilo hnízdo a 15 % bylo zpredováno. Ze 76 poláků amerických 68,4 % vyvedlo mladé, 14,5 % opustilo hnízdo a 17,1 % hnízd bylo zpredováno.)

Gloutney a Clark (1991) ověřovali tuto hypotézu u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) a lžičáka pestrého (*A. clypeata*). Úspěšné samice měly signifikantně vyšší hmotnost než samice neúspěšné, u čírky modrokřídle (*A. discors*) se hmotnostní rozdíl neobjevil.

Gloutney a Clark (1991) předpokládají, že energetické zásoby mohou ovlivnit úspěšnost hnízdění u některých na zemi hnízdících kachen a tento vztah bude silnější u větších druhů, neboť lépe udrží nahromaděné energetické zásoby. Jejich výsledky hypotézu podporují. Vztah mezi množstvím energetických zásob a úspěšností samice je druhově specifická (Gloutney a Clark 1991).

6 Změny tělesné hmotnosti spojené se způsobem čerpání energie během hnízdění

Hlavní faktory určující typ inkubační strategie je odolnost vůči hladovění, riziko predace a způsob vývoje mláďete, dalšími důležitými faktory jsou pak zeměpisná šířka, podnebí či potravní dostupnost (Moreno 1988). Větší druhy jsou díky své vyšší tělesné hmotnosti odolnější vůči výkyvům teplot a potravní nabídce, schopnost mít větší energetické zásoby jim umožňuje snížit frekvenci opouštění jídla na minimum a výrazně tak omezit riziko predace hnízda.

Podle toho, jaké zdroje energie ptáci během doby hnízdění využívají, rozlišujeme dva hlavní typy – capital a income breeding (Stearns 1989). Rozdíl spočívá ve zdroji energie, ze kterého čerpá během období inkubace. Capital breeder je druh spoléhající na své vnitřní energetické zásoby v průběhu hnízdění, income breeder je druh spoléhající během hnízdění na dostupnost potravy, ze které čerpá potřebnou energii.

Špatné odhadnutí potřebné energie může být pro jedince zbytečně nákladné. Nadměrná tělesná hmotnost (přehodnocení potřeby zdrojů energie) je pro hnízdícího jedince energetickou přítěží při hledání potravy, zatímco podhodnocení potřeb může skončit úplným či částečným neúspěchem při pokusu o vyvedení mláďat, nebo dokonce i smrtí rozmnožujícího se jedince (Jönsson 1997).

6.1 Capital breeding

Capital breeder s předstihem, před hnízděním, nahromadí energetické (endogenní či exogenní) zásoby, ze kterých potom čerpá během doby inkubace (Kellet a Alisauskas 2000). U ptáků je tvorba exogenních zásob ojedinělá (např. datel červenolící (*Melanerpes lewis*); Smith a Reichman 1984). Endogenní energetické zásoby znamenají pro jedince zvýšení tělesné hmotnosti, s čímž souvisí zvýšení predančního tlaku na jedince – jedinec je pro predátora lépe viditelný a kvůli svým tukovým zásobám může být i pohybově lehce indisponovaný (Jönsson 1997). Capital breeding se uplatňuje ve špatně predikovatelném prostředí či prostředí s omezenými potravními možnostmi, např. v chladných

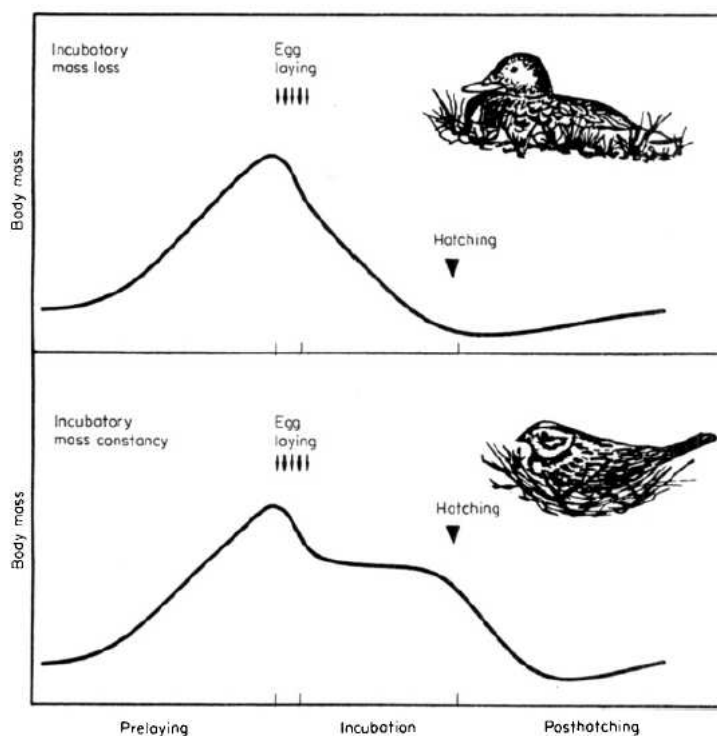
oblastech (Jönsson 1997). Hnízdění v těchto oblastech vyžaduje specifické adaptace. Jednou z nejdůležitějších je právě způsob nakládání s nutričními zdroji.

Moreno (1988) tuto inkubační strategii nazývá „strategy of incubatory mass loss“ (dále jen IML) neboli strategie úbytku inkubační hmotnosti.

Taxonomicky jsou ptáci s touto strategií druhy nekrmiví a s většími rozměry (55 – 4300 g) (Jönsson 1997).

Capital breeder má množství zdrojů na začátku inkubace již pevně dáno, s výjimkou jedinců hnízdících v dobře predikovatelných podmínkách (Jönsson 1997).

U income breederů je typický lineární pokles tělesné hmotnosti v průběhu inkubace a nejnižší hmotnosti nabývají v době, kdy se líhnou mláďata (Kellet a Alisauskas 2000). (Obr 4.)



Obr 4. Schematické znázornění změn tělesné hmotnosti v průběhu hnízdění u druhů s IML strategií (strategy of incubatory mass loss) neboli strategií, kdy jedinec spoléhá během hnízdění jako na zdroj energie hlavně na své vnitřní zásoby (nahore) a IMC strategií (strategy of incubatory mass constancy) neboli strategií, kdy jedinec spoléhá během hnízdění na dostupnost potravy, ze které čerpá potřebnou energii (dole). Moreno 1988

Tato strategie je typická pro hrabavé (*Galliformes*), vrubozobé (*Anseriformes*) a tučňáky hnízdící daleko od potravních zdrojů (tučňák královský *Aptenodytes forsteri*, tučňák patagonský *Aptenodytes patagonicus*, tučňák kroužkový *Pygoscelis adeliae*) (Jönsson 1997). Jejich strategie jim kvůli hrozícímu vyhladovění neumožňuje sedět na vejcích příliš dlouho - zárodek se musí kvůli omezené

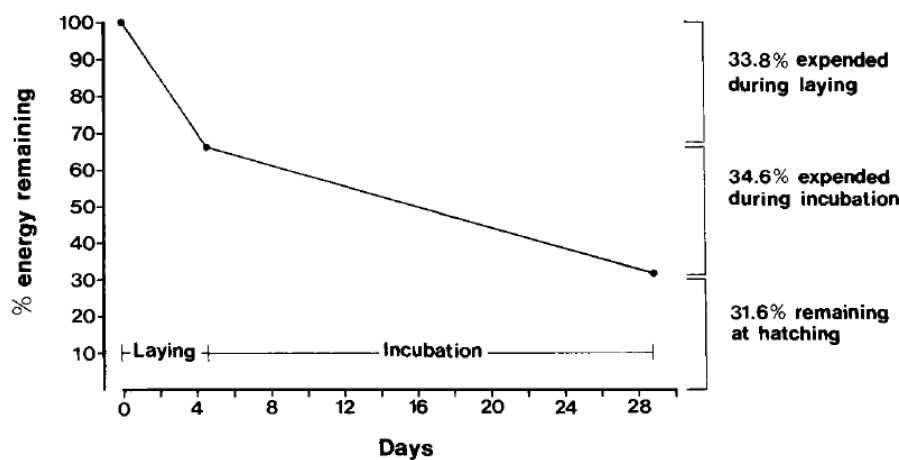
inkubační době vyvinout rychleji. Vylíhnuté mládě je dřív samostatné a redukuje tak predační tlak vyvíjený na jeho rodiče. Tento časový nátlak je tedy největší výhodou IML strategie.

Aby mohl capital breeding uspět v přírodním výběru, musí přinášet výhody. Ta hlavní spočívá v tom, že dovoluje časově a prostorově oddělit krmení a rozmnožování.

V souvislosti s hnízděním, vytváření zásob může být výhodné, pokud (1) potravní zdroje jsou během hnízdění žádné nebo velmi vzácné, (2) během hnízdění jsou energetické požadavky velmi vysoké, (3) šance získání potravy je během hnízdění proměnlivá, (4) shánění potravy je během hnízdění nebezpečné kvůli riziku predace nebo (5) čas pro vyhledávání potravy je v době hnízdění omezen (Jönsson 1997).

Jako velmi známého capital breедера žijícího v prostředí s naprostým nedostatkem potravy uvádí Jönsson (1997) antarktické tučňáky. Limitace zdroji je předpoklad, na kterém stojí většina modelů a teorií evoluce životních strategií. Paradigma, že přírodní selekce podporuje fenotyp, který nositeli přináší nejvyšší fitness, tedy zahrnuje optimální využití zdrojů.

Dobrym příkladem capital breедера je dále kajka mořská. Kajka mořská je druh vysoce spoléhající na čerpání energie ze svých endogenních zásob, během období snášení vajec a inkubace nepřijímá potravu. Parker a Holm (1990) zkoumali poddruh kajky mořské hnízdící v Norsku a měřily její energetické výdaje během hnízdění. Čtyři až šest týdnů před snášením vajec samice zvýšily množství přijímané potravy a jejich hmotnost vzrostla o 20 %. Během snášení vajec potom spotřebuje průměrně 33,8 % této nabrané hmotnosti, během inkubace 34,6 % a během doby líhnutí mláďat 31,6 % (Obr 5.). Při svém měření zjistili, že během doby snášení vajec se spotřeba energie zvýší 5,2 krát oproti energii spotřebované během inkubace, spotřeba tuků 3,3 krát a bílkovin 8,8 krát více. Od doby těsně před naklazením prvního vejce do doby vylíhnutí mláďat samice ztratily průměrně 46,4 % celkové hmotnosti, 81,4 % tuků a 36,8 % bílkovin.



Obr 5. Procentuální ztráty hmotnosti nabrané před kladením vajec v období kladení vajec a inkubace u kajky mořské (*Somateria mollissima*). Parker a Holm 1990

Kajka mořská stráví sezením na vejcích v době inkubace 99,5 % času, hnízdo opouští pouze za tmy, což je interpretováno jako behaviorální adaptace ke snížení rizika predace vajec (Bolduc a Guillemette 2003). Bolduc a Guillemette (2003) také našli souvislost mezi rychlostí úbytku tělesné hmotnosti během inkubace a tělesnou hmotností na začátku inkubace – s vyšší tělesnou hmotností je zvýšená i rychlost jejího úbytku, žádný vztah se neprojevil mezi dobou strávenou na hnízdě a rychlostí úbytku tělesné hmotnosti nebo mezi dobou strávenou na hnízdě a tělesnou hmotností na začátku inkubace.

Hlavní nevýhoda pro capital breeder je cena, kterou musí platit za své tukové zásoby v období mezi uložením a využitím energie - s rostoucími zásobami roste tělesná hmotnost a s ní i energetické náklady na pohyb (Jönsson 1995).

6.2 Income breeding

Income breeder spoléhá na dostupnost dostatku potravy v době inkubace, může upravit své příjmy přesně podle změny nároků a není tolik časově omezován jako capital breeder (Jönsson 1997). Uplatňuje se pouze v dobře predikovatelném prostředí, tj. v teplých, jižněji položených oblastech (Jönsson 1997).

Moreno (1988) označuje tuto strategii jako „strategy of incubatory mass constancy“ (dále jen IMC) neboli strategie stálé inkubační hmotnosti. Taxonomicky jsou ptáci upřednostňující IMC strategii druhy krmivé a menších rozměrů (12 – 300 g) (Jönsson 1997).

Income breeding se vyznačuje nelineárním poklesem tělesné hmotnosti jedince (Obr 4.). Příkladem může být sýkora modřinka, u které během inkubace nebyl pozorován zřetelný pokles tělesné hmotnosti (Gebhardt-Henrich et al. 1997).

Guillemain et al. (2008) zkoumal souvislost mezi tělesnou hmotností na konci zimy a reprodukční úspěšností v následující hnízdní sezoně u čírky obecné (*Anas crecca*) jakožto income breeder a zjistili, že na rozdíl od capital breederů nemá dobrá tělesná kondice přímý vliv na větší snůšku jako u capital breederů, nicméně umožní jim být dříve na hnízdišti a mít tak výhodu při výběru teritoria. Tělesná kondice přispívá ke zvýšení hnízdní úspěšnosti, neboť výběr dobrého teritoria s vysokou potravní hustotou je pro úspěšné vyvedení mláďat velice důležité.

6.3 Rozdíly v interpretaci capital a income breedingu

Jako první představily koncept capital a income breederů Drent and Daan (1980). Původní rozdíl mezi těmito dvěma taktikami vychází z rozhodnutí jedince, jak velkou snůšku bude mít a podle jakého pravidla se rozhodne naklást další vejce.

Podle Drenta a Daana (1980) rozhodnutí samice, kdy a jak velkou snůšku snese, se odvíjí od proměnlivosti své tělesné kondice a od rychlosti, se kterou své kondice pro naklazení x vajec dosáhne. Dosáhne-li rychle této kondice a stejnou rychlostí se blíží k dosažení kondice pro zvládnutí snůšky o $x + 1$ vajec, snese další vejce. Samice, která kondice pro zvládnutí snůšky o x vajec dosáhne pomalu, již další vejce nenaklade.

Capital breeder se rozhoduje podle své aktuální kondice, další vejce snese, jen pokud je jeho aktuální kondiční stupeň dost vysoký. Na rozdíl od něj income breeder zakládá své rozhodnutí na míře denního příjmu a rozhodnou se snést další vejce, pokud míra příjmů převyšuje kritickou hodnotu (Drent a Daan 1980). Tento koncept byl vytvořen na základě pokusu s doplňkovým krmením:

U capital breederů doplňkové krmení neovlivní velikost další snůšky, naopak u income breederů bude mít vyšší množství podávané potravy na velikost další snůšky pozitivní efekt. Model income breedingu tedy představuje lépe se přizpůsobující systém určující velikosti snůšky.

Oproti Drentovi a Daanovi (1980) Stearns (1989) rozlišuje capital a income breeding na základě samotného zdroje čerpání energie. Capital breederu definuje jako organismus, který k reprodukci využívá uloženou energii a income breederu jako organismus, který v době reprodukce využívá převážně energii z potravy, kterou si obstará během hnízdění. V tomto směru jsou tyto pojmy vykládány jako taktiky využití energie, zatímco původní význam spočíval v pravidle pro rozhodnutí samice pokračovat či už ukončit kladení dalších vajec.

7 Závěr

Zjistila jsem, že tělesná hmotnost jedince a její změny jsou v průběhu hnízdění ovlivněny několika faktory. Největší vliv na změny hmotnosti má způsob, jakým se jedinec vyrovnává s fyziologickým stresem, který na něj působí v období reprodukce. Ptáci mohou spoléhat na nahromaděné endogenní zásoby energie a z nich v době kladení vajec a během inkubace čerpat (tzv. capital breeding) nebo se mohou spoléhat na dobrou dostupnost potravy a mít pravidelný přísun energie (tzv. income breeding). Tyto dvě strategie se uplatňují každá v jiném prostředí a vytváří určité kontinuum, na kterém se ptáci mohou pohybovat. Nejčastějšími druhy pro zkoumání těchto strategií jsou kajka mořská jako extrémní capital breeder a sýkora modřinka jako typický exogenně vyživovaný hnízditel.

Tělesnou hmotnost inkubující samice může ovlivnit ještě celá řada dalších faktorů. Špatné počasí (déšť a snížená okolní teplota) má na tělesnou hmotnost negativní dopad, neboť inkubace v těchto podmínkách je pro samici energeticky náročnější. Na úspěšnost hnízdění má velký vliv tělesná hmotnost samice, jakožto indikátor tělesné kondice samice. Samice, která se rozhodne zahrnout i se špatnou kondicí, musí častěji opouštět hnízdo a shánět potravu. Během této doby vejce chladnou. Nové zahrnutí vajec na teplotu optimální pro vývoj zárodku vyžaduje další spotřebu energie a samice tak častým opouštěním hnízda ztrácí další hmotnost. Dalším faktorem je i věk inkubující samice – staří samice se dokážou lépe vyrovnat s nedostatkem potravy a tělesnou hmotnost ztrácí pomaleji než mladé samice.

Tělesná hmotnost jedince se mění během celého roku i během dne. Největší hmotnosti samice dosahují v době kladení vajec, velkou část nabyté hmotnosti tvoří zvětšené pohlavní orgány, během hnízdění pak celková tělesná hmotnost klesá.

V průběhu hnízdění ptáci ztrácejí tělesnou hmotnost, nejdiskutovanějšími hypotézami, proč se tak děje, je hypotéza stresu a hypotéza plošného zatížení křídel. V prvním případě jedinec ztrácí hmotnost v důsledku působení fyziologického stresu, který vyrovnává spotřebováváním svých energetických zásob, v druhém případě ztrácí jedinec hmotnost adaptivně za účelem zlepšit své letové schopnosti v době, kdy mláďata vyžadují největší péči a velké množství potravy. Ani zde nemusí změny tělesné hmotnosti odpovídat pouze jednomu schématu, jedinec může ztrácet hmotnost částečně v důsledku působení stresu a částečně adaptivně.

Dané tématice se budu nadále věnovat a pokusím se přispět k prohloubení znalostí v tomto oboru svojí navazující magisterskou prací, která se bude týkat inkubačního rytmu a změn tělesné hmotnosti u samic poláka velkého v průběhu hnízdění.

8 Použitá literatura

- Afton, A. D. (1980) Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. *The Condor* 82(2): 132-137.
- Afton, A. D., Paulus, S. L. (1990) Incubation and brood care in waterfowl. The ecology and management of breeding waterfowl: 62-108.
- Ankney, C. D., MacInnes, C. D. (1978) Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *The Auk* 95(3): 459-471.
- 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. *The Condor* 97: 953-962.
- Baldwin, S. P., Kendeigh, S. C. (1938) Variations in the weight of birds. *The Auk* 55(3): 416-467.
- Biebach, H., Friedrich, W., Heine, G. (1986) Interaction of body mass, fat, foraging and stopover period in trans-sahara migrating passerine birds. *Oecologia* 69(3): 370-379.
- Blem, C. R. (1990) Avian energy storage. *Current Ornithology* 7(2): 59-113.
- 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. *The Condor* 99(4): 916-925.
- Boldus, F., Guillemette, M. (2003) Incubation constancy and mass loss in the Common Eider *Somateria mollissima*. *Ibis* 145: 329-332.
- Carey, C. (1980) The ecology of avian incubation. *BioScience* 30(12): 819-824.
- Cooper, J. A. (1978) The history and breeding biology of the Canada Geese of Marshy Point, Manitoba. *Wildlife Monographs* 61: 3-87.
- Drent, R. H., Daan, S. (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68(1-4): 225-252.
- Drobney, R. D. (1980) Reproductive bioenergetics of Wood Ducks. *The Auk* 97: 480-490.
- Eichorn, G., van der Jeugd, H. P., Meijer, H. A. J, Drent, R. H. (2010) Fueling incubation: differential use of body stores in arctic and temperate-breeding Barnacle geese (*Branta leucopsis*). *The Auk* 127(1): 162-172.
- Freed, L. A. (1981) Loss of mass in breeding Wrens: stress or adaptation? *Ecology* 62(5): 1179-1186.
- Gebhardt-Henrich, S. G., Heeb, P., Richner, H., Tripet, F. (1997) Does loss of mass during breeding correlate with reproductive success? A study on Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* 140: 210-213.

- Gloutney, M. L., Clark, R. G. (1991) The significance of body mass to female Dabbling Ducks during late incubation. *The Condor* 93(4): 811-816.
- Gosler, A. G. (1996) Environmental and social determinants of winter fat storage in the Great Tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 65(1): 1-17.
- Gulemain, M., Elmberg, J., Arzel, C., Johnson, C., Simon, G. (2008) The income–capital breeding dichotomy revisited: late winter body condition is related to breeding success in an income breeder. *Ibis* 150: 172–176.
- Haftorn, S., Reinertsen, R. E. (1985) The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). *The Auk* 102: 470-478.
- Heinsworth, F. R., Moonan, T., Voss., M. A., Sullivan, K. A. (1998) Time and heat allocations to balance conflicting demands during intermittent incubation by Yellow-eyed Juncos
- Hepp, G. R., Kennamer, R. A., Harvey IV, W. F. (1990) Incubation as a reproductive cost in fiale ducks. *The Auk* 107: 756-764.
- Jönsson, K. I. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78(1): 57-66.
- Kellett, D. K., Alisauskas, R. T. (2000) Body-mass dynamics of King Eiders during incubation. *The Auk* 117(3): 812–817.
- Kennamer, R. A., Hepp, G. R. (1987) Frequency and timing of second broods in Wood Ducks. *The Wilson Bulletin* 99(4): 655-662.
- Korchgen, C. E. (1997) Breeding stress of female Eiders in Maine. *The Journal of Wildlife Management* 41(3): 360-373.
- Liknes, E. T., Swanson, D. L. (1996) Seasonal variation in cold tolerance, basal metabolic rate, and maximal capacity for thermogenesis in White-breasted Nuthatches *Sitta carolinensis* and Downy Woodpeckers *Picoides pubescens*, two unrelated arboreal temperate residents. *Journal of Avian Biology* 27(4): 279-288
- Lindstedt, S. L., Calder, W. A. (1976) Body size and longevity in birds. *The Condor* 78(1): 91-94.
- Meijer, M., Mohring, F. J., Trillmich, F. (1994) Annual and daily variation in body mass and fat of Starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology* 25(2): 98-104.
- Merila, J., Wiggins, D. A. (1997) Mass loss in breeding Blue Tits: the role of energetic stress. *Journal of Animal Ecology* 66(4): 452-460.
- Moreno, J. (1988) Strategies of mass change in breeding birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 37(4): 297-310.

- Moreno, J. (1989) Body-mass variation in breeding Northern Wheatears: A field experiment with supplementary food. *The Condor* 91(1): 178-186.
- Nagy, L. R., Holmes, R. T. (2005) Food limits annual fecundity of a migratory songbird: An experimental study. *Ecology* 86(3): 675-681.
- Nagy, L. R., Stanculescu, D., Holmes, R. (2007) Mass lobby breeding fiale songbirds: food supplementation supports energetic stress hypothesis in black-throated blue warblers. *The Condor* 109: 304–311.
- Neto, J. M., Gosler, A. G. (2010) Variation in body condition of breeding Savi’s Warblers *Locustella luscinioides*: the reproductive stress and flight adaptation hypothesis revisited. *Journal of ornithology* 151: 201–210.
- Nice, M. M. (1938) The biological significance of bird weights. *Bird-Banding* 9(1): 1-11.
- Norberg, R. A. (1981) Temporary weight decrease in breeding birds may result in more fledged young. *The American Naturalist* 118(6): 838-850.
- Parker, H., Holm, H. (1990) Patterns of nutrient and energy expenditure n female Common Eiders nesting in the high Arctic. *The Auk* 107: 660-668.
- Portugal, S. J., Green, J. A., Butler, P. J. (2007) Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *The Journal of Experimental Biology* 210:1391-1397
- Raveling, D. G. (1979) The annual cycle of body composition of Canada Geese with special reference to control of reproduction. *The Auk* 96(2): 234-252.
- Ricklefs, R. E., Hussel, D. J. T. (1984) Changes in adult mass associated with the nesting cycle in the European Starling. *Ornis Scandinavica* 15(3): 155-161.
- Smith, C. C., Reichman, O. J. (1984) The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 329-351.
- Smith, H. G. (1989) Larger clutches take longer to incubate. *Ornis Scandinavica* 20(2): 156-158.
- Skutch, A. F. (1962) The constancy of incubation. *The Wilson Bulletin* 74(2): 115-152.
- Stearns, S. C. (1976) Life-history tactics: A review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology* 51(1): 3-47.
- Stearns, S. C. (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3(3): 259-268
- Tulp, I., Schekkerman, H., Chylarecki, P., Tomkovich, P., Soloviev, M, Bruinzeel, L., van Dijk, K., Hilden, O., Hötter, H., Kania, W., van Roomen, M., Sikora, A., Summers, R. (2002) Body mass

patterns of Little Stints at different latitudes during incubation and chick-rearing. *Ibis* 144: 122–134.

White, F. N., Kinney, J. L. (1974) Avian Incubation. *Science, New Series* 186(4159): 107-115.

Woodburn, R. J. W., Perrins, C. M. (1997) Weight change and the body reserves of female blue tits, *Parus caeruleus*, during the breeding season. *Journal of Zoology* 243: 789-802

Yerkes, T. (1998) The influence of female age, body mass, and ambient conditions on Redhead incubation constancy. *The Condor* 100(1): 62-68.