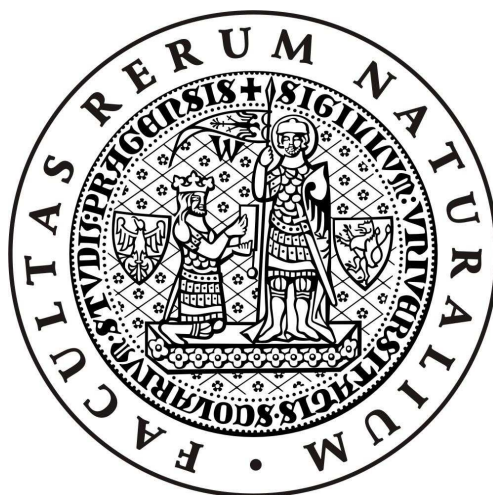


Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie

Zaměření: Terestrická ekologie



Faktory ovlivňující inkubační úsilí poláka velkého

Determinants of incubation effort in Common Pochard

Diplomová práce

Bc. Šárka Drekslerová

Školitel: RNDr. David Hořák, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Petr Klvaňa, Ph.D.

Praha 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 8. 2013

Poděkování

Děkuji RNDr. Davidu Hořákovi, Ph.D. a Mgr. Petru Klvaňovi, Ph.D. za jejich odborné rady a připomínky, za jejich konstruktivní kritiku a vedení mé práce.

Děkuji všem, kteří se podíleli na pracích v terénu a díky kterým jsem měla všechny důležité podklady pro svou diplomovou práci.

Za finanční podporu projektu bych ráda poděkovala GAAV ČR, grant č. KJB 601110803.

Také chci poděkovat Ondřeji Vargovi za vytvoření speciálního programu, který mi ušetřil ohromné množství času a práce se zpracováním dat.

A můj velký dík patří mé mámě a Petru Veselému - za psychickou podporu, naslouchající uši a trpělivost.

Abstrakt

Inkubace ptačích vajec je energeticky náročný proces. Inkubující rodič čelí konfliktu mezi investicemi do optimálních teplotních podmínek snůšky a naplňováním vlastních energetických požadavků. To platí zejména u druhů, kde inkubuje pouze samice, např. u kachen. Během inkubace čerpá samice energii z uložených tukových zásob nebo z aktuálně přijímané potravy. Poměr využívání obou zdrojů se pak odráží v čase stráveném samicí na hnízdě.

Cílem této práce bylo popsat inkubační rytmus u samic poláka velkého (*Aythya ferina*) a snažit se jej vztáhnout ke klimatickým proměnným a objasnit roli tělesné hmotnosti. Data byla získávána po tři hnízdní období v CHKO Poodří na volně žijících samicích. Pod hnízda byl umístěn vážící mechanismus a na něj napojený datalogger zaznamenával změny napětí, které mi poskytly informaci o hmotnosti samici a o čase, kdy z hnízda odcházela a na jak dlouho.

Inkubační rytmus samic jsem popisovala dobou strávenou denně na hnízdě, počtem odchodů denně z hnízda a délkou odchodů z hnízda. Samice nejčastěji odcházely v noci a na přelomu světla a tmy (během svítání a stmívání). Pravděpodobnými vysvětlení takového chování je dostupnější potrava v noci a nižší riziko predace snůšek predátory, kteří se řídí především svým zrakem a v době svítání a stmívání jsou jejich schopnosti omezeny.

Klíčová slova: inkubační rytmus, polák velký, *Aythya ferrina*, tělesná hmotnost, doba strávená denně na hnízdě, počet odchodů z hnízda, délka odchodů

Abstract

Incubation of avian eggs is an energy demanding process. Incubating parent faces a conflict between investment into optimal thermal conditions for developing embryos and meeting of own energy requirements. This applies especially in uniparental incubators such as ducks. During incubation, female utilizes energy from fat storage or actual food intake. The proportion of energy used from food than may reflect the time spent by female on the nest. The utilizing of these both sources ratio plays a role in time spent on nest.

The aim of the thesis was to describe an incubation rhythm in females of Common Pochard (*Aythya ferina*) and relate them to climatic variables and changes in body mass. Data were collected for three years in the Poodří Landscape Protected Area at free-living females. We placed a weighting mechanism under the nest with connected datalogger recording voltage variations, which offered me an information about female body mass and time and duration of recesses.

Incubation rhythm of females was described by time spent on time („incubation constancy“), recess frequency and recess duration. Females left the nest most frequently at night-time and during dawn and dusk. Probable explanation of this pattern is better food availability in the night-time and lower risk of nest predation by predators foraging by sight and their skills are restricted at time of dawn and dusk.

Keywords: incubation rhythm, Common Pochard, *Aythya ferina*, body mass, incubation constancy, recess frequency, recess duration

Obsah:

1. Úvod	7
2. Cíle práce	11
3. Metodika	12
3.1. Terénní výzkum	12
3.2. Zpracování dat	13
4. Výsledky	22
4.1. Environmentální podmínky	22
4.2. Doba strávená na hnízdě, počet odchodů, délka odchodů a jejich načasování	23
4.3. Tělesná hmotnost samice	33
4.4. Vzájemné vztahy mezi parametry inkubačního chování	34
4.5. Změna inkubačního chování s postupem inkubace	36
5. Diskuze	38
5.1. Počet odchodů, délka odchodů a jejich načasování, doba strávená na hnízdě.....	38
5.2. Environmentální podmínky	42
5.3. Tělesná hmotnost samice a vzájemné vztahy mezi parametry inkubačního chování	43
5.4. Změna inkubačního chování s postupem inkubace	45
6. Závěr	46
7. Použitá literatura	47

1. Úvod

Inkubace vajec je energeticky náročná fáze investice do reprodukce (Stearns 1989), během níž se rodič snaží udržet snůšku v takových teplotních podmínkách, které zajistí správný vývoj zárodků. Z tohoto hlediska je velmi důležité inkubační chování (Carey 1980), kterým samice (případně samec) určuje množství času stráveného na hnízdě, počet a délku odchodů z hnízda či jejich načasování (Afton 1980). Svým inkubačním chováním rodič ovlivňuje průběh a výsledek celé inkubace. Na inkubaci snůšky se mohou podílet oba rodiče, např. u pěvců (White and Kinney 1974), nebo jeden rodič (častěji samice), např. u vrubozobých (Afton a Paulus 1992). Jedinou výjimkou jsou tabonovití, jejichž snůška není zahřívána rodiči, nýbrž teplem nahromaděného tlejícího rostlinného materiálu (Dekker 1988).

Inkubační chování se mezi jednotlivými druhy a v rámci jednotlivých druhů ptáků více či méně liší. Záleží na mnoha faktorech jako je např. tělesná hmotnost jedinců, hnízdní oblast, predáční tlak, potravní nabídka, environmentální podmínky či věk inkubující samice (Skutch 1962, Krapu 1974, Aldrich a Raveling 1983, Hohman 1986, Afton a Paulus 1992).

V chladnějších oblastech je snůška při odchodu rodiče z hnízda vystavena rychlejšímu vychládání, druhy zde hnízdící tedy čelí většímu konfliktu mezi teplotními nároky snůšky a vlastními energetickými nároky než druhy hnízdící v mírnějších podmínkách (Moreno 1989), u severněji hnízdících ptáků je doba strávená denně na hnízdě delší (White a Kinney 1974). Naproti tomu ale může chladnější prostředí pro rodiče znamenat i horší dostupnost potravy (MacCluskie a Sedinger 1999), což se projeví naopak prodloužením doby strávené mimo hnízdo (Eichhorn et al. 2010). Stejný vliv má na chování rodiče i silný dešť, při kterém hrozí podchlazení vajec (Afton 1980). Stejně jako prochladnutí je pro snůšku nebezpečné i přehřátí. Při silném slunečním záření rodič tedy zůstává na hnízdě, aby přehřátí snůšky zamezil (Wiebe a Martin 1997). Udržování stálé teploty vajec je nejdůležitější na začátku inkubace, v tomto období jsou vejce nejnáchylnější na teplotní fluktuace (Caldwell a Cornwell 1975). Náročnost udržet zárodky ve stálém teplotním prostředí je dána také tepelnou ztrátou vajec díky evaporaci (French 1997). S postupem inkubace se ale teplota zárodků díky vlastní produkci tepla zvyšuje a ustaluje (Caldwell a Cornwell 1975). S těmito změnami se mění i požadavky na inkubaci a inkubační rytmus rodiče se může v první a poslední fázi inkubace lišit.

Evoluce inkubačního chování ptáků je ovlivněna třemi základními faktory: 1) fyziologické nároky plodu na vývoj, 2) metabolické nároky rodičů, 3) predace mláďat a rodičů (Afton a Paulus 1992).

Pro dobrý vývoj zárodků je důležitá rovnováha mezi třemi klíčovými faktory: teplota, výměna plynů (kyslík, CO₂ a vodní pára) a poloha a pohyby vejce (Afton a Paulus 1992). Rodič musí dbát na teplotu vajec a zajistit, aby neprochladla nebo se nepřehřála - dlouhodobější setrvání vajec ve stavu o teplotě pod 35 °C nebo nad 40,5 °C je pro zárodky fatální (White a Kinney 1974). Kachny mají tělesnou teplotu průměrně 40,7 °C (což je o něco více oproti průměrné teplotě všech ptáků, která je 40,0 °C (Afton a Paulus 1992, Bevan a Butler 1992). V hnízdě je udržována průměrná teplota 36-38 °C, přičemž samice zahřívá vejce na nejmenší možnou teplotu, při které se zárodek vyvíjí (24-27 °C) (Webb 1987). Čerstvě nakladená vejce jsou relativně odolná vůči prochlazení a samice tedy nemusí inkubovat bezprostředně po naklazení prvního vejce (Batt a Cornwell 1972). Embryo se nejlépe vyvíjí za konstatního zahřívání (Tulp a Schekkerman 2006) a každý odchod z hnízda a s ním spojený pokles teploty v hnízdě znamená prodloužení doby inkubace a oddálení líhnutí (Hepp et al. 1990).

Inkubující rodič musí udržovat své tělo v takové fyzické kondici, která je dostačující pro vlastní přežití a vyvedení snůšky. Fyzické vyčerpání rodiče může vést totiž k opuštění snůšky a tedy smrti zárodků a někdy i ke smrti samotného rodiče (Korschgen 1977). U menších druhů musí být v době inkubace energetický příjem relativně vyšší než v jiných fázích rozmnožování (klazení vajec, starost o mláďata) a denní příjem musí převyšovat obvyklé energetické požadavky samice (Afton a Paulus 1992). Podle toho, z jakých zdrojů samice v době inkubace čerpá energii, rozlišujeme dvě základní strategie - „income breeding“ a „capital breeding“ (Stearns 1989). Income breeding je případ, kdy samice čerpá energii z exogenních zdrojů - z potravy. Income breeder vyžaduje pravidelný přísun potravy po celou dobu inkubace, je odkázán na energetické zdroje z vnějšího prostředí. Opakem k tomu je capital breeding, kdy jedinec čerpá energii především (nebo výhradně) ze svých endogenních tukových zásob. Zatímco income breeding je typický pro menší druhy, např. zástupci pěvců (Gebhardt-Henrich et al. 1997), v dobře predikovatelném prostředí se stálou potravní nabídkou (Jönsson 1997), capital breeding se uplatňuje především u jedinců větších rozměrů inkubujících v chladných oblastech se špatnou dostupností potravy (Jönsson 1997), např. kajka mořská *Somateria mollissima* (Parker a Holm 1990) či husa sněžná *Chen caerulescens* (Poussart 2001). Mezi těmito strategiemi není jasná hranice, jedná se spíše o kontinuum, na kterém jednotlivé druhy tíhnou spíš

k jednomu či druhému „konci“. Capital breeding je možný u druhů větších rozměrů z toho důvodu, že obecně se větší ptáci dokáží lépe vyrovnat s nízkou potravní nabídkou (Merila a Wiggins 1997) a většími fluktuacemi okolních podmínek (Afton 1980, Afton a Paulus 1992). Druhy pravidelně doplňující energii z potravy budou mít na konci inkubace stejnou či jen o málo nižší hmotnost než na začátku. U druhů spoléhajících se především na endogenní zásoby energie bude po dokončení inkubace patrný hmotnostní rozdíl (Kellet a Alisuakas 2000). Spíš než cílenou strategií je capital breeding strategií nutnou. Pokud se jedinci naskytne příležitost získání potravy, využije ji a změní svou strategii z „capital“ směrem k „income“ (Jönsson 1997).

Poslední skupinou faktorů ovlivňující inkubační chování je predace mláďat a rodičů. Rodič se snaží stavět hnízdo na místech, kde je před predátory nejvíce chráněno (Owen a Black 1990). V tomto směru hraje role i vzdálenost potravního areálu od hnízda. Pokud k přesunu za potravou musí rodič použít let, je predátory mnohem lépe detekovatelný oproti těm, kteří hnízdí v bezprostřední svého potravního areálu a mohou tam pouze dojít (Hohman 1986). Svým chováním se rodič snaží zmírnit riziko predace na minimum a to např. načasováním odchodů z hnízda v době nejmenší pravděpodobnosti, že hnízdo bude predátory nalezeno (Afton 1980, Afton a Paulus 1992). Inkubační rytmus se mění s množstvím predátorů (Legagneux et al. 2011), snižující se predační tlak od severu k jihu má vliv na změnu inkubačního chování ptáků hnízdících v různých zeměpisných šířkách (Ricklefs 1969). Aby predační tlak trval co nejratší dobu, musí být i inkubace samotná co nejratší, rodič se proto snaží zůstat co nejvíce na hnízdě a zbytečně neprotahovat inkubaci častými odchody (Aldrich a Raveling 1983).

Dobrym modelem ke studiu inkubačního chování jsou druhy s prekociálními a nidifugními mláďaty, kde inkubuje jen samice, jako jsou např. kachny. Prekociální mláďata se rodí již plně vyvinutá, proto je inkubace vajec před vyklubáním mláďat pro úspěšnost hnízda rozhodující, narozdíl od altriciálních mláďat, která jsou po narození nedokonale vyvinutá a další vývoj je ovlivňován dokrmováním a dalším zahříváním rodičem a své investice do vývoje mláďat může tedy rozdělit (Starck a Ricklefs 1998).

Inkubační chování kachen a faktory ovlivňující průběh a úspěšnost hnízdění je studováno především u amerických druhů. Častým objektem zkoumání je např. polák dlouhozobý (*Aythya valisineria*) (Lovvorn 1994, Arnold et al. 1995), polák americký (*Aythya americana*) (Yerkes 1998), polák proužkozobý (*Aythya collaris*) (Hohman 1986) či kachnička karolínská (*Aix sponsa*) (Drobney 1982, Kennamer a Hepp 1987, Hepp et al. 1990). Z Ameriky máme většinu dostupných informací o druzích žijících

žijící na evropském kontinentu - např. kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) (Caldwell a Cornwell 1975, Krapu 1981), lžičák pestrý (*Anas clypeata*) (Afton 1980, MacCluskie a Sedinger 1999), ostralka štíhlá (*Anas acuta*) (Esler a Grand 1994). Prací týkajících se inkubačního chování evropských druhů potápivých kachen jako je polák velký nebo polák chocholačka (*Aythya fuligula*) je zatím velmi málo (Blums et al. 2002, Legagneux et al. 2011).

Cílem této práce je popsat inkubační chování poláka velkého, zjistit faktory, které na něj působí a jakým způsobem jeho chování ovlivňují. Polák velký je menší až středně velký druh sladkovodní potápivé kachny. Patří do řádu vrubozobí (Anseriformes), čeleď kachnovití Anatidae (Linnaeus 1758). Je to starosvětový tažný druh (Keller et al. 2009). Vvyskytuje se v mírném až subarktickém pásmu severní polokoule (Owen a Black 1990). Obývají sladké až brakické vody (Owen a Black 1990). Hnízdní areál poláka velkého se rozléhá od západní Evropy, přes střední Asii až k Bajkalskému jezeru (Keller et al. 2009). V České republice se jedná o běžně se vyskytující druh (Dungel a Hudec 2011). Polák velký je omnivor. Preferuje rostlinnou potravu (Kear 2005), ale při jejím nedostatku se živí např. larvami pakomárů, měkkýši, larvy dvoukřídlých či nitěnkami (Keller et al. 2009, Phillips 1991, Winfield a Winfield 1994, Suter a van Eerden 1992). Za potravou se vydává převážně v noci (Owen a Black 1990) a potápí se pro ni až na dno, nejčastěji do hloubky 1-3 metry (Winfield a Winfield 1994). Hloubka vody je tak důležitým faktorem při shánění potravy (Nilsson 1972). Hnízdí na eutrofních až neutrálních stojatých vodách, převážně zásaditých s hojnou vodní vegetací a bohatých na rostlinnou i živočišnou potravu (Kear 2005), ale hnízdí i na vodách tekoucích (Suter a van Eerden 1992). Hnízdo si staví na pevnině blízko vody, často na ostrůvcích, nejčastěji do vzdálenosti 10 metrů od břehu (Fox 2005). Hnízdit začíná již v prvním roce života, ale jsou i jedinci, kteří poprvé zahnízdí až ve druhém roce či ještě později (Fox 2005). Samice klade průměrně 8-10 vajec a inkubuje přibližně 25 (24-28) dní (Cramp a Simmons 1977). U poláka velkého je častý hnízdní parazitismus, Petrželková et. al (2013) zaznamenala parazitická vejce v 93 % hnízd s průměrným počtem parazitických vajec 2,5 (1 - 7).

2. Cíle práce

A. INKUBAČNÍ RYTMUS

1. Popis inkubačního rytmu poláka velkého
2. Vzájemné vztahy mezi parametry inkubačního rytmu (počet odchodů, délka odchodů, načasování odchodů, doba strávená na hnízdě)

B. VZTAH MEZI INKUBAČNÍM RYTMEM A ENVIRONMENTÁLNÍMI PODMÍNKAMI

1. Jak teplota vzduchu a množství srážek ovlivňuje inkubační chování samice?

C. TĚLESNÁ HMOTNOST SAMICE

1. Jaká je variabilita v tělesné hmotnosti samic poláka velkého v době inkubace?
Existuje vztah mezi hmotností samice a datem snesení prvního vejce?
2. Jaký vliv má hmotnost samice na její inkubační rytmus?

3. Metodika

3.1 Terénní výzkum

Data potřebná k popisu inkubačního chování poláka velkého jsem získala při výzkumu v CHKO Poodří v Moravskoslezském kraji během tří hnízdních sezon (2008, 2009, 2010). Data byla získána díky spolupráci více lidí, já měla možnost se prací v terénu účastnit v roce 2010.

Sledovaná hnízda se nacházela na třech lokalitách: ostrovy na Horním a Dolním Bartošovickém rybníku u obce Bartošovice a na rybníku Bezruč u obce Jistebník, okres Nový Jičín. Z celkové počtu záznamů z 68 hnízd jsem získala hodnotné informace z 37 hnízd (ostatní hnízda neměla dobrou výpovědní hodnotu): 6 hnízd z Dolního Bartošovického rybníku, 27 hnízd z Dolního Bartošovického rybníku a 4 hnízda z rybníku Bezruč. Z roku 2008 bylo použito 14 hnízd, z roku 2009 11 hnízd a z roku 2010 12 hnízd (Tab. 1). Data použita v analýzách pocházela z hnízd měřených v obdobích 28. 5. - 1. 7. 2008, 13. 5. - 15. 6. 2009 a 27. 5. - 2. 7. 2010.

Tab. 1: Počet hnízd, která byla použita pro studování inkubačního rytmu poláka velkého. Rozděleno podle roku a lokality.

	Horní Bartošovický rybník	Dolní Bartošovický rybník	rybník Bezruč
rok 2008	5	7	2
rok 2009	0	10	1
rok 2010	1	10	1

Pod každé hnízdo byla umístěna váha s připojeným dataloggerem, který zaznamenával v třiminutových (v roce 2008) či jednominutových (v letech 2009 a 2010) intervalech aktuální napětí a pomocí teplotních sond i teplotu. Použili jsme datalogger „Comet“, typ S3121. K dataloggeru byla připojena napájecí baterie, která zajišťovala chod dataloggeru.

Instalace váhy byla prováděna velice opatrně a tak, aby se stav hnízda po instalaci váhy co nejvíce podobal stavu před manipulací s hnízdem. Nejprve byla odebrána vejce. Hnízdo jsme zvedli ze země a položili stranou. V místě, kde hnízdo původně leželo jsme vykopali mělkou prohlubeň, do které jsme umístili váhu a do vegetace vedle hnízda ukryli plastovou krabičku s připojeným dataloggerem a napájecí baterií. Poté bylo hnízdo umístěno na váhu a vejce vrácena zpět do něj. Místo bylo označeno kouskem červené lepenky, aby bylo později při kontrole snadno nalezeno. Kontroly probíhaly v několikadenních intervalech, při kterých se zaznamenával stav hnízda, v případě potřeby byla vyměněna baterie napájející datalogger. Po dokončení inkubace (ať už úspěšné či neúspěšné), byla váha odebrána a data z dataloggeru stažena do počítače. Následně bylo možno váhu i datalogger opět použít.

3.2 Zpracování dat

Data z dataloggerů

K zobrazení dat z dataloggerů jsem použila program COMET 2.2.3.0. Program COMET 2.2.3.0 nabízí pro zobrazení dat výpis hodnot v tabulce i jejich zobrazení v grafu spolu s časovým měřítkem. Datalogger zaznamenával pohyby na hnízdě jako změnu napětí. Po převedení hodnot udaných ve voltech pomocí kalibrační rovnice (vypočítané pro každou váhu) na gramy jsem dostala údaje o tělesné hmotnosti samice. Jako odchod samice z hnízda jsme vyhodnotila pokles napětí odpovídající více jak 400 g. Příchod na hnízdo odpovídal naopak vzrůstu napětí odpovídající hmotnosti nad 400 g. Změny o menším napětí jsem vyhodnotila jako jiné pohyby, než je odchod či příchod a dál s nimi nepracovala.

Průměrnou hmotnost samice při odchodu jsem spočítala jako rozdíl průměru deseti po sobě jdoucích hodnot před odchodem a průměru deseti po sobě jdoucích hodnot po odchodu. Průměr z deseti hodnot jsem prováděla za účelem snížení vlivu hodnot, které nebyly zaznamenány v úplném klidu samice. Příliš velké výkyvy jsem z výpočtu průměru vynechala. V případě, že mezi odchodem a příchodem (či obráceně) bylo méně jak deset hodnot, počítala jsem průměr ze všech hodnot mezi nimi, avšak minimálně ze dvou. Ojedinelou hodnotu jsem vyloučila coby náhodný výkyv napětí při

jiných pohybech nežli odchod samice z hnízda. Hmotnost samice při návratu jsem počítala obdobně jako rozdíl průměru před příchodem a po příchodu. Denní hmotnost samice jsem vypočítala zprůměrováním všech hmotností naměřených za den.

Hnízdo nemá pevnou strukturu a běžnými pohyby na hnízdě či cíleným upravováním hnízda samicí se může stát, že se hnízdo vůči váze nějakým způsobem posune a zaznamenané hodnoty jsou pak jiné, než odpovídá skutečnosti. Pokud se do vážícího mechanismu dostane nějaký materiál (např. větvička), zařízení se může částečně či úplně zablokovat a nemůže dobře fungovat. Pro analýzu dat bylo nutné prostudovat záznamy z dataloggerů a rozhodnout o relevantnosti dat. V záznamech se poměrně často ukazovaly nereálně nízké hodnoty, např. když se zdálo, že samice po jednom týdnu inkubace ztratila polovinu své hmotnosti a další den již měla hmotnost obdobnou hmotnosti na začátku inkubace. Toto datum se překrývalo s datem výměny baterie v dataloggeru, z čehož jsme usoudili, že příčina bude ve sníženém výkonu slábnoucí baterie. Záznamy jsem pečlivě prozkoumala a k analýze vybrala ty, které dle mého úsudku obsahovala data vypovídající o skutečném inkubačním rytmu samic, bez vlivu „nepřirodních“ činitelů jako např. zmíněné zablokování váhy či slábnoucí baterie.

Pro rozpoznávání odchodů samice z hnízda a návratů na něj a pro výpočet průměrných hodnot jsem použila program vytvořený čistě pro tyto účely Ing. Ondřejem Vargou. Program podle zadaných kritérií vypočítával napěťové změny. Vedle toho jsem také kontrolovala průběh grafu a případně opravovala hodnoty spočítané programem, u kterých bylo patrné, že se nejedná o jasný odchod či příchod na hnízdo a program je nemohl správně identifikovat - jako např. pokles napětí na nulu při výměně baterie, prudké výkyvy hodnot, které mohly být způsobeny různými aktivitami na hnízdě, které byly pozorovány u dalších vodních ptáků, jako např. upravování hnízda (Cooper 1978), upravování polohy vajec či jejich otáčení (Cooper 1978) či přítomnost parazitické samice na hnízdě (Hořák a Klvaňa 2008) apod.

Celkem jsme získali data z 68 hnízd. Poměrně velká část samic nedokončila úspěšně svou inkubaci, data z dataloggerů těchto hnízd nebyla příliš spolehlivá a k analýze inkubačního chování a na ně působících faktorů je nebylo možno použít. Z celkového počtu sledovaných hnízd bylo k analýzám použito 37 záznamů – záznamů z hnízd, ze kterých se dala vyhodnotit potřebná data týkající se inkubačního chování poláka velkého.

Zkoumané prvky inkubačního chování

Zkoumanými prvky inkubačního chování byly počet odchodů za den, délka odchodů, načasování odchodů a doba strávená denně na hnízdě. Zajímalo mne samotný průběh inkubace, jak se inkubační chování mění v průběhu dne i jak se mění v průběhu celé inkubace. Jako faktory potenciálně ovlivňující průběh inkubace jsem uvažovala teplotu, intenzitu srážek, tělesnou hmotnost samice, rok hnízdění, hnízdní lokalitu, datum snesení prvního vejce a vliv světlé, resp. tmavé části dne.

- **Doba strávená denně na hnízdě**

V literatuře je tento pojem znám jako „incubation constancy“, příp. „incubation attentiveness“. Je to procentuálně vyjádřený čas strávený samicí denně na hnízdě. Díky známému času odchodu samice z hnízda a příchodu zpět jsem mohla jasně určit, jakou dobu samice strávila mimo hnízdo. Pokud samice byla mimo hnízdo na přelomu dvou dnů, rozdělila jsem tento odchod na dvě části. Čas strávený mimo hnízdo před půlnocí jsem započítala do předešlého dne, čas strávený mimo hnízdo po půlnoci do dne následujícího.

- **Počet odchodů**

Prvním zkoumaným parametrem inkubačního rytmu samic poláka velkého je počet odchodů za den. Vedle celkového počtu odchodů za den jsem také porovnávala četnost odchodů během světlé a tmavé části dne. Každý odchod byl jasně identifikovatelný na vizuálním zobrazení dat v grafu díky prudkému poklesu napětí, který datalogger zaznamenal při odchodu samice z hnízda. Za každý den jsem spočítala počet odchodů a pak pro každou samici udělala průměr za celou dobu inkubace.

- **Délka odchodů**

Délku odchodů samice z hnízda jsem také zkoumala jak v rámci celého dne, tak v rámci světlé a tmavé části dne. Vedle toho jsem ještě rozdělila délku odchodů podle času odchodu i návratu - odchod i návrat za tmy, odchod i návrat za světla, odchod za tmy a návrat za světla, odchod za světla a návrat za tmy. Délka odchodu byla vymezena odchodem z hnízda (prudký pokles napětí) a příchodem (prudký vzrůst napětí). Pokud byla samice mimo hnízdo na

přelomu dvou dnů, započítala jsem pobyt mimo hnízdo do předešlého dne. Za každý den jsem spočítala průměrnou délku odchodů a pak pro každou samici udělala průměr za celou dobu inkubace.

- **Načasování odchodů**

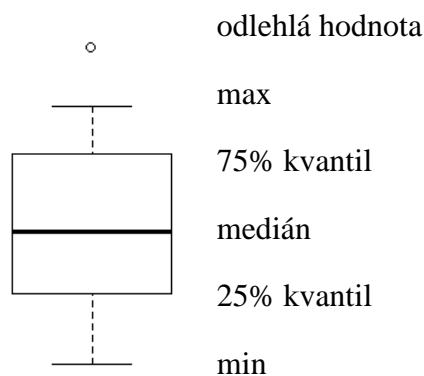
Dále jsem zkoumala četnost a délku odchodů v jednotlivých hodinách. Četnost odchodů jsem vyjádřila procentuálně - zaznamenala jsem, kolikrát v jakou hodinu samice za celou dobu inkubace odešla a poté spočítala, v kolika procentech případů samice odešla právě v tuto hodinu. Následně jsem udělala průměrné hodnoty pro všechny samice v jednotlivých hodinách. Poté jsem pro každou hodinu jsem zaznamenala, na jak dlouho samice opustila hnízdo (při odchodu v danou hodinu) a spočítala průměrnou hodnotu za celou dobu inkubace pro jednotlivé hodiny.

Jednotlivé parametry inkubačního chování jsem počítala vždy pro jednotlivá hnízda (jednotlivé samice). V analýzách jsem potom počítala s průměry jednotlivých hnízd za celou dobu jejich inkubace.

Statistické zpracování

Pro statistické zpracování dat jsem použila program R, verze 2.12.1 (© 2010 The R Foundation for Statistical Computing). Zkoumaná data jsem před analýzou vždy otestovala Shapiro-Wilkovým testem normality. U dat s normálním rozložením jsem použila analýzu variance (ANOVA), analýzu variance s opakovaným měřením či lineární regresi, Tam, kde data neměla normální rozložení, jsem prvně zkusila data ztransformovat (použít jejich mocninu, odmocninu či je zlogaritmovat). Ani v jednom případě se ovšem normalita nezlepšila a k analýze jsem tedy použila neparametrické alternativy uvedených testů (Kruskal-Wallisův test, Friedmanův test s opakovaným měřením a Spearmanův korelační test). V případech, kdy bylo nutno použít analýzu variance s párovým porovnáním a data neměla normální rozložení, jsem použila její neparametrickou alternativu - párový Wilcoxonův test. Všude uvádím průměr \pm SD. Pro porovnání jednotlivých úrovní při analýze variance jsem použila TukeyHSD test, resp. neparametrický Kruskal-Mc test. Příslušný test i post-hoc test je vždy uveden.

K zobrazení dat jsem používala krabicové diagramy a bodové grafy. Krabicový diagram zobrazuje vždy medián (silná čára uvnitř krabice), 25% a 75% kvantil (horní a dolní okraj krabice), minimální a maximální hodnota (vousy) a příp. odlehlé hodnoty (samostatné body).



Tělesná hmotnost samice

Tělesnou hmotnost samic jsme měřili dvěma způsoby - pomocí vah pod hnízdy, které zaznamenávaly hmotnost po celou dobu inkubace a vážením odchycených samic pomocí pesoly.

Odchyt samic probíhal převážně v druhé polovině inkubace (průměrně 15. den inkubace, min. 9. den, max. 25. den). Samice byla v plátěném pytlíku zvážena pesolou.

Aby byla data z vah pod hnízdy porovnatelná s daty získanými zvážením odchycených samic, jako hmotnost samice jsem spočítala průměr hodnot naměřených dataloggerem (a přepočítaných na gramy) v období mezi 9. - 25. dnem inkubace - tedy v období, kdy probíhaly odchvy samic.

Hmotnost odchycených samic jsem porovnávala s jejich hmotností zaznamenanou vahami pod hnízdem v den jejich odchytu a podle rozdílu těchto dvojic záznamů jsem zjistila spolehlivost svého výběru dat k analýze. Těchto dvojic bylo celkem pět. Rozdíl v těchto hmotnostech buď znamená špatné fungování váhy pod hnízdem nebo nepřesné posouzení relevantnosti dat. Rozdíl nebyl nikde vyšší jak 18 % (max. 125 g) a tudíž jsem se rozhodla hodnoty mnou vybraných záznamů použít. Celkem jsem měla údaje o hmotnosti 26 samic – 15 z odchytů a 11 z vah pod hnízdy.

Vzájemné vztahy mezi parametry inkubačního chování

Zajímalo mě, zda spolu jednotlivé prvky inkubačního chování poláka velkého nějakým způsobem souvisí a zda v inkubačním chování hraje roli tělesná hmotnost samice. Zkoumala jsem, zda samice odchází z hnízda v pravidelných intervalech, v určitou hodinu, případně na určitou dobu či jsou její odchody dány celkovou dobou strávenou mimo hnízdo, čehož může dosáhnout buď krátkými, zato častějšími odchody nebo delšími a méně častými odchody.

K analýze vztahů mezi parametry inkubačního chování a hmotností jsem použila lineární regresi, obecný lineární model a Spearmanovův korelační test - neparametrickou obdobou lineární regrese.

Faktory ovlivňující inkubační rytmus samic

Na inkubační rytmus samic může působit mnoho různých vlivů, ve své práci jsem se zaměřila na vliv roku a lokality měření, světla (světlá vs. tmavá část dne), okolní teploty, inenzity srážek, tělesné hmotnosti samice a data snesení prvního vejce.

- **Rok**

V první řadě jsem se snažila zjistit, zda existují meziroční rozdíly v inkubačním rytmu samic. Měření probíhalo po tři roky (2008 – 2010), rozdíly jsem testovala analýzou variance, příp. její neparametrickou alternativou Kruskal-Wallisovým testem.

- **Lokalita**

Měření bylo prováděno na třech lokalitách – Dolní a Horní Bartošovický rybník a rybník Bezruč. Vliv lokality jsem zkoumala neparametrickým Kruskal – Wallisovým testem.

- **Datum snesení prvního vejce**

Meziroční podmínky pro inkubaci se mohou lišit a načasování inkubace se může datumově lišit od ostatních let. Pokud jsou např. v jeden rok vhodné podmínky k hnízdění už v květnu, ale příští rok až na konci června, nelze jako datum snesení prvního vejce brát pořadí daného dne v roce, nýbrž uvažovat jeho

postavení vůči datům snesení prvního vejce ostatních samic v dané sezoně. Abych vyřešila tento problém, spočítala jsem pro každý rok medián dat snesení prvního vejce. Od tohoto mediánu jsem pak spočítala, o kolik dní se liší snesení prvního vejce pro jednotlivá hnízda.

Ke zkoumání vlivu data snesení prvního vejce na jednotlivé parametry inkubačního rytmu samic jsem použila Spearmanův korelační test coby neparametrickou obdobu lineární regrese.

- **Část dne**

Při zkoumání počtu a délky odchodů samice z hnízda a doby strávené denně na hnízdě jsem se snažila zjistit, zda je rozdíl v těchto parametrech v rámci dne - zda se od sebe liší světlá a tmavá část dne. Jako mezníky pro začátek a konec světlé, resp. tmavé části dne jsem použila východ a západ Slunce. Přesný čas východů a západů pro každý den jsem získala z volně dostupného přehledu na internetu (<http://calendar.zoznam.sk/sunset-cz.php>), kde jsem jako oblast zadala Nový Jičín. Časové rozmezí, kdy vycházelo a zapadalo Slunce během našeho měření v jednotlivých letech, je znázorněno v Tab. 2. Světlá a tmavá část dne byla v měřeném období v poměru přibližně 2:1 – světlá část trvala průměrně 16,1 hodin a tmavá část 7,8 hodin.

Vliv světla jsem testovala analýzou variance s opakovaným měřením. V případě, že data neměla normální rozložení, jsem použila Friedmanův test s opakovaným měřením.

Tab. 2: Čas a datum východů a západů Slunce v době měření inkubačního chování samic poláka velkého pro jednotlivé roky.

Rok	Počet měřených dní v daný rok (měřené období)	Východ Slunce		Západ Slunce	
		min (datum)	max (datum)	min (datum)	max (datum)
2008	37 (27.5. - 2.7.)	4:40 (11. - 23.6.)	4:50 (27.5.)	20:40 (27.5.)	20:59 (23. - 28.6.)
2009	35 (21.5. - 23.6.)	4:40 (12. - 23.6.)	4:57 (21.5.)	20:31 (21.5.)	20:58 (20. - 23.6.)
2010	39 (27.5. - 2.7.)	4:40 (12. - 24.6.)	4:51 (27.5.)	20:39 (27.5.)	20:59 (24. - 29.6.)

- **Teplota**

Teplota byla měřena každý rok po celou dobu měření, také pomocí dataloggerů, v třiminutových intervalech. V roce 2008 byla teplota měřena pro každé hnízdo zvlášť, v roce 2009 pro každou hnízdní lokalitu (jednotlivé rybníky) a v roce 2010 pro celou hnízdní oblast (všechny rybníky). Ačkoliv se v jednotlivých sezónách ustupovalo od individuálního měření teploty kvůli minimálním rozdílům teploty mezi hnízdy i mezi lokalitami, k analýze vlivu na jednotlivé prvky inkubačního chování každé samice jsem použila data s co nejpřesnějšími teplotami, které jsem měla k dispozici (tedy v roce 2008 teploty naměřené u každého hnízda, v roce 2009 teploty naměřené na jednotlivých lokalitách a v roce 2010 jsem použila teploty souhrnné pro celou oblast výzkumu).

V roce 2008 a 2009 jsem měla pro stejný den několik teplotních záznamů. Z těchto záznamů jsem spočítala pro každý den průměrnou hodnotu a ty pak použila k analýze meziročního teplotního rozdílu. Data neměla normální rozložení, použila jsem tedy Kruskal-Wallisův test.

Také jsem rozdělila teplotu každého dne na teplotu světlé a tmavé části dne a testovala její vliv na počet a délku odchodů ve světlé a tmavé části dne.

- **Srážky**

Data o denním úhrnu srážek pro měřenou oblast (meteostanice Studénka) jsem získala od ČHMÚ. Vybrala jsem hnízda, která byla měřena ve dnech s velmi slabou intenzitou srážek ($< 0,1$ mm) i ve dnech se silnou intenzitou srážek (> 8 mm) a zkoumala vliv srážek na inkubační chování samic použitím analýzy variance s opakovaným měřením, případně její neparametrickou alternativu - Friedmanův test s opakovaným měření.

Změny inkubačního chování s postupem inkubace

S postupem inkubace se podmínky a nároky na inkubaci mohou měnit. Abych otestovala, zda se tato změna nároků projeví i v inkubačním rytmu samic, porovnávala jsem jednotlivé parametry inkubačního chování samic na začátku na konci inkubace.

Počítala jsem s tím, že inkubace trvá průměrně 23 dní. Ze známého data snesení prvního vejce a počtu vajec v hnízdě jsem byla schopna přiřadit k jednotlivým dnům číslo, o kolikátý den inkubace se jedná. První týden inkubace odpovídá dnům 1 – 7, prostřední fáze inkubace dnům 8 – 16 a poslední (pro zjednodušení nazván „třetí“) týden inkubace dnům 17 – 23. Ve své práci jsem pak testovala rozdíly v inkubačním rytmu mezi prvním a třetím týdnem inkubace.

Data získaná dataloggery nepocházejí ze stejného inkubačního stadia samic. Některé váhy byly instalované již na začátku inkubace a zaznamenávání dat trvalo až do vylíhnutí mláďat, u jiných se nepodařilo nahrát data až do konce inkubace a některé váhy se instalovaly pod hnízda až po několika dnech inkubace. Pro porovnání změn inkubačního chování na začátku a na konci inkubace jsem použila jen ta hnízda, u kterých byl záznam jak z prvního, tak z třetího týdne inkubace, celkem 18 hnízd. K testování rozdílu v inkubačním rytmu samic mezi prvním a třetím týdnem inkubace jsem použila analýzu variance s párovým porovnáním a v případě, že nebyla splněna podmínka normálního rozložení dat, jsem použila její neparametrickou alternativu - Friedmanův test s párovým porovnáním.

4. Výsledky

4.1 Environmentální podmínky

Průměrná denní teplota se v jednotlivých letech signifikantně lišila (ANOVA: $F(2,34) = 30,67$; $p \ll 0,001$; $n = 37$). Tukey HSD test potvrdil rozdíl mezi všemi lety (všechna $p < 0,05$). Lišila se teplota světlé části dne (ANOVA: $F(2,34) = 18,81$; $p \ll 0,001$; $n = 37$) i tmavé části dne (Kruskal-Wallisův test: $\chi^2 = 20,02$; $df = 2$; $p < 0,001$; $n = 37$). TukeyHSD test potvrdil signifikantní rozdíl v teplotách světlé části dne v letech 2008 a 2009 a v letech 2009 a 2010 (obě $p < 0,001$). Rozdíl v letech 2008 a 2010 byl marginálně nesignifikantní ($p = 0,07$). Kruskal-Wallis test rozdílů v teplotě tmavé části dne potvrdil signifikantní rozdíl také v letech 2008 a 2009 ($p < 0,1$) a v letech 2009 a 2010 ($p < 0,001$), rozdíl ale není mezi lety 2008 a 2010 ($p < 0,8$). Přehled o teplotách jednotlivých let poskytuje Tab. 3.

Tab. 3: Průměrné denní teploty, teploty světlé a tmavé části dne \pm SD

Rok	Počet měřených dní v daném roce	Průměrná denní teplota [°C]	Průměrná teplota světlé části dne [°C]	Průměrná teplota tmavé části dne [°C]
2008	37	$16,2 \pm 0,7$	$18,6 \pm 1$	$13,9 \pm 0,7$
2009	35	$13,9 \pm 1,3$	$16,3 \pm 1,6$	$11,5 \pm 1,3$
2010	39	$17,3 \pm 1,2$	$19,9 \pm 1,6$	$14,8 \pm 1,8$

Průměrný denní úhrn srážek, se kterými se samice potýkali se meziročně nelišil (Kruskal-Wallisův test: $\chi^2 = 5,17$; $df = 2$; $p = 0,08$; $n = 37$) - průměr $4 \pm 3,1$ mm denně. Denní úhrn srážek je zobrazen v Tab. 4.

Tab. 4: Počet dní měřených v letech 2008 - 2010 rozdělených podle intenzity srážek.

Rok	Počet měřených dní v daném roce	Velmi slabá intenzita (<0,1 mm srážek)	Slabá intenzita (0,2 - 2,5 mm srážek)	Mírná intenzita (2,6 - 8 mm srážek)	Silná až velmi silná intenzita (>8,1 mm srážek)
2008	37	29	1	4	4
2009	35	16	5	5	8
2010	39	20	8	4	5

4.2 Doba strávená na hnízdě, počet odchodů, délka odchodů a jejich načasování

Doba strávená na hnízdě

Samice tráví denně na hnízdě průměrně $21,4 \pm 1,2$ hodin (tj. $89,3 \pm 4,8$ % dne) ($n = 37$). Na dobu strávenou na hnízdě nemá vliv rok (Kruskal-Wallis: chi-squared = 4,25; df = 2; p-value = 0,12; $n = 37$), lokalita (Kruskal-Wallis: chi-squared = 3,9; df = 2; p-value = 0,14; $n = 37$) ani datum snesení prvního vejce (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,14$; $p = 0,39$; $n = 37$).

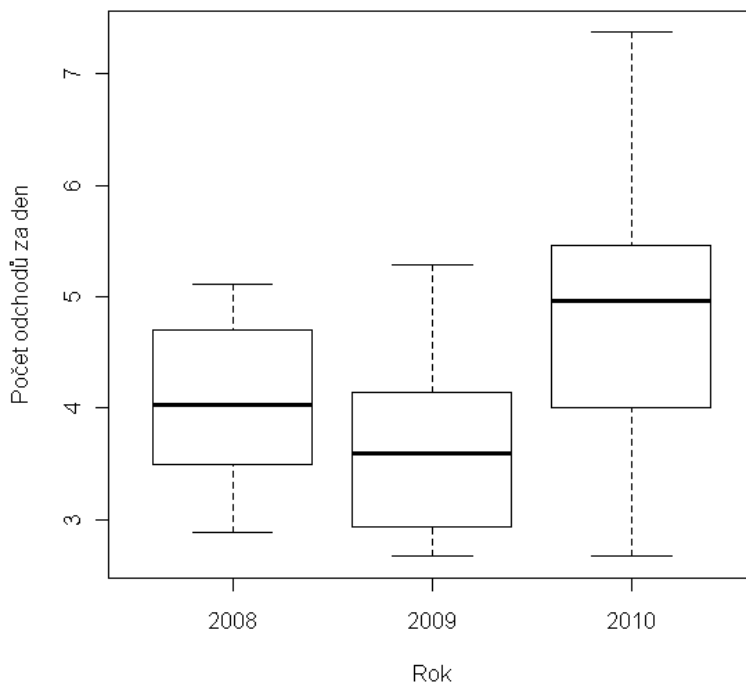
Při zkoumání světlé a tmavé části dne jsem zjistila, že během světlé části dne stráví na hnízdě $14,6 \pm 0,6$ hodin (tj. $60,8 \pm 2,5$ % dne a $68,2 \pm 0,6$ % z celkové doby strávené denně na hnízdě) a během tmavé části dne $6,8 \pm 0,9$ hodin (tj. $28,3 \pm 3,8$ % dne a $31,8 \pm 4,2$ % z celkové doby strávené denně na hnízdě). Pokud spočítám relativní dobu strávenou na hnízdě během světlé a tmavé části dne (tak, že vztáhnu počet hodin strávený na hnízdě během světlé části dne k počtu hodin světlé části dne a obdobně u tmavé části dne), vyjde mi, že samice tráví na hnízdě průměrně $90,6 \pm 0,04$ % času světlé části dne ($n = 37$) a $86,2 \pm 0,1$ % času tmavé části dne ($n = 37$). Statistická analýza potvrdila, že mezi relativní dobou strávenou na hnízdě během světlé a tmavé části dne je významný rozdíl (párový neparametrický Wilcoxonův test: $V = 532$; $p < 0,01$; $n = 37$).

Doba strávená denně na hnízdě není ovlivněna průměrnou denní teplotou (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,25$; $p = 0,14$; $n = 37$). Při rozlišení tmavé a světlé části dne nemá ani průměrná teplota v době světla vliv na dobu strávenou na hnízdě v době světla (Lineární regrese: $R^2 = 0,02$; $p = 0,36$; $n = 37$) a průměrná teplota v době tmy nemá vliv na dobu strávenou na hnízdě za tmy (Spearmanův korelační test: $\rho = 0,03$; $p = 0,86$; $n = 37$).

Doba strávená denně na hnízdě se nemění ani s různou intenzitou srážek (Friedmanův test a opakovaným měřením: $\chi^2 = 0,13$; $df = 1$; $p = 0,72$; $n = 32$).

Počet odchodů

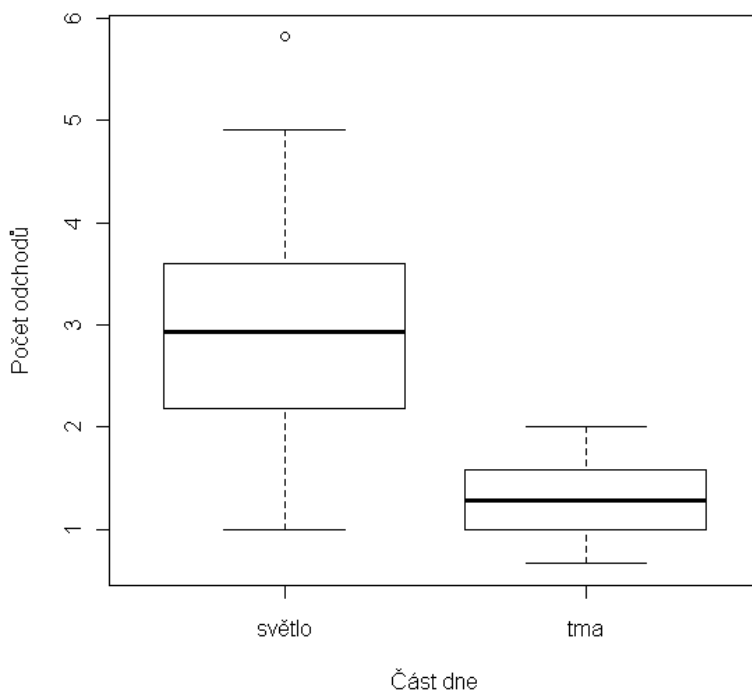
Průměrný počet odchodů za celý den je $4,2 \pm 1$ ($n = 37$), přičemž se prokazatelně liší mezi lety (ANOVA: $F(2;34) = 4,92$; $p < 0,05$; $n = 37$). V roce 2008 byl průměrný počet odchodů za den $4 \pm 0,7$ ($n = 14$), v roce 2009 $3,7 \pm 0,9$ ($n = 11$) a v roce 2010 $4,9 \pm 1,3$ ($n = 12$) (Obr. 1). Statisticky významný rozdíl v počtu odchodů byl mezi lety 2009 a 2010 ($p < 0,05$), počet odchodů mezi ostatními lety se nelišil (všechna $p > 0,07$).



Obr. 1: Rozdíl v počtu odchodů samice z hnízda za den v letech 2008 - 2010; (mezi 2009 a 2010 $p < 0,05$, ostatní $p > 0,07$).

Oproti roku měření nemá na počet odchodů za den vliv lokalita (Kruskal-Wallis: chi-squared = 3,05; df = 2; p = 0,22; n = 37) ani datum snesení prvního vejce (Spearmanův korelační test: rho = 0,07; p = 0,66; n = 37).

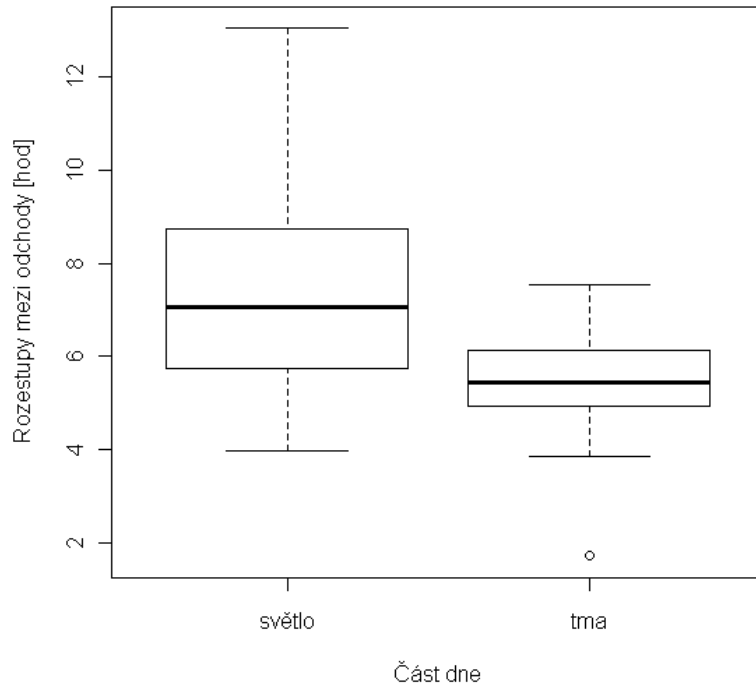
Po rozdělení dne na světlou a tmavou část dne jsem zjistila, že samice z hnízda odchází častěji za světla než za tmy (ANOVA s opakovaným měřením: $F(1;70) = 25,13$; $p \ll 0,001$; n = 37). Průměrný počet odchodů za světla je $2,9 \pm 1$ a za tmy $1,3 \pm 0,4$ (n = 37) (Obr. 2).



Obr. 2: Rozdíl v počtu odchodů samice z hnízda během světlé a tmavé části dne; (ANOVA s opakovaným měřením: $F(1;70) = 25,13$; $p \ll 0,001$; n = 37).

Mnohem zajímavější je ale porovnání relativních četností odchodů vzhledem k počtu hodin trvání jednotlivých fází dne. Abych mohla porovnat frekvenci odchodů za světla a za tmy a posoudit, zda je počet odchodů v jedné z period častější, vztáhla jsem počet odchodů za světla, resp. za tmy, na počet hodin světla, resp. tmy pro jednotlivé dny a vypočítala tak periodu, s jakou samice odchází během světlé a tmavé fáze dne. Zjistila jsem, že samice neodchází z hnízda v pravidelných intervalech po celý den, nýbrž za tmy opouští hnízdo v kratších intervalech než za světla (za tmy jednou za $5,5 \pm 1,2$ hodin (n = 37), za světla jednou za $7,3 \pm 2,3$ hodin

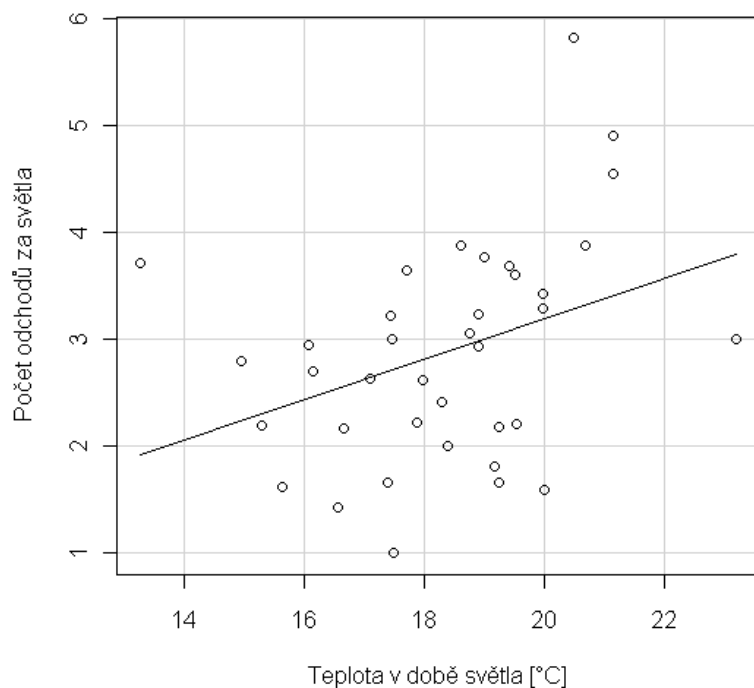
(n = 37)) - odchody za tmy jsou tedy relativně častější než za světla (ANOVA s opakovaným měřením: $F(1;70) = 4,47$; $p < 0,05$; n = 37) (Obr. 3).



Obr. 3: Rozdíl v periodě odchodů samice z hnízda během světlé a tmavé části dne; (ANOVA s opakovaným měřením: $F(1;70) = 4,47$; $p < 0,05$; n = 37).

Počet odchodů z hnízda se neliší při různých intenzitách srážek (ANOVA s opakovaným měřením: $F(1;60) = 0,95$; $p = 0,33$; n = 32), ani se nemění s různou denní teplotou (Lineární regrese: $R^2 = 0,04$; $p = 0,27$; n = 37).

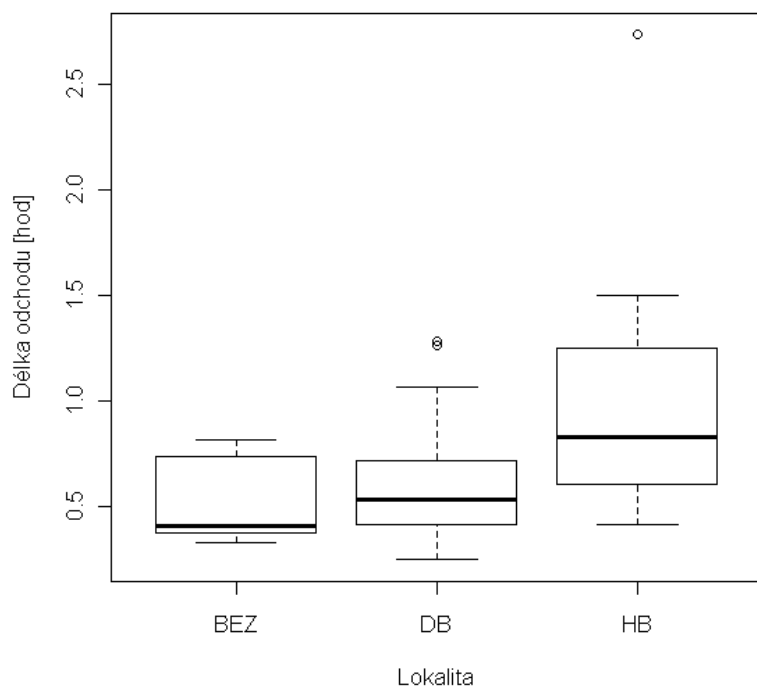
Při zkoumání jednotlivých částí dne se ukázalo, že ve světlé části dne spolu teplota a počet odchodů koreluje (Lineární regrese: $R^2 = 0,14$; $p < 0,05$; n = 37), ale v tmavé části dne již ne (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,17$; $p = 0,32$; n = 37) (Obr. 4).



Obr. 4: Korelace mezi teplotou v době světla a počtem odchodů za světla; (Lineární regrese: $R^2 = 0,14$; $p < 0,05$; $n = 37$).

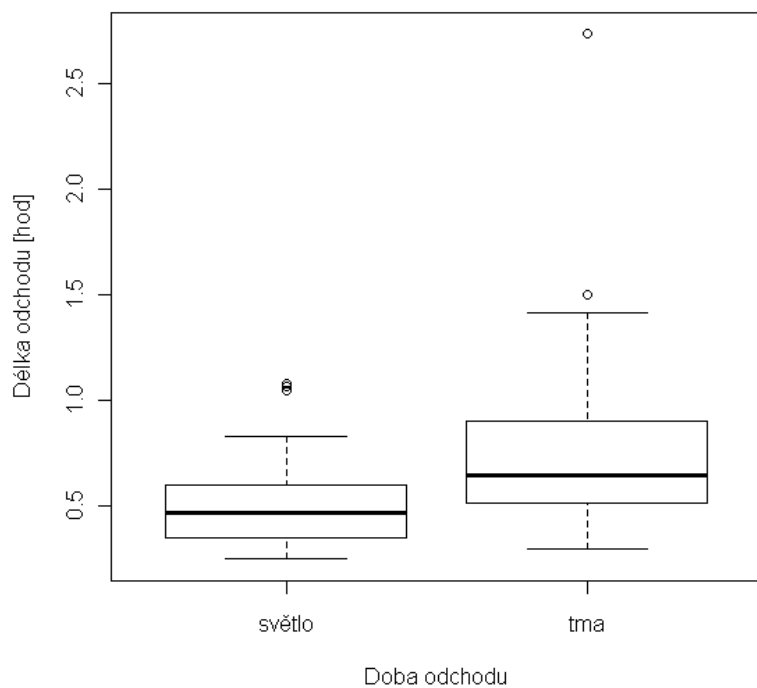
Délka odchodů

Průměrná délka odchodu samic z hnízda za den je $0,6 \pm 0,3$ hodiny ($n = 37$). Na délku odchodu nemá vliv rok (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1,38$; $df = 2$; $p = 0,5$; $n = 37$) ani datum snesení prvního vejce (Spearmanův korelační test: $\rho = 0,04$; $p = 0,837$; $n = 37$), ale s marginální signifikancí se liší na jednotlivých lokalitách (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 6,57$; $df = 2$; $p < 0,05$). Mezi délkou odchodů na Dolním a Horním Bartošovickém rybníku je marginálně nesignifikantní rozdíl ($p > 0,06$), stejně tak na Horním Bartošovickém rybníku a rybníku Bezruč ($p > 0,07$). Na Dolním Bartošovickém rybníku a rybníku Bezruč nebyl rozdíl ($p > 0,9$). Samice hnízdící na Horním Bartošovickém rybníku odchází na $1 \pm 0,5$ hodiny ($n = 6$), samice hnízdící na Bezruč na $0,5 \pm 0,2$ hodiny ($n = 4$) a samice hnízdící na Dolním Bartošovickém rybníku na $0,6 \pm 0,5$ hodiny ($n = 27$) (Obr. 5).



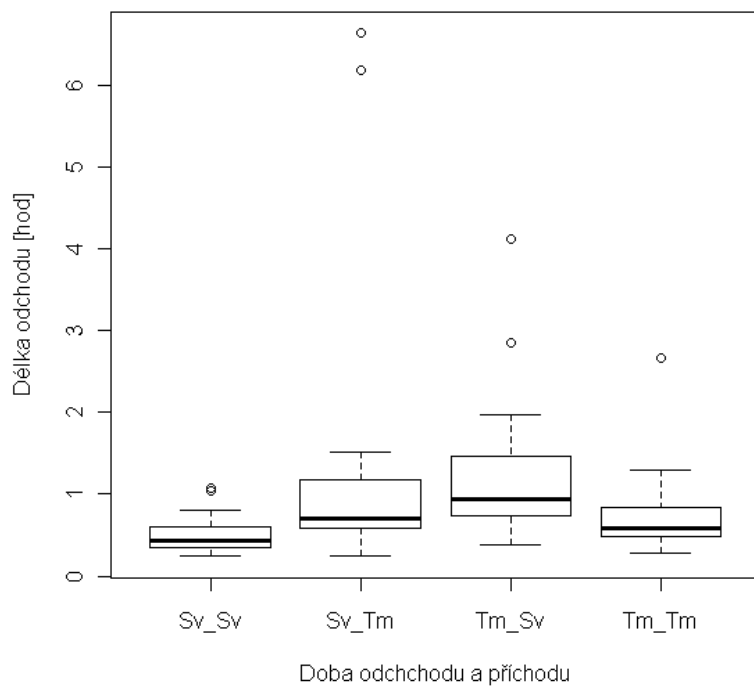
Obr. 5: Rozdíl v délce odchodu samic z hnízda na jednotlivých lokalitách (BEZ - Bezruč, DB - Dolní Bartošovický rybník, HB - Horní Bartošovický rybník); (mezi DH a BH $p < 0,05$; ostatní $p > 0,07$).

Pokud samice odejde za světla, odchází průměrně na $0,5 \pm 0,2$ hodiny ($n = 37$), pokud odejde za tmy, odchází průměrně na $0,8 \pm 0,4$ hodiny ($n = 37$). Délka odchodu při odchodu za světla se významně liší od délky odchodu při odchodu za tmy (Friedmanův test s opakovaným měřením: $\chi^2 = 13,44$; $df = 1$; $p < 0,001$; $n = 37$) (Obr. 6).



Obr. 6: Rozdíl v délce odchodu při odchodu za světla a za tmy; (Friedmanův test s opakovaným měřením: $\chi^2 = 13,44$; $df = 1$; $p < 0,001$; $n = 37$).

Na délku odchodu má vedle načasování odchodu (za světla či za tmy) také vliv doba příchodu zpět na hnízdo (za světla či za tmy) (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 33,95$; $df = 3$, $p \ll 0,001$) (Obr. 7). Jednotlivé průměrné délky odchodů daných 4 kategorií jsem vypsala v Tab. 5 a míru signifikance rozdílu mezi jednotlivými kategoriemi v Tab. 6.



Obr. 7: Rozdíl v délce odchodu z hnízda v době světla (Sv_Sv), tmy (Tm_Tm), při odchodu za světla a návratu za tmy (Sv_Tm) a při odchodu za tmy a návratu za světla (Tm_Sv); (Kruskal-Wallis: chi-squared = 33,95; df = 3; p << 0,001).

Tab. 5: Délka odchodu po zohlednění doby odchodu (za světla či za tmy) a návratu (za světla či za tmy) na hnízdo.

Doba odchodu	Doba návratu	Délka odchodu v hodinách	n
Světlo	světlo	0,5 ± 0,2	37
světlo	tma	1,2 ± 1,5	29
tma	tma	0,7 ± 0,4	37
tma	světlo	1,3 ± 1,0	22

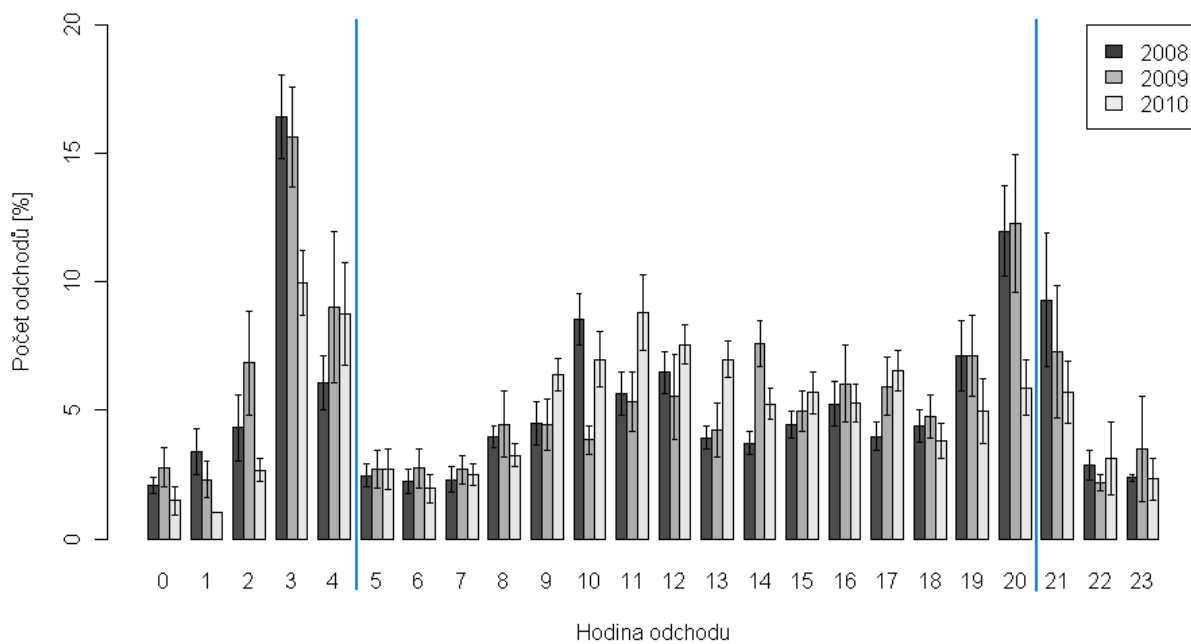
Tab. 6: Rozdíly v délce odchodu při odchodu i návratu za světla (Sv_Sv), při odchodu za světla a návratu za tmy (Sv_Tm), při odchodu i návratu za tmy (Tm_Tm) a při odchodu za tmy a návratu za světla (Tm_Sv) (neparametrické párové testy Kruskalmc).

	Sv_Sv	Sv_Tm	Tm_Tm	Tm_Sv
Sv_Sv	-	p < 0,001	p > 0,06	p << 0,001
Sv_Tm	p < 0,001	-	p > 0,3	p > 0,9
Tm_Tm	p > 0,06	p > 0,3	-	p < 0,05
Tm_Sv	p << 0,001	p > 0,9	p < 0,05	-

Délka odchodu se nemění s intenzitou srážek (Friedmanův test s opakovaným měřením: chi-squared = 0,13; df = 1; p = 0,72; n = 32) a neovlivňuje ji ani průměrná denní teplota (Spearmanův korelační test: rho = 0,05; p = 0,77; n = 37). Pokud rozdělím den a světlou a tmavou část, zjistím, že ani průměrná teplota světlé části dne neovlivňuje délku odchodu při odchodu za světla (Spearmanův korelační test: rho = 0,05; p = 0,75; n = 37) a ani průměrná teplota tmavé části neovlivňuje délku odchodu při odchodu za tmy (Spearmanův korelační test: rho = -0,12; p = 0,48; n = 37).

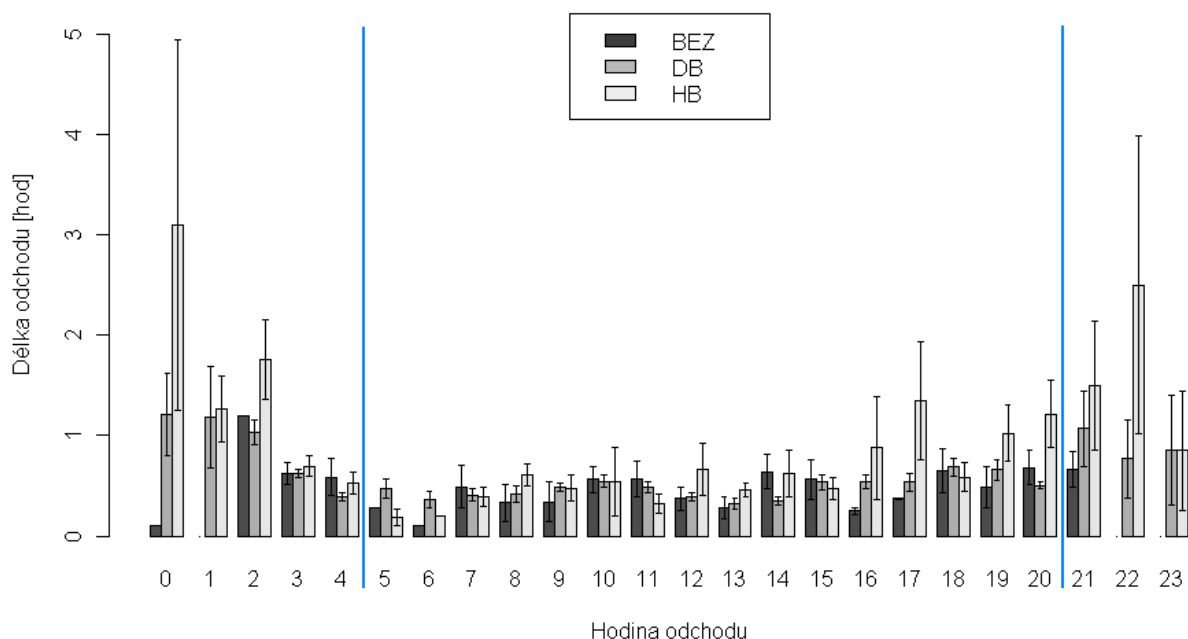
Načasování odchodů

Nejčastěji samice odchází z hnízda mezi 3:00 a 4:00, v době těsně před východem Slunce, v této době se odehrálo 11,1 % všech odchodů. Druhou nejčastější dobou odchodů je doba mezi 20:00 a 21:00, tedy doba těsně po západu Slunce, kdy se odehrálo 7,8 % všech odchodů (Obr. 8).



Obr. 8: Relativní počet odchodů samic z hnízda v jednotlivých hodinách vzhledem k celkovému počtu odchodů za celou dobu inkubace [%], rozděleno podle roku hnízdění samic (2008 - 2010). Průměrné hodnoty \pm SEM. Modrými čarami naznačen východ a západ Slunce.

Nejdelší odchody z hnízda byly zaznamenány při odchodu v době mezi 0:00 a 3:00 - průměrně 1,1 - 1,5 hodiny, druhé nejdelší odchody při odchodu mezi 21:00 a 23:00 - průměrně 1,1 - 1,3 hodiny (Obr. 9).



Obr. 9: Průměrná délka odchodu samic z hnízda podle času odchodu [hod], rozděleno podle hnízdní lokality samic (BEZ - rybník Bezruč, DB - Dolní Bartošovický rybník, HB - Horní Bartošovický rybník). Průměrné hodnoty \pm SEM. Modrými čarami naznačen východ a západ Slunce.

4.3 Tělesná hmotnost samic

Průměrná tělesná hmotnost samic v druhé polovině inkubace je 760 ± 64 g ($n = 26$), minimální naměřená hodnota byla 606 g, maximální 890 g.

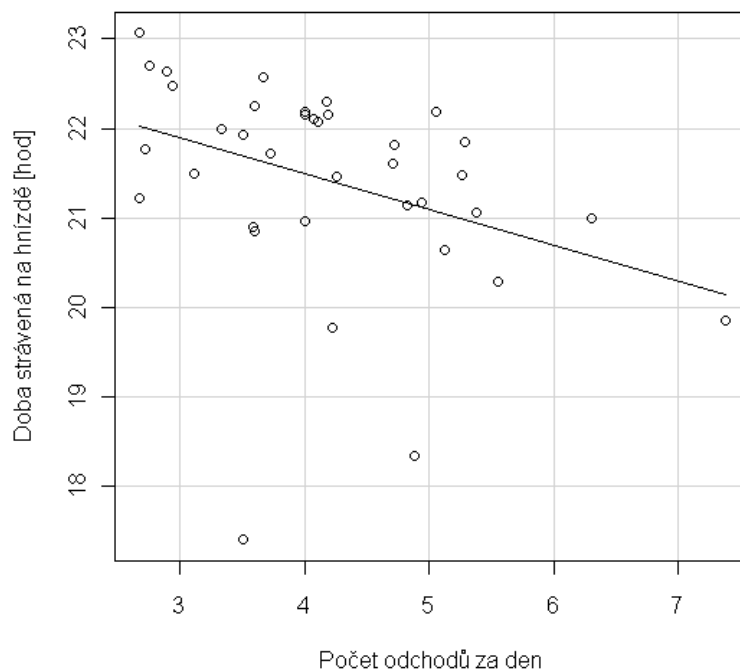
Zjistila jsem, že hmotnost se neliší v jednotlivých letech měření (ANOVA: $F(2;23) = 0,66$; $p = 0,53$; $n = 26$) ani na jednotlivých lokalitách (ANOVA: $F(2;23) = 1,71$; $p = 0,2$; $n = 26$) a nekoreluje s datem snesení prvního vejce (Lineární regrese: $R^2 = 0,03$; $p = 0,4$; $n = 26$).

4.4 Vzájemné vztahy mezi parametry inkubačního chování

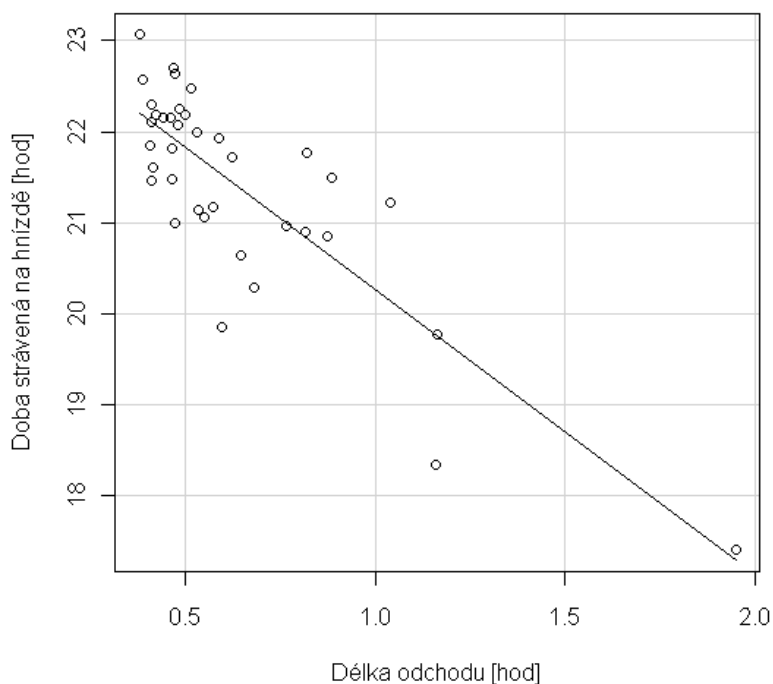
Zajímalo mne, zda spolu jednotlivé parametry inkubačního chování poláka velkého nějakým způsobem souvisí.

Jako první jsem testovala, jakým způsobem souvisí doba strávená denně na hnízdě s počtem odchodů z hnízda, s průměrnou délkou odchodů a s hmotností samice. Udělala jsem lineární model, kde vysvětlovaná proměnná byl doba strávená na hnízdě a vysvětlující proměnné byl počet odchodů z hnízda, délka odchodů a hmotnost samice. Tento model ukázal nesignifikantní vliv hmotnosti samice ($p = 0,79$), proto jsem ho z modelu vyřadila a analýzou variance porovnála s jednodušším modelem o dvou vysvětlujících proměnných - počet odchodů a délka odchodů. ANOVA ukázala, že mezi jednotlivými modely není rozdíl (ANOVA: $F(22,23) = 0,072$; $p = 0,79$). Výsledek jednoduššího modelu potvrdil vliv počtu odchodů ($p < 0,05$) i délky odchodů ($p < 0,05$).

Mezi dobou strávenou na hnízdě a počtem odchodů za den je negativní korelace (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,45$; $p < 0,01$; $n = 38$) (Obr. 10) a stejný vztah je i mezi dobou strávenou na hnízdě a délkou odchodů (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,7$; $p < 0,001$, $n = 38$) (Obr. 11).



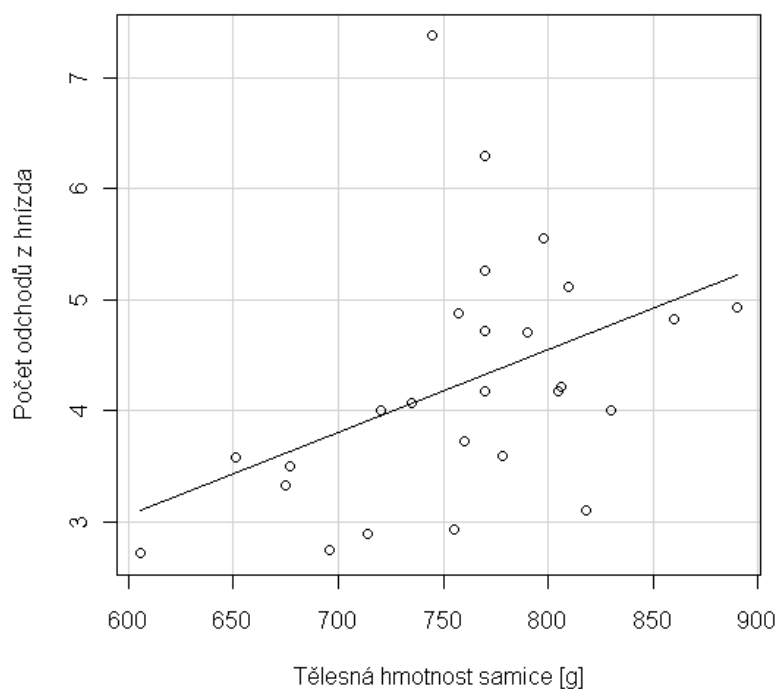
Obr. 10: Korelace mezi počtem odchodů samice z hnízda za den a dobou strávenou denně na hnízdě; (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,45$; $p < 0,01$; $n = 38$).



Obr. 11: Korelace mezi délkou odchodu samice z hnízda a dobou strávenou denně na hnízdě; (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,7$; $p \ll 0,001$; $n = 38$).

Ačkoliv tělesná hmotnost nekoreluje s dobou strávenou na hnízdě (viz výše) a ani s délkou odchodu (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,003$; $p = 0,99$; $n = 26$), mezi tělesnou hmotností samice a počtem odchodů vztah je (Lineární regrese: $R^2 = 0,18$; $p < 0,05$; $n = 26$). Samice s větší tělesnou hmotností odcházejí z hnízda častěji než samice lehčí (Obr. 12).

Zjistila jsem, že délka odchodu nijak nekoreluje s počtem odchodů za den (Spearmanův korelační test: $\rho = -0,14$; $p = 0,4$; $n = 37$).



Obr. 12: Korelace mezi tělesnou hmotností samice a počtem odchodů samice z hnízda za den; (Lineární regrese: $R^2 = 0,18$; $p < 0,05$; $n = 26$).

4.5 Změny inkubačního chování s postupem inkubace

Na začátku a na konci inkubace se mohou díky vyvíjejícím se zárodkům měnit požadavky inkubace a samice může svůj inkubační rytmus měnit. Zajímalo mne, zda se v prvním a třetím týdnu inkubace liší počet odchodů za den, délka odchodů a doba strávená denně na hnízdě.

Průměrná denní teplota zůstává v prvním i třetím týdnu inkubace stejná (ANOVA s párovým porovnáním: $F(1,34) = 1,48$; $p = 0,23$; $n = 36$).

V prvním týdnu samice odchází $4,1 \pm 1,1$ krát denně, ve třetím týdnu $4,7 \pm 1,4$ krát denně, avšak rozdíl je marginálně nesignifikantní ANOVA s opakovaným měřením: $F(1;32) = 3,8$; $p = 0,06$; $n = 18$).

Délka odchodu se v prvním a třetím týdnu inkubace neliší (Friedmanův test s opakovaným měřením: $\chi^2 = 0,89$; $df = 1$; $p = 0,35$; $n = 18$).

V prvním týdnu inkubace tráví samice na hnízdě $21,5 \pm 1$ hodin denně (tj. $89 \pm 4,2$ % dne), ve třetím týdnu $20,6 \pm 1,5$ hodin denně (tj. $853,8 \pm 6,3$ % dne), ale rozdíl je stejně jako u frekvence odchodů také marginálně nesignifikantní (Friedmanův test s opakovaným měřením: $\chi^2 = 3,56$; $df = 1$; $p = 0,06$; $n = 18$).

Během světlé fáze dne se doba strávená na hnízdě v prvním a třetím týdnu inkubace neliší (Friedmanův test s opakovaným měřením: $\chi^2 = 0,89$; $df = 1$; $p = 0,35$; $n = 18$) a v době strávené na hnízdě v tmavé části dne je rozdíl marginálně nesignifikantní (Friedmanův test s opakovaným měřením: $\chi^2 = 3,56$; $df = 1$; $p = 0,06$; $n = 18$). Během tmavé části dne v prvním týdnu inkubace tráví samice na hnízdě $6,9 \pm 0,7$ hodin denně (tj. $28,8 \pm 2,9$ % dne) a ve třetím týdnu $6,5 \pm 1,2$ hodin ($27,1 \pm 5$ % dne).

5. Diskuze

5.1 Doba strávená na hnízdě, počet odchodů, délka odchodů a jejich načasování

Doba strávená na hnízdě

Ve své práci jsem zjistila, že samice poláka velkého tráví denně na hnízdě v průměru přibližně 89,3 % dne. Doposud vyšla o inkubačním chování poláka velkého pouze jedna práce (Legagneux et al. 2011), jejíž autoři ve své práci uvádějí průměrnou dobu strávenou denně na hnízdě 83,7 %. Mé výsledky jsou podobné s výsledky, jaké uvádějí autoři zabývající se inkubačním chováním jiných potápivých kachen: průměrná doba strávená na hnízdě pro potápivé kachny je $84,2 \pm 1,7$ %, a konkrétně pro poláky (Aythyini) $84,1 \pm 2,5$ % (Afton a Paulus 1992). Doba strávená na hnízdě se pro poláky velmi podobají - polák dlouhozobý 92 %, polák vlnkovaný (*Aythya affinis*) 85,1 %, polák chocholačka 84 % (Afton a Paulus 1992), polák proužkozobý $85,2 \pm 0,4$ % (Hohman 1986). Extrémem mezi kachnami v době strávené denně na hnízdě je kajka mořská - na hnízdě tráví $99,5 \pm 0,2$ % a vkuse na hnízdě sedí až 5 dní (Bolduc a Guillemette 2003). Plovavé kachny mají průměrnou dobu strávenou na hnízdě jen o málo vyšší než kachny potápivé a to $86,0 \pm 1,4$ %, např. lžičák pestrý (*Anas clypeata*) 84,6 % (Afton 1980). Velké procento dne tráví na hnízdě kachna divoká - $94,6 \pm 0,4$ % (Caldwell a Cornwell 1975, Legagneux et al. 2011). Dlouhá doba strávená denně na hnízdě je buď dána velmi nepříznivými podmínkami, např. u kajky mořské (Bolduc a Guillemette 2003) a dostatečnými tukovými zásobami (Hohman 1986) nebo dostatečnou potravní nabídkou (Eikenaar et al. 2003). Vzhledem k hnízdnímu areálu poláka velkého v mírném pásmu se domnívám, že je u samic pravděpodobnější vysvětlení dostupnost potravy.

Zjistila jsem, že během světlé a tmavé části dne samice netráví na hnízdě stejné procento času - během světla tráví na hnízdě relativně více času než během tmy. Rozdíl byl zhruba 5 % času. U kachničky karolínské byl ale zjištěn úplně opačný trend - zatímco v noci trávila téměř veškerý čas na hnízdě, přes den trávila na hnízdě jen necelé dvě třetiny času (Low 1945). Pro kachny je typická noční aktivita (Swanson

a Sargeant 1972, Owen a Black 1990) - v době největší dostupnosti potravy v podobě bezobratlých (Swanson a Sargeant 1972). Dalším možným vysvětlením noční aktivity samic je nižší riziko predace snůšky. Hnízda v mém výkumu byla ohrožena pouze ptačími predátory, neboť se vyskytovaly na ostrovech (Albrecht et al. 2006). Samice tedy mohly k hledání potravy využít noční hodiny, kdy už ptačí predátoři nebyly aktivní a bez většího rizika odejít na delší dobu z hnízda (Legagneux et al. 2011).

Počet odchodů

Samice odcházely z hnízda průměrně 4,2 krát za den, což se značně liší od hodnot naměřenými na polákovi velkém z Grand-Lieu ve Francii (Legagneux et al. 2011) a to téměř dvojnásobně - samice v pozorování Legagneux et al. (2011) odcházely z hnízda průměrně 2,4 krát za den. Afton a Paulus (1992) udávají jako průměrný počet odchodů potápivých kachen 3,5 a pro poláky 4, čemuž odpovídají i mé výsledky. Např. polák proužkozobý odchází 3,4 krát za den (Hohman 1986), kachnička karolínská (*Aix sponsa*) 5 krát za den (Low 1945).

Nízkým počtem odchodů samice méně upozorňuje predátory na polohu hnízda (Ringelman 1982). V práci Legagneux et al. (2011) byla predace poměrně vysoká (79 % hnízd). Hnízdní úspěšnost se v různých pracích o polákovi velkém liší (Blums et al. 1997, Albrecht et al. 2006), ale mortalita hnízd kachen je obecně vysoká - nad 50 % a v produktivních oblastech i více než 80% (Sargeant a Raveling 1992). Jiná příčina frekvence odchodů může být např. chladnější počasí, ve kterém je z hlediska chladnutí vajec výhodnější odcházet častěji, zato na kratší dobu (Skutch 1962). Legagneux et al. (2011) ale vztah mezi počtem odchodů a environmentálními podmínkami nebyl prokázán ani v jejich, ani v mé práci.

Jednoznačný vliv na frekvenci odchodů z hnízda mělo v mé práci světlo. Samice za tmy opouští hnízdo relativně častěji než za světla - perioda mezi jednotlivými odchody je během tmavé části dne kratší téměř o dvě hodiny. Jak jsem již zmínila v předešlé podkapitole týkající se doby strávené denně na hnízdě, domnívám se, že příčina častých odchodů z hnízda v nočních hodinách je lepší dostupnost potravy (Swanson a Sargeant 1972) a nižší predační tlak (Legagneux et al. 2011).

Délka odchodů

Průměrná délka odchodů byla 0,6 hodiny, zatímco samice ve výzkumu Legagneux et al. (2011) odcházely průměrně na 2 hodiny. Podle souboru dat, ze kterých Afton a Paulus (1992) vycházejí, odcházejí samice poláků na 0,9 hodiny.

Na délku odchodu může mít vliv několik věcí - krátké odchody můžou znamenat dostatečnou hojnost potravy (Eikenaar 2003) a dlouhé odchody mohou souviset se vzdáleností hnízda od potravního areálu. Jestliže samice musí za potravou letět, je to energeticky náročnější než pouhá chůze do blízkého rybníku a čím vzdálenější potravní areál je, tím delší čas je věnován i přemístění samotnému (Ringelman 1982, Hohman 1986).

Při zkoumání vlivu světla na délku odchodu jsem zjistila, že v noci samice chodí na mnohem delší dobu za tmy oproti odchodům za světla, zatímco při odchodu v noci trvá odchod kolem tři čtvrtě hodiny, odchody za světla trvají jen zhruba půlhodinu. To se ukázalo, jestliže jsem uvažovala pouze čas odchodu (za světla či za tmy). Když jsem zohlednila ještě čas příchodu (za světla nebo za tmy), zjistila jsem, že nejdelší odchody jsou na přelomu světla tmy - takže v době svítání a stmívání. Tento poznatek mě vedl k domněnce, že samice upřednostňuje k odchodu takovou dobu, kdy už jsou ztížené podmínky pro dravce vyhledávající svou kořist zrakem (a kteří jsou pro poláky hnízdící na ostrovech mnohem větším rizikem než čichem se orientující savčí predátoři vyskytující se na pevnině (Afton 1980, Albrecht et al. 2006). V této době navíc začíná aktivita vodních bezobratlých (Swanson a Sargeant 1972) a samice tak může spojit nízké riziko predace s lepší potravní nabídkou a strávit mimo hnízdo delší čas (Swanson a Sargeant 1972).

Načasování odchodů

Ve své práci jsem se zabývala i tím, v jakou hodinu samice odcházejí nejčastěji a v jakou hodinu opouštějí hnízdo na jak dlouho. Mé výsledky a výsledky Legagneux et al. (2011) se v době opouštění hnízda poměrně dobře shodují. V mém výzkumu samice odcházeli nejčastěji mezi 3:00 a 4:00, poté mezi 20:00 a 21:00 a třetí nejčastější doba odchodu bylo kolem poledne. Nejčastější dobou odchodů samic hnízdících na Grand-Lieu ve Francii bylo 5:00 (Legagneux et al. 2011), druhou dobou častých odchodů pak bylo 22:00, přičemž také udává, že samice odcházeli v době svítání a stmívání.

Legagneux et al. (2011) tento trend vysvětluje také snížením rizika predace, jako jsem již zmínila v předchozí kapitole zabývající se délkou odchodů. Nejdelší odchody byly naměřeny v nočních hodinách. Dobou, kdy samice odcházely na nejdelších čas z hnízda byla doba mezi 0:00 a 3:00. Druhou dobou nejdelších odchodů byl čas mezi 21:00 a 23:00. Avšak v uvedené hodiny své hnízdo opouštěla (či opustila) jen zhruba polovina samic, druhá polovina samic v dané hodiny neopustila hnízdo vůbec za celou dobu inkubace. Zato tendenci odcházet z hnízda během svítání a stmívání se projevilo téměř u všech. Obecnějším vzorcem chování z hlediska načasování odchodů z hnízda je tedy doba trávená mimo hnízdo v době svítání a stmívání než dlouhé odchody v nočních hodinách. Noční odchody ale nebyly zaznamenány např. u kachny tmavé (*Anas rubripes*) (Ringelman 1982) a jen v malé míře u poláka amerického (Yerkes 1998). U kachny tmavé záleželo na umístění hnízda - samice hnízdící v mokřadní oblasti odcházely z hnízda častěji a po celý den, zatímco samice hnízdící ve výše položených oblastech odcházely jen jednou, zato na delší dobu (Ringelman 1982).

Afton (1980) zkoumal inkubační chování lžičáka pestrého (*Anas clypeata*). Rozložení odchodů samice lžičáka z hnízda má multimodální průběh. Nejčastějším vzorcem chování je 1 odchod ráno (1 hodinu před svítáním) a 2 odchody odpoledne (mezi 15. a 16. hodinou a mezi 20. a 21. hodinou, v době stmívání). Plovavé i potápivé kachny během inkubace využívají především potravu v podobě bezobratlých organismů (Swanson 1987) včetně korýšů, kteří se přibližují k hladině v době stmívání (Cushing 1951) a jsou tak pro samice dostupnější. Lepší dostupnost potravy může vysvětlovat četnost odchodů právě v této části dne (Afton 1980). Svě hnízdo samice lžičáka pestrého nikdy neopuští v poledne (mezi 10. a 13. hodinou) a v noci. Podobnou patrnost popsali i u kachny divoké Afton a Paulus (1992). Odchody uprostřed dne a vystavení tak snůšky přímému slunečnímu záření může být pro snůšku velice nebezpečné (Wiebe a Martin 1997). Vejce se při vysokých teplotách mohou přehřát a vývoj zárodků bude nenávratně zastaven (White a Kinney 1974).

Doba svítání, stmívání a noční hodiny jsou nejvhodnější dobou pro odchody také kvůli menšímu predačnímu tlaku ze strany predátorů orientujících se především zrakem (Aftona a Paulus 1982, Afton 1980, Albrecht et al. 2006) - u poláka velkého především motákem pochopem (*Circus aeruginosus*) (Albrecht et al. 2006).

5.2 Environmentální podmínky

Environmentální podmínky mohou hrát na úspěšnost hnízdění i na průběh celé inkubace výrazný vliv (Greenwood et al. 1995). Ve své práci jsem se z hlediska environmentálních podmínek a vlivu na inkubační chování samic zaměřila na okolní teplotu a srážky. Denní úhrn srážek se v jednotlivých letech nijak výrazně neměnil, zato byl rozdíl v průměrných denních teplotách. Především se od ostatních let lišil rok 2009. V tomto roce byly teploty celkově nižší - ať už průměrná teplota celého dne, tak teploty dílčí - světlé a tmavé části dne. V mé práci se vliv srážek nebo okolní teploty neukázal. Stejný závěr měla i práce Legagneux et al (2011), která se také zabývala inkubačním chováním poláka velkého. Domnívám se, že srážky pouze nebyly dostatečně silné na to, aby se to projevilo ve změně inkubačního chování. Např. samice poláka amerického zkracovala dobu strávenou denně na hníždě jen ve dnech s nejvyššími teplotami, jinak na její inkubační chování teplota ani srážky vliv neměla (Yerkes 1998). Stejná patrnost zkracovat dobu na hníždě v teplých dnech bylo pozorováno u hohola severního (*Bucephala clangula*) (Mallory and Weatherhead 1993).

Caldwell a Cornwell (1975) při studiu inkubačního chování kachny divoké zjistili, že samice odcházely častěji a na delší dobu v teplých dnech, přičemž z hnízda neodcházely nikdy ve dnech s teplotami nad 32 °C a pouze výjimečně během deště. U druhů jako např. kachnička karolínská (Breckenridge 1956) či lžičák pestrý (Afton 1980) se s teplejšími dny zkrátila doba strávená denně na hníždě. S větší intenzitou srážek se pak u lžičáka pestrého doba strávená denně na hníždě prodlužovala (Afton 1980).

Ačkoliv byl rok 2009 podstatně teplejší než ostatní roky, různil se s rokem pouze počet odchodů za den z hnízda. Jelikož ale tento rok byl počet odchodů nižší než v ostatních letech, nemyslím si, že by mezi počtem odchodů a teplotou v tomto roce byla spojitost - vzhledem ke zmíněným studiím bych totiž čekala zvýšený počet odchodů.

Ve své práci jsem zkoumala i jednotlivé parametry inkubačního chování v rámci světlé a tmavé části dne. V době světla byla průměrná teplota vždy vyšší než v době tmy a samice přitom mimo hnízdo trávily relativně více času během tmy, stejně tak byly častější a i delší odchody. To mě vede k závěru, že teplota nebyla z hlediska inkubačního chování pro samice rozhodujícím faktorem. Stejně tak ani intenzita srážek.

5.3 Tělesná hmotnost samice a vzájemné vztahy mezi parametry inkubačního chování

Samice v mé práci vážili průměrně 760 g (606 - 890 g), což se shoduje se záznamy Cramp a Simmons (1997), že průměrná tělesná hmotnost samic poláka velkého je 807 g (467 - 1090 g). Zjistila jsem, že mezi hmotnostmi a datem snesení prvního vejce není závislost, narozdíl od Shutler et al. (1998), který zjistil, že menší samice hnízdí později v sezoně a to pravděpodobně kvůli teplejším dnům. Pravděpodobným vysvětlením, proč jsem podobnou patrnost nezaznamenala je relativní neměnnost okolní teploty v průběhu měření.

Množství prací potvrdilo korelaci mezi tělesnou hmotností samice a úspěšností hnízda. Samice z opuštěných hnízd vážily méně než samice, kterým se povedlo úspěšně vyvést mláďata (Blums et al. 1997, Shutler et al. 1998, Blums et al. 2003), ale jsou i takové, které tuto závislost nepotvrdili (Arnold et al. 1995).

Ve své práci jsem nezaznamenala vliv tělesné hmotnosti na inkubační rytmus samic. Ke stejnému výsledku došli i Legagneux et al. (2011), ačkoliv vliv tělesné hmotnosti na inkubační rytmus byl prokázán u mnoha druhů ptáků (Aldrich a Raveling 1983, Afton a Paulus 1992), včetně kachen, např. u lžičáka pestrého (Afton 1980), poláka proužkozobého (Hohman 1986) nebo poláka amerického (Yerkes 1998). Těžší samice zůstávaly denně na hníždě po delší čas (Yerkes 1998).

Ke zkoumání vlivu tělesné hmotnosti na inkubační rytmus samic jsem měla pouze 1 údaj o hmotnosti a to z druhé poloviny inkubace, tudíž jsem nemohla porovnat hmotnostní změny v průběhu inkubace. Většina vrubozobých ptáků má ovšem po skončení inkubace nižší tělesnou hmotnost než na začátku, změna tělesné hmotnosti se pohybuje v rozmezí 0-33 % (Afton a Paulus 1992). Mezi druhy s největší procentuální ztrátou své tělesné hmotnosti patří kajka (Gloutney a Clark 1991), která během inkubace ztrácí průměrně 46,4 % své tělesné hmotnosti (Parker a Holm 1990). Blums et al. (1997) provedly rozsáhlou studii zaměřenou na vliv tělesné hmotnosti na hnízdní úspěšnost u poláka velkého (3224 jedinců) a poláka chocholačky (1812 jedinců). U obou druhů zaznamenaly malou ztrátu hmotnosti na konci inkubace (6 a 8 % své tělesné hmotnosti). Ve srovnání s ostatními poláky, kteří mají průměrnou ztrátu hmotnosti během inkubace 16,4 % (11 - 20 %) své tělesné hmotnosti, mají polák velký a polák chocholačka relativně malou ztrátu hmotnosti (Afton a Paulus 1992).

Zjistila jsem, že existuje korelace mezi tělesnou hmotností samice a počtem odchodů za den - lehčí samice odcházely z hnízda méněkrát za den než samice těžší. To by mohlo být dáno tím, že menší samice vyžadují i méně potravy a tudíž nepotřebují odcházet za potravou tak často - což by ukazovalo na strategii income breeding. Nebo že lehčí samice jsou lehčí proto, že neodcházely z hnízda a čerpaly jen ze svých endogenních zásob (capital breeding) a část odcházela častěji a díky většímu přísunu potravy si samice svou hmotnost udržely (income breeding). Vzhledem k tomu, že se neprojevila závislost mezi tělesnou hmotností a dobou strávenou na hnízdě a relativně malé ztráty hmotnosti během inkubace (Blums et al. 1997), předpokládám platnost první teorie a tedy, že hnízdní strategie poláka velkého je spíše income breeding. Mé výsledky jsou v tomto směru totožné s výsledky Legagneux et al. (2011), kteří také neobjevili vztah mezi hmotností jedince a časem stráveným denně na hnízdě. Např. u bernešky velké korelace mezi těmito dvěma proměnnými prokázána byla (Aldrich a Raveling 1983), což vzhledem k její větší tělesné proporci odpovídá definici strategie capital breeding. Mé výsledky jsou i v souladu s výsledky Afton a Paulus (1992), podle kterých v rámci potápivých kachen má tělesná hmotnost vliv na frekvenci odchodu, ale ne na délku odchodů.

Oproti počtu odchodů z hnízda za den, s délkou odchodů z hnízda tělesná hmotnost samic nekorelovala. Lehčí samice odcházely z hnízda na stejně dlouhé odchody, ale přitom méněkrát za den. Při analyzování vztahů mezi jednotlivými parametry inkubačního chování poláka velkého jsem zjistila, že mezi počtem a délkou odchodů není žádná závislost (korelace mezi délkou odchodu a počtem odchodů za den byla pozorována např. u poláka amerického (Yerkes 1998), doba strávená denně na hnízdě byla konstantní). Z toho plyne, že samice nemají vyhraněnou strategii týkající se počtu nebo délky odchodů, ale z hnízda odchází podle vlastní potřeby. Pokud mezi těmito parametry není vztah, měla by se projevit negativní korelace mezi dobou na hnízdě a počtem odchodů z hnízda i průměrnou délkou odchodu z hnízda. Oba předpoklady analýza potvrdila.

Pokud k tomuto zjištění připojím ještě fakt, že v inkubačním rytmu samic poláka velkého je tendence opouštět hnízdo v určitou hodinu a denní době také uzpůsobovat délku odchodu, docházím k závěru, že větším tlakem na samici je riziko predace snůšky než problém ve shánění potravy.

5.4 Změna inkubačního chování s postupem inkubace

V mé práci se neukázala změna inkubačního rytmu v prvním a třetím týdnu inkubace. Marginálně nesignifikantní byl pouze rozdíl v počtu odchodů za den a době strávené denně na hnízdě - ve třetím týdnu samice odcházely častěji a trávily na hnízdě méně času (v tomto případě se změna týkala jen doby strávené na hnízdě během tmavé části dne). Ačkoliv nejsou tyto rozdíly statisticky průkazné, i tak jsou v souladu s tendencí samic s postupem inkubace měnit svůj inkubační rytmus (Afton 1980).

Afton (1980) pozoroval změny inkubačního chování u lžičáka pestrého. Ten s postupem inkubace zvyšoval počet odchodů z hnízda. Změnu v inkubačním chování pozorovali např. i u bernešky velké Aldrich a Raveling (1983), která s postupem inkubace prodlužovala délku svých odchodů, a Yerkes (1993) u poláka amerického, který s postupem inkubace zkracoval dobu strávenou denně na hnízdě.

Důvodem těchto změn v inkubačním rytmu jsou měnící se nároky snůšky na inkubaci. Caldwell a Cornwell (1975) měřili teplotu vajec sondami připevněnými na vejcích. Zjistili, že teplota vajec s postupem doby inkubace stoupá a ustaluje se. Vyšší teplota vajec je dosažena produkcí tepla samotným embryem (White a Kinney 1974). Pomalejší vychládání vajec s postupující inkubací může být dáno také teplejšími dny. S tím, jak pokračuje sezona, je teplota vzduchu vyšší a teplejší je i země, takže riziko prochládnutí vajec od země se snižuje (Afton 1980). V prvním a třetím týdnu inkubace se teplotní podmínky nelišily, proto nejspíš není rozdíl v inkubačním rytmu více patrný - domnívám se, že pokud by teploty byly výrazně odlišné, na inkubační rytmus by to již vliv mělo.

6. Závěr

Inkubační chování kachen je studováno především u druhů amerických. Studií týkajících se evropských druhů (a zejména potápivých) kachen je velice málo. Práce popisující zevrubněji inkubační chování poláka velkého zatím vyšla jen jedna.

Ve srovnání s ostatními zástupci poláků jsem ve své práci naměřila delší dobu strávenou denně na hnízdě. Na tuto dobu neměly vliv dešťové srážky ani měnící se teplota v průběhu dne. Stejně tak nebyly environmentálními podmínkami ovlivňovány ani počet odchodů za den z hnízda a průměrná délka odchodů. V některých pracích zabývajících se inkubačním chováním kachen se tento vztah také neprojevil, u jiných naopak ano (např. u kachny divoké či lžičáka pestrého). Myslím si, že okolní podmínky byly příliš mírné a stále na to, aby se jejich vliv mohl projevit.

Samice trávily mimo hnízdo větší procento času tmavé části dne než jak tomu bylo ve světlé části. I počet a délka odchodů se zvyšovala v noci. Důvodem takového chování má nejspíš příčinu v potravě, která je v noci snadněji dosažitelná. Nejdelší odchody byly v době svítání a stmívání. V této době snížené viditelnosti byla hnízda pravděpodobně nejméně ohrožována predátory řídicími se především svým zrakem (jako např. moták pochop) a samice proto v tuto často opouštěla své hnízdo.

Jedním z určujících faktorů, jak bude vypadat inkubační rytmus jedince, je tělesná hmotnost. U samic poláka velkého jsem zaznamenala marginálně signifikantní vztah mezi počtem odchodů a tělesnou hmotností. Samice s nižší tělesnou hmotností odcházely z hnízda častěji než samice těžší. U ostatních parametrů (doba strávená denně na hnízdě a délka odchodů) se podobný vztah neprojevil. Domnívám se, že zmíněná korelace je dána tím, že potřeba dodávat energii z potravy je úměrná tělesným proporcím jedince. Menší samice potřebují menší množství potravy a bez nutnosti dělat si větší tukové zásoby stráví hledáním méně času, což se projeví v nižším počtu odchodů z hnízda. Na základě těchto poznatků a úvah docházím k závěru, že hnízdní strategie poláků velkých je spíše income breeding.

S postupem inkubace se můžou měnit nároky na inkubaci. U několika druhů vrubozobých ptáků byl zaznamenán vyšší počet odchodů z hnízda či delší odchody z hnízda. V mé práci se objevil podobný vzorec chování, ačkoliv rozdíl v prvním a třetím týdnu inkubace byly marginálně nesignifikantní - ve třetím týdnu inkubace samice odcházely na delší odchody z hnízda a trávily denně na hnízdě méně času.

7. Použitá literatura

- Afton, A. D. (1980) Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. *Condor*, 82:132-137
- Afton, A. D., Paulus, S. L. (1992) Incubation and brood care. In *Ecology and Management of Breeding Waterfowl*, str. 62–108. University of Minnesota Press, Minneapolis, MN (Batt, B. D. J., Afton, A. D., Anderson, M. G., Ankney, C. D., Johnson, D. H., Kadlec, J. A., Krapu, G. L. (eds.))
- Albrecht, T., Hořák, D., Kreisinger, J., Weidinger, K., Klvaňa, P., Michot, T. C. (2006) Factors determining pochard nest predation along a wetland gradient. *Journal of Wildlife Management*, 70(3):784-791
- Aldrich, T. W., Raveling, D. G. (1983) Effects of experience and body weight on incubation behavior of Canada Geese. *The Auk*, Vol. 100, No. 3 (Jul., 1983), pp. 670-679
- 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*, Vol. 97, No. 4, pp. 953-962
- Batt, D. J., Cornwell, G. W. (1972) The effects of cold on Mallard embryos. *The Journal of Wildlife Management*, Vol. 36, No. 3 (Jul., 1972), pp. 745-751
- Bevan, R. M., Butler, P. J. (1992). The effects of temperature on the oxygen consumption, heart rate and deep body temperature during diving in the tufted duck *Aythya fuligula*. *Journal of Experimental Biology*, 163(1), 139-151
- 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*, Vol. 99, No. 4 (Nov., 1997), pp. 916-925
- Blums, P., Nichols, J. D., Hines, J. E., Mednis, A. (2002) Sources of variation in survival and breeding site fidelity in three species of European ducks. *Journal of Animal Ecology* 2002 71, 438–450
- Blums, P., Nichols, J. D., Lindberg, M. S., Hines, J. E., & Mednis, A. (2003) Factors affecting breeding dispersal of European ducks on Engure Marsh, Latvia. *Journal of Animal Ecology*, 72(2), 292-307
- Bolduc, F., Guillemette, M. (2003) Incubation constancy and mass loss in the common eider *Somateria mollissima*. *Ibis*, 145(2), 329-332
- Breckenridge, W. J. (1956) Nesting study of wood ducks. *The Journal of Wildlife Management*, 20(1), 16-21
- Caldwell, P. J., Cornwell, G. W. (1975) Incubation behavior and temperatures of the Mallard Duck. *The Auk*, Vol. 92, No. 4, pp. 706-731

- Carey, C. (1980) The ecology of avian incubation. *BioScience*, 819-824
- Cramp, S., Simmons, K. E. L. (1977) The birds of the western Palearctic, Vol. I. Oxford: Oxford University Press
- Cushing, D. (1951) The vertical migration of planktonic Crustacea. *Biological reviews*, 26(2), 158-192. Drent, R. H. (1970) Functional aspects of incubation in the Herring Gull. *Behaviour. Supplement*, No. 17, *The Herring Gull and Its Egg* (1970), pp. 1-132 Published by: BRILL
- Dekker, R. W. R. J. (1988) Notes on ground temperatures at nesting sites of the Maleo *Macrocephalon maleo* (Megapodiidae). *Emu*, 88(2), 124-127
- Drobney, R. D. (1982) Body weight and composition changes and adaptations for breeding in Wood Ducks. *Condor*, 300-305
- Dungel, J., Hudec, K. (2011) Atlas ptáků České a Slovenské republiky, Academia
- Eichhorn, G., Jeugd, H. P. V. D., Meijer, H. A., 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
- Eikenaar, C., Berg, M. L., Komdeur, J. (2003) Experimental evidence for the influence of food availability on incubation attendance and hatching asynchrony in the Australian reed warbler *Acrocephalus australis*. *Journal of avian biology*, 34(4), 419-427
- Esler, D., Grand, J. B. (1994) The role of nutrient reserves for clutch formation by Northern Pintails in Alaska. *Condor*, 422-432
- Fox, T. (2005) Common Pochard *Aythya ferina*. In: Kear, J.K. (Ed.), *Ducks, Geese and Swans*. Oxford University Press, Oxford, pp. 651-654
- French, N. A. (1997) Modeling incubation temperature: the effects of incubator design, embryonic development, and egg size. *Poultry Science* 76:124–133
- 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*, Vol. 93, No. 4 (Nov., 1991), pp. 811-816
- Greenwood, R. J., Sargeant, A. B., Johnson, D. H., Cowardin, L. M., Shaffer, T. L. (1995) Factors associated with duck nest success in the prairie Pothole region of Canada. *Wildlife Monographs*, No. 128, pp. 3-57
- Hepp, G. R., Kennamer, R. A., Harvey IV, W. F. (1990) Incubation as a reproductive cost in female Wood Ducks. *The Auk* 107: 756 - 764
- Hohman, W. L. (1986) Incubation rhythms of ring-necked ducks. *Condor*, 290-296

- Jönsson, K. I. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, Vol. 78, No. 1 (Feb., 1997), pp. 57-66
- Kear, J. (ed.) (2005) *Ducks, Geese and Swans: Species Accounts (Cairina to Mergus)* (Vol. 2). Oxford University Press. ISBN 0-19-861009-2
- Keller, I., Korner-Nievergelt, F., Jenni, L. (2009) Within-winter movements: a common phenomenon in the Common Pochard *Aythya ferina*. *J Ornithol* (2009) 150:483–494
- Kellett, D. K., Alisauskas, R. T. (2000) Body-mass dynamics of King Eiders during incubation. *The Auk*, 117(3), 812-817.
- Kenamer, R. A., Hepp, G. R. (1987) Frequency and timing of second broods in Wood Ducks. *The Wilson Bulletin*, 655-662
- Korschgen, C. E. (1977) Breeding stress of female eiders in Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 360-373
- Krapu, G. L. (1974) Feeding ecology of Pintail hens during reproduction. *The Auk*, Vol. 91, No. 2 (Apr., 1974), pp. 278-290
- Krapu, G. L. (1981). The role of nutrient reserves in mallard reproduction. *The Auk*, 29-38
- Laughlin, K. F. (1976) The bioenergetics of the Tufted Duck *Aythya fuligula* (L.). Ph.D. thesis, University of Stirling, England
- Legagneux, P., Emeriau, S., Giraudeau, M., Duval, C., Caizergues, A. (2011) Combining field and aviary approaches to monitor incubation in ducks: importance of clutch size, body mass and weather. *Bird Study*, 58:4, 421-434
- Linnaeus, C. (1758) *Systema naturae*, vol. 1. *Systema naturae*, Vol. 1
- Lovvorn, J. R. (1994) Nutrient reserves, probability of cold spells and the question of reserve regulation in wintering Canvasbacks. *Journal of Animal Ecology*, 63(1), 11-23
- Low, J. B. (1945) Ecology and Management of the Redhead, *Nyroca americana*, in Iowa. *Ecological Monographs*, 15(1), 35-69
- MacCluskie, M. C., & Sedinger, J. S. (1999) Incubation behavior of Northern Shovelers in the subarctic: a contrast to the prairies. *Condor*, 417-421
- Mallory, M. L., & Weatherhead, P. J. (1993) Incubation rhythms and mass loss of common goldeneyes. *Condor*, 849-859
- Merilla, Wiggins (1997) Mass loss in breeding Blue Tits: The role of energetic stress
- Moreno, J. (1989) Strategies of mass change in breeding birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37(4), 297-310

- Nilsson, L. (1972) Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of south Sweden during the non-breeding season. *Ornis Scandinavica*, Vol. 3, No. 1 (1972), str. 55-78
- Owen, M., Black, J. M. (1990) *Waterfowl ecology* (p. 194). Glasgow and London: Blackie
- Parker, H., Holm, H. (1990) Pattern of nutrient and energy expenditure in female Common Eiders nesting in the high arctic. *The Auk* 107: 660-668
- Petrželková, A., Klvaňa, P., Albrecht, T., Hořák, D. (2013) Conspecific brood parasitism and host clutch size in Common Pochards *Aythya ferina*. *Acta Ornithologica*, 48(1), 103-108
- Phillips, V. E. (1991) Pochard *Aythya ferina* use of chironomid-rich feeding habitat in winter. *Bird Study* (1991) 38, 118-122
- Poussart, C., Gauthier, G., Larochelle, J. (2001) Incubation behaviour of greater snow geese in relation to weather conditions. *Canadian journal of zoology*, 79(4), 671-678
- Ricklefs, R. E. (1969) An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian contributions to zoology*, Number 9. Smithsonian institution press, City of Washington
- Ringelman, J. K., Longcore, J. R., Owen Jr, R. B. (1982) Nest and brood attentiveness in female Black Ducks. *Condor*, 110-116
- Sargeant, A. B., Raveling, D. G. (1992) Mortality during the breeding season. *Ecology and management of breeding waterfowl*, 396-422
- Shutler, D., Gloutney, M. L., Clark, R. G. (1998) Body mass, energetic constraints, and duck nesting ecology. *Canadian journal of zoology*, 76(10), 1805-1814
- Skutch, A. F. (1962) The Constancy of incubation. *The Wilson Bulletin*, Vol. 74, No. 2 (Jun., 1962), str. 115-152
- Starck, J. M., Ricklefs, R. E. (1998) Patterns of development: the altricial-precocial spectrum. *OXFORD ORNITHOLOGY SERIES*, 8, 3-30
- Stearns, S. C. (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology*, 3(3), 259-268
- Suter, W., van Eerden, M. (1992) Simultaneous mass starvation of wintering diving ducks in Switzerland and The Netherlands: A wrong decision in the right strategy? *Ardea* 80: 229-242
- Swanson, G. A., Sargeant, A. B. (1972) Observation of nighttime feeding behavior of ducks. *The Journal of Wildlife Management*, 959-961
- Swanson, G. A. (1987) Aquatic habitats of breeding waterfowl. In *The Ecology and Management of Wetlands* (pp. 195-202). Springer US

- Tulp, I., Schekkerman, H. (2006) Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *Journal of avian biology* 37: 207-218
- Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor*, 874-898
- White, F. N., Kinney, J. L. (1974) Avian incubation. *Science, New Series*, Vol. 186, No. 4159 (Oct. 11, 1974), pp. 107-115
- Wiebe, K. L., Martin, K. (1997) Effects of predation, body condition and temperature on incubation rhythms of White-tailed Ptarmigan *Lagopus leucurus*. *Wildlife Biology*, 3(3), 219-227
- Winfield, I. J., Winfield, D. K. (1994) Feeding ecology of the diving ducks pochard (*Aythya ferina*), tufted duck (*A. fuligula*), scaup (*A. marila*) and goldeneye (*Bucephala clangula*) overwintering on Lough Neagh, Northern Ireland. *Freshwater Biology* (1994) 32, 467-477
- Yerkes, T. (1998) The influence of female age, body mass, and ambient conditions on Redhead incubation constancy. *Condor*, 62-68

Webové adresy:

<http://calendar.zoznam.sk/sunset-cz.php>