

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Tereza Hromádková

Inkubační chování ptáků v polárních oblastech

Incubation behaviour of birds in polar regions

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Václav Pavel, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Ondřej Sedláček, Ph.D.

Praha 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou bakalářskou 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 16. 05. 2013

Podpis

Poděkování:

Nejdříve bych chtěla poděkovat svému vedoucímu práce RNDr. Václavu Pavlovi, Ph.D. za odborné vedení, rady, trpělivost a čas, který mi vždy velmi ochotně věnoval. Děkuji mu také za poskytnutí přístupu k videozáznamům pořízených na souostroví Špicberky. Děkuji svému konzultantovi RNDr. Ondřeji Sedláčkovi Ph.D. za jeho čas, věcné připomínky a za formální dohled nad prací. Velké poděkování v neposlední řadě patří i mé rodině a blízkým, kteří mě vždy plně podporovali ve vzdělání i ve sportu.

Abstrakt:

Život a rozmnožování v polárních oblastech s extrémními klimatickými podmínkami vyžaduje celou řadu speciálních adaptací. Nevýhody tohoto prostředí mohou ovšem být vykompenzovány menší aktivitou predátorů, dlouhým polárním dnem a dostatkem potravy v období polárního jara a léta. Není tedy divu, že řada druhů ptáků přizpůsobila své životní strategie a do polárních oblastí každoročně migrují až tisíce kilometrů, aby zde zvýšily své šance na úspěšné vyvedení potomstva. Ptáci v těchto oblastech hnízdí v období polárního léta, pouze jeden druh začíná hnízdit již v období polární zimy, je jím tučňák císařský (*Aptenodytes forsteri*) v Antarktidě. Ptáci hnízdící v polárních oblastech mají v průměru větší snůšky a inkubují déle oproti svým protějškům z mírného pásu a tropů. Hlavním rozdílem v inkubačním chování je úprava inkubačního rytmu spočívajícího především v prodloužení doby sezení na vejcích spojené se snížením frekvence opouštění snůšky. Výjimku tvoří pěvci, kteří naopak hnízdo opouštějí s větší frekvencí, ale jen na kratší dobu. Informace o inkubačním chování většiny druhů v polárních oblastech jsou ovšem dosud omezené a nekompletní. Bakalářská práce obsahuje i částečně zpracovaná data o inkubačním chování rybáka dlouhoocasého (*Sterna paradisaea*) v Arktidě.

Klíčová slova:

ptáci, inkubační chování, inkubační rytmus, extrémní podmínky, polární oblasti, rybák dlouhoocasý (*Sterna paradisaea*)

Abstract:

The climate in the polar regions is so extreme that it has led to a big number of special adaptations in life and reproduction of local animals. However, the disadvantages are compensated by several important aspects like much lesser activity of predators, long sunny polar day and an abundance of nutrients during spring and summer. It is no wonder that many species of birds have adapted their life cycle and migrate annually thousands of kilometres to the polar regions in order to increase their chance of successfully leading out their offspring. Birds in these areas nest during the polar summer. Only one species of nesting begins already during the polar winter, it is an Emperor Penguin (*Aptenodytes forsteri*) in Antarctica. The broods of birds nesting in polar regions are bigger in quantity in average and they also incubated longer than their counterparts in temperate and tropical. The main difference is the incubation rhythm adjusting mainly the extension of sessions associated with a reduction of recesses. The only exception are songbirds who leave their nests frequently but only for a short period of time. The information about the incubation behaviour of the most of the bird species of the polar regions are still very limited and incomplete. Therefore, this bachelor thesis contains so far partially processed data regarding the incubation behavior of Arctic Tern (*Sterna paradisaea*) in the Arctic.

Key words:

birds, incubation behaviour, incubation rhythm, extreme habitats, polar regions, Arctic Tern (*Sterna paradisaea*)

OBSAH

1. Inkubační chování ptáků	6
2. Inkubační chování ptáků v polárních oblastech	7
2.1. Charakteristika polárních oblastí	8
2.2. Příklady skupin hnízdících v polárních oblastech	9
2.3. Faktory ovlivňující inkubační chování ptáků v polárních oblastech a srovnání s druhy žijícími v mírnějším klimatu	10
2.3.1. Okolní teplota	11
2.3.2. Klimatické výkyvy	12
2.3.3. Tělesná kondice inkubujících jedinců	13
2.3.4. Zdroj potravy	14
2.3.5. Rodičovská péče	15
2.3.6. Snůška	16
2.3.7. Inkubační perioda	17
2.3.8. Predace	17
2.3.9. Koloniální hnízdění	19
2.3.10. Sněhová pokrývka	20
2.3.11. Polární den	20
3. Inkubační chování rybáka dlouhoocasého (<i>Sterna paradisaea</i>)	22
3.1. Materiál a metody	23
3.2. Výsledky	24
3.3. Diskuse	26
4. Závěr	27
5. Přehled literatury	28

1. Inkubační chování ptáků

Inkubace vajec patří mezi důležité činnosti spojené s hnízděním ptáků. Je to činnost, která má za úkol udržovat teplotu vajec co nejvíce konstantní tak, aby se zárodky mohly zdárně vyvinout. Inkubace nemusí začít hned po snesení prvního vejce, může začít až po snesení většiny nebo všech vajec ve snůšce. Skutch (1957) rozdělil ptáky na dvě skupiny podle toho, jestli se inkubace účastní oba rodiče nebo jen jeden z partnerů. U 50 % čeledí ptáků se inkubace účastní oba rodiče, samice inkubuje u 37 % čeledí a pouze u 6 % čeledí inkubuje jen samec. U 1 % čeledí se inkubace neúčastní ani jeden z rodičů a u zbylých 6 % čeledí ptáků nejsou data o inkubaci vajec známa (Skutch 1957 dle Deeming 2002). Mezi ptáky se ale také vyskytuje speciální typ inkubace bez aktivní účasti rodičů. Takovým příkladem může být čeleď tabonovití (Megapodiidae), kteří inkubují svá vejce v kupách tlejícího listí (Booth a Jones 2002).

Inkubujícím jedincům se na břišních partiích vytvářejí tzv. hnízdní nažiny, což jsou neopeřená lysá místa, která bývají bohatě prokrvena. Pomocí těchto nažin dochází k předávání potřebného tepla vyvíjejícím se zárodkům ve vejcích. Mezi ptáky se nacházejí i výjimky, kterým se hnízdní nažiny nevytvářejí. Patří mezi ně například tučňák císařský (*Aptenodytes forsteri*), který vejce inkubuje mezi záhybem opeřené kůže a hřbetem nohou (Yvon Le 1977). Průběh vlastní inkubace zásadně ovlivňuje nejen inkubující jedinec, okolní faktory (například klima, možnosti predace, bohatost a vzdálenost zdroje potravy), ale také vzhled a vlastnosti hnízda (například poloha, velikost, izolační schopnosti) (Deeming 2002). Často ptáci, kteří staví neobyčejně veliká nebo složitá hnízda, jsou „špatní“ inkubátoři a na vejcích tráví pouze krátké chvíle (Skutch 1962). Naopak druhy hnízdící v otevřených biotopech (většinou hnízdící na zemi), kteří často ke stavbě svého hnízda nepoužívají stavební materiál, ale pouze spoléhají na maskovací zbarvení mláďat a vajec, tráví inkubací většinu času.

Inkubační chování často vykazuje znaky, které mohou být charakteristické pro jednotlivé skupiny ptáků nebo pro oblasti, kde k inkubaci dochází. Kromě různé míry účasti obou rodičů při inkubaci jsou asi nejdůležitějšími znaky inkubační rytmus inkubujících jedinců (jak často a na jak dlouho inkubující jedinec podniká přestávky v inkubaci), frekvence výměn na hnízdě (pokud se na inkubaci účastní oba rodiče) a také samotné chování v průběhu sezení na hnízdě. Beer (1961) rozdělil aktivitu na hnízdě do dvou skupin: pohyby spojené s usazováním jedince na hnízdo a pohyby spojené již se samotnou inkubací. Do první skupiny pohybů řadí –

čechrání, pošlapování, točení se a posouvání vajec. Do druhé skupiny patří – vrtění a chvění. Zdá se, že pohyby jako vrtění, posouvání vajec nebo pošlapování i s možným otáčením jsou pohyby, které mají za úkol upravit pozici vajec v rámci hnízda tak, aby co nejlépe odpovídala tvaru a velikosti hnízdní nažiny. Dalším důležitým faktorem spojeným s inkubací je poměr aktivních a klidových fází během inkubace.

Ve své bakalářské práci se zaměřuji na problematiku vlivu prostředí na inkubační chování ptáků, hlavně na jejich inkubační rytmus, se zřetelem na extrémní podmínky v polárních oblastech. Hlavní cíle bakalářské práce jsou: (a) shromáždit dosavadní informace o inkubačním chování ptáků v polárních oblastech, (b) detailněji zhodnotit hlavní faktory, které ovlivňují inkubační chování v extrémně chladných klimatických podmínkách, (c) porovnat hlavní limitující faktory pro inkubaci ptáků s podmínkami inkubace u příbuzných druhů hnízdících v mírnějším klimatu. Doplňujícím cílem bakalářské práce je podrobnější hodnocení hnízdního chování rybáka dlouhoocasého (*Sterna paradisaea*). Inkubačním rytmem tohoto druhu hnízdícího v oblasti Arktidy se pak budu zabývat ve své diplomové práci.

2. Inkubační chování ptáků v polárních oblastech

Na první pohled by se zdálo, že hnízdit v průběhu celého roku by bylo možné v tropických oblastech, ale i zde byla vysledována jistá periodicita v hnízdění (např. Wikelski et al. 2000). Oproti tomu charakteristiky oblastí mírného pásma a zejména polárních oblastí možnost hnízdit v průběhu celého roku vylučují. V polárních oblastech se vyskytuje pouze extrémně krátká doba, kdy se teplota pohybuje nad bodem mrazu. Tato doba je o více jak jeden měsíc kratší než v subpolárních oblastech nebo horských zónách (Salomonsen 1972). Například u skupiny rybákovití (Sternidae) je hnízdní sezóna pro tropické druhy čtyři až pět měsíců dlouhá, u druhů hnízdících v temperátních oblastech je tato doba dlouhá tři až čtyři měsíce, zatímco v polárních oblastech mají ptáci na hnízdění pouze dva a půl až tři měsíce (del Hoyo et al. 1996). Zima je v polárních oblastech mnohem chladnější a její příchod je rychlejší. Ptáci jsou zde nuceni sladit své životní cykly (jako je hnízdění) s odledňováním a odtáváním sněhu během léta a postupným zvyšováním potravní nabídky (Yvon Le 1977). A

tak se často stává, že ptáci hnízdící v těchto oblastech odkládají hnízdění až na dobu, kdy jsou minimálně dva roky staří. U pomaleji dospívajících skupin jako jsou trubkonosí (Procellariiformes) i na později (Salomonsen 1972). V polárních oblastech se ptáci snaží o co nejrychlejší zahnízdění, výchovu mláďat a přežití před koncem polárního léta, kdy se rychle horší klimatické podmínky a snižují se zdroje potravy. Tou dobou je již většina jedinců nucena odcestovat do zimovišť (Williams a Emison 1971).

Ptáci inkubují přerušovaně (výjimkou je například tučňák císařský), hnízdo opouštějí pravidelně během dne z důvodů shánění potravy nebo při obraně hnízda či teritoria (Turner 1994). V polárních oblastech mnoho druhů inkubuje vejce v době, kdy je krajina stále pokryta ledem a sněhem. Takové podmínky v podstatě vyžadují konstantní zakrytí vajec jako ochranu před zmrznutím (Skutch 1962). Délka opuštění hnízda za účelem krmení je u arktických druhů kratší než u ptáků hnízdících v temperátních oblastech. V extrémně chladných oblastech, kde je teplota vzduchu výrazně chladnější než teplota těla hnízdícího ptáka, musí jedinci navíc vynaložit více energie na ohřátí vajec než v teplejších oblastech (Irving a Krog 1956). Z toho důvodu jsou investice do izolačních vlastností hnízda velice důležité. Menší druhy pobřežních ptáků hnízdících v oblasti Arktidy tak investují více do izolace svého hnízda než druhy větší. Dobře izolovaná hnízda u menších druhů mohou výrazně snižovat pravděpodobnost podchlazení vajec a mohou vést k potenciálnímu prodloužení času potřebného k aktivitám mimo hnízdo (Tulp et al. 2012).

2.1. Charakteristika polárních oblastí

Polární oblasti, nebo jinak také oblasti Arktidy a Antarktidy, jsou mrazivé oblasti rozprostírající se za polárními kruhy a řadící se mezi nejmenší klimatické zóny Země. Jde o extrémně chladné oblasti s celoročním výskytem ledu a sněhu a střídáním období celodenního světla i dnů s jeho úplnou absencí. Vymezení oblastí není vždy jednoznačné, a to zvláště u arktické oblasti. Jediné jednoznačné vymezení Arktidy je takové, že se jedná o oblast rozkládající se za severním polárním kruhem, tedy za 66°33' severní šířky (např. Thomas et al. 2008). I oblast antarktickou lze chápat více způsoby. V bakalářské práci za tuto oblast budu považovat jak vlastní antarktický kontinent, který se rozprostírá kolem jižního pólu, tak i oblast přiléhajících šelfových ledovců.

V těchto oblastech za polárními kruhy se vyskytuje minimálně jeden den nebo v opačném případě noc, kdy slunce za horizont po dobu 24 hodin nezapadne (polární den) či nevyjde (polární noc). Dalším shodným znakem těchto oblastí je extrémně chladná okolní teplota. Teploty se v arktické oblasti v zimě v průměru pohybují od $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ v příbřežních oblastech (Thomas et al. 2008), až po $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ v centrální části. V létě se teploty při pobřeží pohybují v průměru kolem $5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Antarktida je ještě o něco chladnější. Teploty v centrální části v zimě klesají až pod $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$, při pobřeží se teploty pohybují mezi $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$. V období léta se teploty při pobřeží dostávají na krátký čas až k $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ a ve vnitrozemí se málokdy dostávají pod teplotu $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Herman a Johnson 1980). Shodným znakem oblastí Arktidy a Antarktidy je i menší výskyt predátorů oproti klimaticky mírnějším oblastem (např. Davies 1958). V Arktidě jsou pak na souši přítomni i savčí predátoři, kdežto v Antarktidě chybí (Irving 1972).

2.2. Příklady skupin hnízdících v polárních oblastech

Polární oblasti svými extrémními podmínkami v podstatě znemožňují trvalý život na většině svého území. Proto tyto oblasti obývá jen málo druhů a z těch málo druhů se jen některé přizpůsobily, aby zde mohly trávit i období zimy. V Arktidě přezimuje 11 druhů ptáků (například se jedná o bělokura horského (*Lagopus mutus*) (del Hoyo et al. 1994, Reierth a Stokkan 1998)). V oblasti Antarktidy zimu tráví pouze jeden jediný druh, a to tučňák císařský v oblasti šelfového ledu. Zbýlé druhy ptáků, kteří se v polárních oblastech vyskytují, jsou tažní ptáci. Ti v období zimy podnikají každoroční migrační lety do oblastí s mírnějším klimatem nebo alespoň na okraj ledových polí, kde je v moři dostatek potravních zdrojů (Thomas et al. 2008).

Počty druhů hnízdících v arktické oblasti se liší u různých autorů na základě rozdílného vymezení této oblasti. Například podle Salomonsena (1972) v Arktidě hnízdí 141 druhů, oproti tomu podle Irvinga (1972) je to 70 druhů a něco kolem 90 hnízdících druhů odhaduje Thomas et al (2008). Velké počty migrující ptáků se každoročně v arktické oblasti slétají v období jara a hnízdí zde převážně ve dvou typech prostředí. Prvním je kamenité pobřeží, útesy nebo skalní pukliny. Na tomto typu hnízdí například buňňáci (Procellariidae) nebo zástupci alkovitých (Alcidae). Druhým typem habitatu jsou nízko položené pláže a tundra,

kde jednotlivě nebo v koloniích hnízdí například rybák dlouhoocasý nebo racek sabinův (*Xema sabini*) (Gaston et al. 2012).

Zdaleka největší diverzitu v polárních oblastech, především v Arktidě, vykazují ptáci z řádu dlouhokřídlí (Charadriiformes). Řadíme sem zástupce z čeledi chaluhovitých (Stercorariidae), rackovitých (Laridae), rybákovitých, ale třeba i kulíkovitých (Charadriidae) (del Hoyo et al. 1996). Další skupinou jsou potáplice (Gaviiformes), řád, jehož všichni známí zástupci hnízdí v arktické oblasti (Järvinen a Väisänen 1978). V Arktidě hnízdí také druhy zastupující řád trubkonosí (Procelariiformes), vrubozubí (Anseriformes) (del Hoyo et al. 1992), hrabaví (Galiiformes) (del Hoyo et al. 1994) i někteří zástupci pěvců (Passeriformes) (např. Hussell 1972).

Antarktická oblast je druhově mnohem chudší. Na samotném kontinentu hnízdí pouze 16 druhů. Tyto druhy patří do čtyř skupin. Druhově nejpočetnější je řád trubkonosí (šest druhů) (Thomas et al. 2008), dalšími řády jsou dlouhokřídlí s pěti druhy, tučňáci (Sphenisciformes) se čtyřmi druhy a veslonozí (Pelecaniformes) s jedním druhem (del Hoyo et al. 1992, del Hoyo et al. 1996). Zastoupení skupin ptáků v rámci obou polárních oblastí je tedy dosti podobné. V obou oblastech se vyskytují i blízké příbuzné druhy reprezentující podobné životní strategie, jako například severně hnízdící rybák dlouhoocasý a jižně hnízdící rybák jižní (*Sterna vittata*).

2.3. Faktory ovlivňující inkubační chování ptáků v polárních oblastech a srovnání s druhy žijícími v mírnějším klimatu

Faktory, které obecně ovlivňují inkubační chování ptáků, jsou pro mnohé oblasti společné například okolní teplota, potravní zdroje, účast rodičů na inkubaci nebo velikost snůšky. V polárních oblastech se však objevují i faktory, které jsou pro tyto oblasti specifické. Jsou jimi především polární den, nízké teploty a přítomnost sněhové pokrývky (poslední faktor působí také ve vysokohorských oblastech). Ať už se nacházíme v klimaticky mírnějších oblastech (například temperátní oblasti) nebo v klimaticky extrémních oblastech (například polární oblasti) nikdy faktory na organismy nepůsobí jednotlivě, ale vždy se nějak prolínají a působí navzájem. Proto zde uvádím i obecné faktory, které působí i mimo polární oblasti.

2.3.1. Okolní teplota

V polárních oblastech se průměrná denní teplota nad bodem mrazu pohybuje jen extrémně krátkou dobu (Salomonsen 1972). A tak ptáci, hnízdící v těchto oblastech mezi sněhem a ledem, se snaží udržovat svá vejce co nejvíce zakryta a chránit je tak před podchlazením (Skutch 1962). Teplota vajec při inkubaci se zde pohybuje v rozmezí 33 až 35 °C (Irving a Krog 1956) a nijak výrazně se tedy neliší od průměrné teploty vajec inkubovaných v mírnějších klimatických podmínkách, kde průměrná teplota vajec je 34 °C (Huggins 1941). V polárních oblastech je ale zapotřebí, aby inkubující jedinci pro udržení této ideální inkubační teploty výrazněji přizpůsobili své chování okolním chladným podmínkám. V průběhu nejchladnějších částí dne, často mezi osmou hodinou večerní a osmou hodinou ranní, ptáci inkubují více souvisle a hnízdo opouštějí pouze na málo krátkých chvil (Tulp a Schekkerman 2006), i přestože stále světlo polárního dne by jim umožňovalo shánění potravy i v těchto „nočních“ hodinách.

Zřejmě nejdůležitějším mechanismem udržující optimální teplotu vajec při inkubaci v prostředí s extrémně nízkými teplotami je úprava inkubačního rytmu, tedy frekvence odchodů z hnízda a doby strávené mimo hnízdo při jednom odchodu. Obecně se dá říci, že ptáci v chladnějších oblastech tráví kratší dobu mimo hnízdo, zatímco v teplejších oblastech spíše delší (Turner 1994). Příkladem prodloužení doby mimo hnízdo v mírnějších oblastech může být tučňák nejmenší (*Eudyptula minor*) hnízdící na pobřeží Austrálie a Nového Zélandu, který, aby zabránil přehřátí těla, opouští svou snůšku již během rozednění a zpět se vrací až během západu slunce (Davis 1993). S dobou strávenou mimo hnízdo souvisí i kontinuita sezení, která je v chladnějších oblastech souvislejší (Skutch 1962). V tomto chování se však můžou vyskytovat i odchylky, a to v podmínkách jakými jsou třeba bouře, silné deště, vánice či naopak extrémně teplé počasí. Nejvíce ovlivněny jsou ty druhy, kde inkubuje pouze jedno pohlaví. Zde za chladnějších teplot vzrůstá doba strávená mimo hnízdo v rámci jednoho odchodu, zatímco počet odchodů z hnízda klesá (Tulp a Schekkerman 2006). To nám ukazuje i příklad inkubace husy sněžní (*Chen caerulescens*), která v době, kdy vální silný vítr, podnikala v inkubaci méně přestávek (Poussart et al. 2001). Opačné tendence byly zaznamenány u pěvců. Ti, kteří hnízdí v chladnějších oblastech, zkracují dobu nepřítomnosti na hnízdě, ale v porovnání s druhy hnízdícími v oblastech s teplejším klimatem hnízdo opouštějí mnohem častěji (Conway a Martin 2000). Počet přestávek ovlivňují také vyšší teploty a větší sluneční svit. Tyto podmínky vedou u husy sněžní ke snížení počtu přestávek v průběhu inkubace během dne (Poussart et al. 2001). Zajímavé chování můžeme pozorovat

například u samic strnada severního (*Calcarius lapponicus*), které naopak umí využívat slunečního svitu k ohřátí snůšky v době, kdy neinkubují a shání potravu (Lyon a Montgomerie 1987). Obecně tedy můžeme říci, že inkubující samice nejvíce opouští hnízdo v době, kdy náklady na znovu zahřátí vajec jsou na minimu, jako například u bernešky bělolící (*Branta leucopsis*) (Tombre et al. 2012).

V rámci skupiny dlouhokřídlých mají rackovité nejširší ekologickou valenci, hnízdí ve všech klimatických pásmech od pólů k rovníku. Okolní teplota se při hnízdění pohybuje v rozmezí od -2 °C u racka jižního (*Larus dominicanus*) až do 50 °C u racka tmavého (*Leucophaeus modestus*). Tato skupina tak umožňuje srovnání inkubačních rytmů v rámci příbuzných druhů, kteří hnízdí v extrémně odlišných podmínkách. Obecně se nižší teplota polárních oblastí odráží v prodloužení inkubačních period (příkladem je již zmíněný racek jižní), oproti zástupcům racků z teplejších oblastí, například racka západního (*Larus occidentalis*) (Eppley 1996).

2.3.2. Klimatické výkyvy

Velký vliv na dílčí a případně celkový hnízdní neúspěch ptáků hnízdících v polárních oblastech má extrémně nevlídné počasí. Za silných polárních sněhových bouří může docházet ke ztrátám vajec nebo opuštění hnízda nejen v průběhu bouře, ale i po jejím skončení. Například 72 % vajec chaluhy antarktické (*Catharacta maccormicki*) bylo ztraceno v průběhu bouře v letech 1977/78 (Ensor 1979). Potenciální nezdar ve hnízdění způsobený náhodnými klimatickými výkyvy může být u buňňáků, ale i dalších skupin ptáků, kteří hnízdí v polárních oblastech, vykompenzován velkou hojností potravy v době odchovu mláďat (Mallory et al. 2009).

Klimatické výkyvy také mohou být příčinou pozdního nástupu léta a tím způsobit, že někteří ptáci v daném roce vůbec nezahnízdí (Hawksley 1957). Takovým případem může být výbuch sopky na Filipínách v roce 1991, který ovlivnil hnízdní úspěšnost mnoha ptáků po celé Arktidě (Ganter a Boyd 2000). V celosvětovém měřítku může mít oteplovací trend klimatu pozitivní dopad na hnízdění mořských ptáků. Podle Browna (1991) mohou mořští ptáci z tohoto trendu prosperovat hned v několika směrech: ustupující ledovce otevřou v polárních oblastech více možností ke krmení, zároveň také umožní dřívější vystavení fytoplanktonu celodennímu světlu, což vede k dřívější produkci zooplanktonu v období léta, a

nakonec s odtávajícími ledovci se také objeví více možností ke hnízdění ve formě nových odledněných stanovišť.

2.3.3. Tělesná kondice inkubujících jedinců

Tělesná kondice a hmotnost ovlivňují inkubační chování ptáků ve všech klimatických oblastech, ale především u těch druhů, kde inkubuje pouze jedno pohlaví. Hmotnost inkubujícího jedince má vliv nejen na rytmus inkubace, ale také i na celkovou délku inkubace. Hmotnější jedinci si mohou dovolit inkubovat souvisleji po delší čas a v některých případech mohou inkubovat i bez přestávek pro krmení a určitý čas tak hladovět (Skutch 1962). Závislost hmotnosti jedince na délce inkubační periody platí i pro polární oblasti. To nám potvrzuje frekvence krmení během inkubace u bernešky bělolící. Bernešky, které byly těžší, se krmily s menší frekvencí a doba strávená krmením byla kratší. Tedy energetický kompromis mezi časem stráveným inkubací a časem stráveným krmením nabízí inkubujícímu jedinci v dobré tělesné kondici šanci inkubovat více souvisle (Tombre et al. 2012). Plynulost inkubace, kromě tělesné hmotnosti, může také silně ovlivnit charakter ptačí stravy. Druhy živící se převážně malým hmyzem bývají nejméně trpěliví inkubátoři. Naopak potrava, která je energicky hodnotnější, dává ptákům větší možnost souvislejší inkubace (Skutch 1962).

Inkubující jedinci mohou během inkubace také hladovět. To se vyskytuje u několika druhů ptáků, speciálně však u trubkonosých (Skutch 1962) a tučňáků (Skutch 1962, Yvon Le 1977, Davis 1988). Boismenu et al. (1992) předpokládají, že hladovění může být limitováno nejen tělesnou hmotností, ale také schopností letu, kdy například samice husy sněžní atlantické (*Chen caerulescens atlantica*) netolerují hladovění tak, jako jiní velcí ptáci, například jako tučňáci. Schopnost letu by tak mohla být omezujícím faktorem pro tvorbu tukových zásob, které jsou potřebné pro hladovění. Obecně by ale jedinci s větší tělesnou hmotností měli mít větší předpoklady k hladovění (Barbraud a Chastel 1999).

Vliv tělesné hmotnosti na celkovou délku inkubace zmiňuje ve své práci Hodum (2002). Příkladem jsou čtyři druhy z čeledi buňňákovití, kteří hnízdí v oblastech Antarktidy (buňňák antarktický (*Thalassoica antarctica*), buňňák lední (*Fulmarus glacialisoides*), buňňák černobílý (*Daption capense*) a buňňák sněžní (*Pagodroma nivea*)). Se snižující se tělesnou vahou jednotlivých druhů se zkracovala i celková délka inkubace. Hmotnostně nejlehčí buňňák sněžní měl i nejkratší celkovou dobu inkubace. Tento vliv tělesné hmotnosti na

celkovou délkou inkubace byl pozorován i u rybákovitých hnízdících v mírnějších oblastech, kdy u menšího druhu (rybák severní karibský (*Sterna sandvicensis eurygnatha*)) došlo ke zkrácení celkové inkubační doby oproti většímu druhu (rybák královský (*Sterna maxima*)) (Quintana a Yorio 1997).

2.3.4. Zdroj potravy

Dostupnost potravy, vzdálenost od hnízda a bohatost zdroje jsou faktory, které mohou ovlivnit inkubační chování ptáků. V polárních oblastech jsou přítomny zdroje potravy od hnízdiště často extrémně vzdáleny. Na vzdálenosti, ale i na bohatosti zdroje potravy závisí tělesná kondice jedinců (Barbraud a Chastel 1999), která pak ovlivňuje inkubační rytmus, ale i doba, po jakou rodiče pečují o mláďata (Dobson a Jouventin 2007). Schopnost ptáků vyhledat potravu mohou výrazně ovlivnit klimatické podmínky (Hawksley 1957). Různé skupiny ptáků si v reakci na dostupnost, vzdálenost a bohatost zdroje v polárních oblastech vyvinuly různé strategie. Jako přizpůsobení se vzdáleným zdrojům potravy se u několika druhů ptáků, zvláště u tučňáků a trubkonosých, objevuje schopnost během inkubace hladovět, a to od několika dnů až po 40 dnů u tučňáka kroužkového (*Pygoscelis adeliae*) (Skutch 1962, Yvon Le 1977) či až po čtyři měsíce u tučňáka císařského (Gill 1995). Po dlouhé inkubační směně jsou vystřídáni a mohou si odpočinout a nakrmit se. Důvodem, proč inkubační směny probíhají v tak velkých intervalech, je ten, že potravu často shání na velké vzdálenosti (Skutch 1962). V průběhu času, co jeden z rodičů inkubuje, se partner zatím krmí a tvoří zásoby na další období hladovění (Bucher a Vleck 1997).

Jako adaptace na potravní zvyky (ale také na extrémně nízkou teplotu v průběhu inkubace a jako výsledek selektivního tlaku k produkci dobře vyvinutých mláďat schopných samostatné termoregulace a schopných přijímat velké porce potravy) se také jeví extrémně dlouhá a variabilní celková inkubační doba v rámci skupiny trubkonosí (Boersma 1982). Dlouhé směny obsahuje i inkubace buňáka ledního, a to v průměru kolem 5,3 dnů. Ty jsou zapotřebí, zvláště ta první po snesení vajec, kdy inkubuje samec. Dává tak možnost samici opět doplnit energii a nabrat sílu na další průběh hnízdění (Mallory 2009). Obecně dostupnost potravy ovlivňuje délku inkubačních přestávek. Dostupný a bohatý zdroj potravy vede k větší pozornosti věnované hnízdu (Monaghan et al. 1996). Byl ale pozorován i opačný trend, a to u bernešky tmavé severoevropské (*Branta bernicla bernicla*), kde možnost krmít se v blízkosti

hnízda vedla k tomu, že samice věnovala méně pozornosti hnízdu a inkubaci (Poisbleau et al. 2007).

2.3.5. Rodičovská péče

Počet účastníků na inkubaci určuje plynulost sezení. V polárních oblastech pozorujeme inkubaci jak současnou oběma rodiči, tak i pouze jedním z nich. Obecně u druhů, kde se inkubace účastní obě pohlaví, vlastní délku inkubační směny ovlivňuje vzájemná interakce rodičů, tj. potřebná délka intervalu krmení jednoho z rodičů a zároveň vyladění k sezení na vejcích druhého rodiče. Dalším faktorem, který spolupůsobí, je dychtivost po návratu krmícího se jedince na hnízdo. To může vést ke zkrácení směn na hnízdě. Ale není známo, že by jeden z rodičů inkuboval více jak 80 % dne, s výjimkou například u tučňáků a trubkonosých (jedinci podnikají až několikadenní inkubace). (Skutch 1962). Právě u trubkonosých probíhá střídání na hnízdě v rozmezí až několika dnů (Boersma et al. 1980). Jejich inkubační doba je velmi variabilní a i dlouhá. Na variabilitu má vliv také opouštění vajec po určitou dobu (až několik dnů) a následné znovu zasednutí a pokračování v inkubaci. I přes extrémně chladné teploty se opuštění snůšky objevuje i v polárních oblastech. Například u buňňáčka šedého (*Oceanodroma furcata*) se inkubační perioda pohybuje od 37 do 60 dnů (Boersma et al. 1980). Pro ilustraci, vejce, které bylo opuštěno na dobu 11 dnů, se inkubovalo až 46 dnů (Boersma a Wheelwright 1979). Výskyt přirozeného opuštění hnízda a znovu zasednutí po určité době se v polárních oblastech objevuje také u alkovitých (Sealy 1984, Astheimer 1991). Ale není výjimkou ani u pěvců hnízdících v klimaticky extrémních horských oblastech (Fejklová 2009, V. Pavel osobní sdělení).

Inkubace, které se v polárních oblastech účastní pouze jeden z partnerů, je pro inkubujícího jedince nákladnější a více stresující než inkubace oběma jedinci (Tulp et al. 2009). Náročnost inkubace pouze jedním z partnerů dokládá i studie Tulpa a Schekkermana (2006), kteří zjistili, že po inkubační periodě hmotnost u jednopohlavně inkubujícího jedince poklesla, zatímco tam, kde se inkubace účastní oba partneři, hmotnost nepoklesla. Jedinec je, až na výjimky, nucen v průběhu inkubace podnikat přestávky pro krmení. Ty jsou koncentrovány spíše do teplejších částí dne a i v polárních oblastech s celodenním světlem vykazují jistou pravidelnost (Tulp a Schekkerman 2006).

2.3.6. Snůška

Doba, kdy je snůška snesena, velikost snůšky, nebo i samotná velikost vajec mohou mít vliv na inkubační chování a celkovou hnízdní úspěšnost ptáků (například celkové opuštění hnízda, celkové hnízdní selhání), a to i v polárních oblastech. Zajímavé je u jednotlivých skupin ptáků srovnání velikosti snůšky mezi polárními a mírnějšími oblastmi. U některých druhů je zaznamenán rozdíl ve velikosti snůšky, ale u jiných není. Například Irving (1972) nenašel rozdíly ve velikosti snůšek u dlouhokřídlých mezi oblastmi Arktidy a temperátními oblastmi (běžná velikost snůšky jsou čtyři vejce). Také u potáplic, které kladou jedno až dvě vejce, Irving (1972) nepozoroval rozdíl v počtu vajec ve snůšce v závislosti na klimatické oblasti, kde jedinci hnízdí. Rozdíl se už však pozoroval v možnostech založení nové snůšky, kdy v polárních oblastech jsou tyto možnosti velmi omezené nebo dokonce vůbec žádné. Oproti tomu Williams a Emison (1971) zjistili nárůst průměrné velikosti snůšky strnada severního směrem na sever. V oblasti 51°5' severní šířky byla průměrná velikost snůšky 4,3 vejce a v oblasti 71°21' severní šířky byla průměrná velikost snůšky pět vajec. Stejná tendence u strnada severního vyzoroval také Hussell (1972). Nárůst velikosti snůšky směrem k severnímu pólu byl také pozorován u lindušky luční (*Anthus pratensis*). Jedinci hnízdící v arktické oblasti vykazovali o 1,2 vejce větší snůšku než jedinci hnízdící v jižněji položených oblastech (Davies 1958).

Nadměrně početná snůška může být spojována s výrazně menší celkovou hnízdní úspěšností, s prodlouženou inkubační periodou, větší ztrátou hmotnosti rodiče během inkubace a také s většími tepelnými nároky (Thomson et al. 1998). Například větší snůšky u bernešky bělolící byly spojovány s dřívější dobou snesení prvního vejce (Barry 1962). Tombre et al. (2012) však nenašel žádný vliv velikosti vajec či data snesení snůšky na inkubační chování bernešky bělolící. Opačně je tomu u buňáka sněžného, kde datum snesení snůšky má výrazný vliv na celkovou úspěšnost hnízdění. U pozdě hnízdících párů rodiče častěji podnikají přestávky v inkubaci (Barbraud a Chastel 1999). Velikost snůšky může ovlivnit i pravděpodobnost celkového opuštění hnízda inkubujícími rodiči. Hnízda rybáka jižního, kde bylo pozorováno pouze jedno vejce, byla častěji opuštěna než hnízda dvouvejčná (Parmelee a Maxson 1974). Stejně tak hnízda u kajky mořské (*Somateria mollissima*), která byla na počátku inkubační periody napadena, a byl tak snížen počet vajec v hnízdě, byla častěji opouštěna (Bourgeon et al. 2006). Zde může jít ale i o antipredační strategii.

2.3.7. Inkubační perioda

Inkubační perioda je určována fází a rychlostí vývoje embrya. Ptáci obecně sedí na začátku inkubace méně souvisle (Skutch 1962). Tento trend v polárních oblastech potvrzuje i Poussart et al. (2000), který během sledování husy sněžní pozoroval zvyšování pozornosti věnované hnízdu s narůstající inkubační periodou. Byly však také pozorovány opačné tendence. Snižování pozornosti samice k hnízdu s postupující dobou inkubace zaznamenal například Poussart et al. 2001. Rozdíl byl způsobený vlivem klimatických podmínek, které byly v druhém případě příznivější (nízká rychlost větru, vyšší teplota a zvýšený sluneční svit) a samice tak mohla trávit více času mimo hnízdo. Dále byla klesající pozornost věnovaná hnízdu pozorována i u bernešky bělolící, která s postupující periodou zvyšovala frekvence svého krmení (v důsledku energetických potřeb), a tak rostl i čas strávený mimo hnízdo (Tombre et al. 2012). Snižující pozornost věnovaná hnízdu a inkubaci byla také zaznamenána u buňňáčka šedého, rodiče s postupující periodou inkubace více opouštěli hnízdo (Boersma a Wheelwright 1979).

2.3.8. Predace

Živočichové, zvláště ptáci, jsou v polárních oblastech méně vystavováni predaci, a to vlivem menšího počtu možných predátorů oproti jiným klimatickým oblastem. V polárních oblastech se pro predátory vyskytuje jen krátké období hojnosti následované obdobím, kdy většina živočichů z těchto oblastí odmigruje, a tím se omezí zdroje potravy a možnost uživit početně větší populace. Myšlenku menšího počtu predátorů v polárních oblastech potvrzuje například studie na lindušce luční hnízdící v Arktidě. Celková hnízdní úspěšnost byla ovlivněna vyšší vzácností výskytu predátorů v severnějších oblastech. Ti jedinci, kteří hnízdili v Arktidě, měli celkovou hnízdní úspěšnost o 38 % vyšší než jedinci z jižnějších oblastí (Davies 1958). Lze najít určitou podobnost (co do počtu možných predátorů) polárních oblastí s vysokohorskými oblastmi. I zde se vyskytuje menší míra predace (Coulson 1956). Predace je v polárních oblastech kromě extrémního klimatu označována za hlavní příčinu celkového neúspěšného hnízdění (Tremblay et al. 1997, Weidinger 1998). Snaha vyhnout se predaci může vést k vytvoření si různých obraných strategií, k prodloužení celkové inkubační doby nebo k úpravě inkubačního chování rodičů, jako je tomu například u samce strnada severního,

který pro omezení lokalizace hnízda predátorem přikrmuje samičku pouze mimo hnízdo (Lyon a Montgomerie 1987). Mezi obranné strategie ptáků patří například rodičovská obrana nebo nenápadné opouštění hnízda, čímž se využívá nenápadnost vajec a hnízda v rámci svého okolí (Weidinger a Pavel 2013b).

V oblastech Antarktidy je hlavním predátorem ptačích hnízd chaluha antarktická (Parmelee a Maxson 1974, Davis a McCaffrey 1986, Weidinger 1998, Weidinger a Pavel 2013a, b) a úplně zde chybí savčí predátoři. V oblastech Arktidy je více možných predátorů. Z řad ptáků to jmenovitě může být: chaluha příživná (*Stercorarius parasiticus*), chaluha malá (*Stercorarius longicaudus*), racek šedý (*Larus hyperboreus*) a v některých oblastech i krkavec malý (*Corvus mellori*) (Tremblay et al. 1997) a další jiní zástupci z čeledi rackovití, chaluhovití a i z řádu dravců (Accipitriformes) (Hawksley 1957). Na rozdíl od Antarktidy se v Arktidě vyskytují i savčí predátoři jako liška polární (*Alopex lagopus*) (Hawksley 1957, Tremblay et al. 1997, Levermann a Tottrup 2007) a medvěd lední (*Ursus maritimus*) (Madsen et al. 1998, Levermann a Tottrup 2007) a v jižněji položených oblastech i drobní savci (např. Bures 1997).

Míra predace se v polárních oblastech v různých lokalitách liší a v některých případech je predace pozitivně korelována s mírou opuštění a ponechání hnízda bez pozornosti (Smith et al. 2012) a také s hustotou populací možných predátorů (van der Jeugd et al. 2003) a samotných kořistí. Tam, kde byli jedinci více nahloučení, byla pozorována větší míra predace. Častější predace se objevuje také tam, kde se vyskytuje více nápadné chování hnízdících ptáků. (Parmelee a Maxson 1974). Naopak nižší míra predace se obecně může vyskytnout tam, kde se vyskytuje dostatek alternativního zdroje potravy (Weidinger a Pavel 2013a). S mírou možné predace také souvisí umístění a pozice hnízda. Například jedinci buňáka ledního, jež hnízdí v zakrytých hnízdech, v jeskyních, jsou méně vystavováni predaci, než ti, kteří hnízdí na otevřených skalách (Mallory a Forbes 2011). Zajímavý efekt pozice hnízda na možné predaci pozorovali Tremblay et al. (1997) na jedincích husy sněžní atlantické. Ta umisťovala svá hnízda do blízkosti hnízd sovice sněžní (*Bubo scandiacus*), která redukovala počet predátorů hus, v tomto případě lišek polárních.

Samotná predace se pak v polárních oblastech odehrává hlavně na vejcích, čerstvě vylíhlých kuřatech a ještě letu neschopných ptáčatech (Hawksley 1957). Ale nemusí se odehrávat jen ze strany jiného druhu, ale také v rámci kolonií mezi jedinci stejného druhu, či dokonce mezi sourozenci v rámci sourozenecké agrese (Pezzo et al. 2001). Jako příklad můžeme uvést propíchnutí vajec pomocí zobáku dospělého stejného druhu pozorovaného u rybáka dlouhoocasého. Občas také došlo k vyjmutí obsahu vejce, ale častěji byl záškodník od

vejce vyhnán dříve, než mohl obsah sníst (Pettingill 1939). Skoro vždy, když hnízdící jedinci v polárních oblastech ztratí vlivem predace snůšku, ji již nenahradí. V oblastech s krátkým polárním létem na to není dostatek času. Příkladem může být pozorované nezahníždění alkounů v Arktidě (Sealy 1975). Oproti tomu alkoun kalifornský (*Synthliboramphus hypoleucus*) hnízdící v mírnějších oblastech po ztrátě první snůšky běžně opětovně zahnízdí (Murray et al. 1983). Opětovné zahníždění bylo ale také pozorováno u rybáka jižního v oblastech Antarktidy (Sagar 1978), který taktiku opakovaného zahníždění využívá jako antipredační strategii a k nahrazení podchlazených snůšek.

2.3.9. Koloniální hnízdění

Vodní ptáci často hnízdí v rámci kolonií a jinak tomu není ani v polárních oblastech. Kolonie jsou buď tvořené pouze jedním druhem, nebo jsou smíšené a čítají od desítek až po desítky tisíc jedinců, jako například u tučňáka kroužkového hnízdícího v Antarktidě, u kterého nejsou výjimkou kolonie až stovky tisíc jedinců (Barbraud et al. 1999). Hlavními faktory, které se v rámci koloniálního hnízdění uplatňují, jsou pozice hnízda a hustota hnízd v kolonii. Oba faktory ovlivňují celkovou úspěšnost hnízdění. Například hnízda tučňáka kroužkového, která byla více v centru kolonie, byla úspěšnější, než ta, která byla po okrajích kolonie. Ta byla častěji napadena (Hull et al. 2004). Podle Davise a McCaffreye (1986) hnízda tučňáka kroužkového v centru kolonie také produkovala více mladých jedinců, kteří se dožili dospělosti, a hnízda po okrajích byla více náchylná k predacím vajec. Tento trend je ale známý i z mírnějších oblastí, například u koloniálně hnízdících druhů rybáka severního (*Sterna sandvicensis*) a rybáka královského, kde se ztráta vajec vlivem predace odehrávala převážně při okrajích kolonie (Quintana a Yorio 1997). Celková hnízdní úspěšnost souvisí také s rostoucí hustotou hnízd, kdy se snižuje úspěšnost líhnutí mláďat a stoupá predace a vnitrokoloniální agresivita (Stokes a Boersma 2000). Stejný trend závislosti predace na hustotě kolonie vysledovali i Parmelee a Maxson (1974) v koloniích rybáka jižního v Antarktidě. Ale jedinci, kteří hnízdí na pevnině mimo kolonie a snaží se tak vytěžit z menší nápadnosti samostatného hnízda, mohou být po prozrazení efektivněji napadeni predátory, speciálně liškou polární (Hawksley 1957) nebo chaluhami. U koloniálně hnízdících ptáků se často vyskytuje spřízněnost s tradičně používanými místy ke hnízdění. Příkladem je rybák jižní v Antarktidě a stejně tak i rybák dlouhoocasý v Arktidě (Devlin et al. 2008). Ale tato

oddanost je také charakteristická i pro jiné druhy rybáků hnízdících mimo polární oblasti (Quintana a Yorio 1997).

2.3.10. Sněhová pokrývka

Výrazným faktorem, který se uplatňuje pouze v polárních a vysokohorských oblastech, je sněhová pokrývka. Roky, kdy se vyskytovala větší sněhová pokrývka, měly vliv na početnost párů, které nehnízdily, a také obecně na velikost snůšek (klesající tendence), na dobu zahájení hnízdění a v neposlední řadě i na celkovou hnízdění úspěšnost. Obecně dlouho přetrvávající led v arktické oblasti zvyšuje možnost savčí predace medvědem ledním a liškou polární (Madsen et al. 1998). Velikost snůšek vlivem přetrvávající sněhové pokrývky například u bernešky tmavé atlantské (*Branta bernicla hrota*) a husy sněžní pacifické klesala (*Chen caerulescens caerulescens*) (Barry 1962, Samelius et al. 1998). Pokud však sněhová pokrývka roztála časněji, bylo naopak zaznamenáno kladení větších snůšek (Tombre et al. 1998). V době se silnou sněhovou pokrývkou v oblasti Arktidy, na Špicberkách, čekalo mnoho párů hus krátkozobých (*Anser brachyrhynchus*) na roztání sněhu a odkrytí vhodných míst ke hnízdění, hnízdění tak bylo opožděno (Madsen et al. 2007). Například i pozdní tání sněhu v kombinaci s častými návštěvami polárních lišek v oblasti severního Grónska, znamenalo kompletní hnízdění selhání kolonie rybáka dlouhoocasého a racka Sabinova. Zahájení hnízdění bylo vlivem přítomnosti sněhové pokrývky opožděno až do té míry, že pokusy o zahájení byly vzdány a kolonie opuštěna. Jedinci se po od tání sněhu do kolonie sice vrátili, pokračovali dál v párování, ale hnízdění v dané sezóně už nezahájili (Levermann a Tottrup 2007). Naopak čerstvý sníh, který se často objevuje během hnízdění rybáka jižního v Antarktidě rychle mizí a nemá na hnízdění žádný podstatný vliv (Parmelee a Maxson 1974).

2.3.11. Polární den

Od polárního kruhu směrem k pólu postupně přibývají dny, kdy slunce v období léta nezapadá za obzor. Prodlužující se sluneční perioda a tak větší vystavení dennímu světlu než v oblastech směrem k rovníku mohou mít vliv na život ptáků. Polární den by mohl působit na

denní cykly v chování ptáků například tak, že ptáci, kteří hnízdí v těchto oblastech, mají s delší světelnou periodou větší šanci sebrat více potravy. To jim dává možnost nakrmit více kuřat než jedinci hnízdící mimo tyto oblasti (Lack 1947 dle Hussell 1972). To by spolu se sníženým rizikem predace mohlo u některých druhů vysvětlit nárůst velikostí snůšek se zvyšující se zeměpisnou šířkou.

Vliv polárního dne na chování ptáků byl pozorován na slavíku modráčkovi tundrovém (*Luscinia svecica svecica*), který hnízdí v oblastech severské tundry. Následně bylo chování porovnáno se stejným druhem, ale hnízdícím v oblastech horské tundry, kde se vliv polárního dne nevyskytuje. Severští jedinci, stejně tak jako horští, vykazovali přítomnost nočních pauz v aktivitě jen s tím rozdílem, že v oblasti polárního dne byly kratší. U severských druhů tyto pauzy začínaly později a dříve končily. Také se u nich vyskytovalo více inkubačních pauz v době, kdy běžně bývá noc. Obecně byly v arktických podmínkách inkubační úseky delší s méně častým přerušováním (Fejklová 2009). Stejně tak i Tulp a Schekkerman (2006) pozorovali na skupině druhů patřící mezi dlouhokřídlé jistou periodicitu v chování v průběhu dne. Vliv celodenního světla na chování během inkubace byl zaznamenán i na hnízdící bernešce bělolící. Ta hnízdo za účelem krmení opouštěla v průběhu celého dne a i v průběhu večerních hodin (Tombre et al. 2012).

3. Inkubační chování rybáka dlouhoocasého (*Sterna paradisaea*)

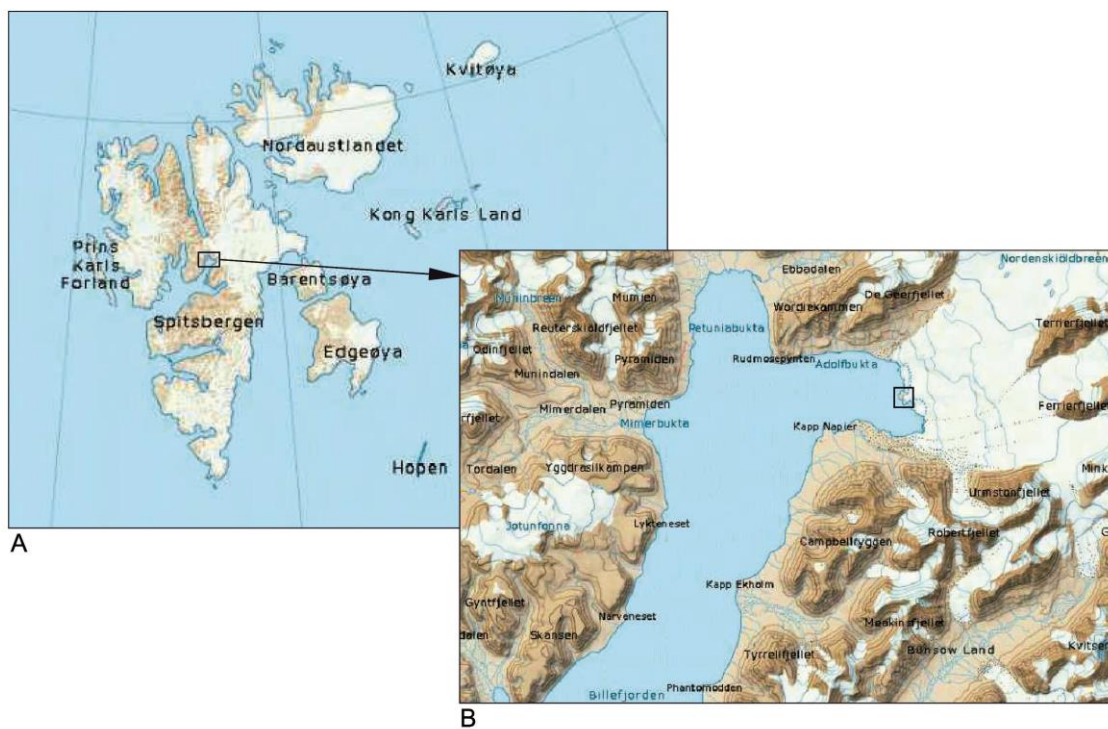
Rybák dlouhocasý je zástupce ze skupiny rybákovitých a je blízce příbuzný s racky. Je to migrující druh, který podniká jedny z nejdelších migračních cest mezi ptáky, ne-li ty nejdelší. V severních oblastech, v oblastech Arktidy a boreální zóny, má svá hnízdiště a během arktické zimy cestuje až do jižních oblastí, do Antarktidy, kde zimuje. Díky této extrémně dlouhé migrační cestě mezi polárními oblastmi je vystavován nejvíce dennímu světlu jako žádný jiný organismus (Wernham a Toms 2002). Jeho cesta je přímou čarou dlouhá kolem 20 000 km, ale někteří jedinci každoročně urazí až kolem 80 000 km (Egevang et al. 2010).

Jedná se o nejseverněji hnízdící druh ze skupiny rybákovitých, který je v době hnízdění rozšířen po celé oblasti Arktidy a v době zimování i po celé příbřežní oblasti Antarktidy. Hlavní složkou jeho potravy jsou malé ryby. Nepohrdne také korýši, měkkýši a hmyzem, výjimečně také různými bobulovitými plody. Rybák dlouhocasý hnízdí v oblastech Arktidy, ale i v jižnějších oblastech s mírnějším klimatem. Převážně obývá příbřežní oblasti, ale může se také vyskytnout více ve vnitrozemí (del Hoyo et al. 1996). Ti jedinci, kteří hnízdí v arktické oblasti, preferují oproti jižněji hnízdícím jedincům oblasti s méně vegetací. Hnízdí převážně na štěrkovitých, kamenitých nebo písčinych površích nebo v oblastech s nízkou vegetací. Hnízdí jednotlivě nebo v rámci kolonie, které mohou být složeny i z více různých druhů (Hawksley 1957). Stavějí si malá miskovitá hnízda, která jsou v rámci kolonií od sebe navzájem vzdálena od desítek centimetrů až do desítek metrů. Pokud je hnízdo v přímém ohrožení, jeho obrany se účastní oba rodiče (Drury 1960). První zahnízdění se objevuje až ve třech letech, ale byl zaznamenán i případ zahnízdění již ve věku dvou let (Cullen 1957). Rybák dlouhocasý obecně klade jedno až tři vejce. Doba kladení je na přelomu května a června (v severnějších oblastech až do července). Samotná inkubace vajec trvá od 22 do 27 dnů. Inkubují obě pohlaví. Mláďata se líhnou opeřená s barvou do hněda nebo do šeda. Péče o ptáčata probíhá 21 až 24 dnů. Starají se oba rodiče. Hnízdící oblast opouštějí koncem července a v srpnu (del Hoyo et al. 1996).

V rámci další části bakalářské práce se budu věnovat podrobnějšímu popisu inkubačního rytmu rybáka dlouhoocasého na částečně zpracovaných datech o inkubačním chování právě toho druhu.

3.1. Materiály a metody

V Severním ledovém oceánu na souostroví Špicberky byly v červenci 2012 pořízeny videonahrávky z hnízd rybáka dlouhoocasého. Monitorování probíhalo v oblasti zálivu Billerfjorden na odledněném ostrůvku Oblík vystupujícím při hranici s mořem z ledovce Nordenskiöldbreen (GPS souřadnice Oblíku 78°39'N 16°54'E; Obr. 1). Nahrávky probíhaly na 24 hnízdech rybáka dlouhoocasého. Záznam jednoho hnízda probíhal více jak 24 hodin, ale kompletní 24 hodinové videonahrávky bylo možné použít ke zpracování pouze z 19 hnízd. Použitá nahrávací technika zahrnovala video kameru s IR přísvitem, mini rekordér (typu DVR YK 9107), schopný zaznamenávat 12 obrázků za sekundu o rozlišení 640x480 pixelů, s paměťovou kartou o velikosti 32GB (typ SDHC). Napájení probíhalo pomocí baterie (12V/40Ah), vše bylo zamaskováno okolním přírodním materiálem (kamení) a nahrávací zařízení bylo ještě umístěno do voděodolného krytu.



Obr. 1: A – Souostroví Špicberky se zvýrazněným zálivem Billerfjorden.; B – Oblast zálivu Billerfjorden s vyznačenou polohou ostrůvku Oblík, na kterém probíhaly nahrávky.

Samotné videonahrávky jsem zpracovávala v jednoduchém programu na přehrávání videí (Windows Media Player) a během pozorování jsem vyhodnocovala pro každého jedince v záběru zvláště příchod do záběru, začátek inkubace, konec inkubace, odchod ze záběru a dílčí pohyby jako stavba hnízda, zvedání a otočky na hnízdě nebo spánek. Z toho jsem pak odvodila délky inkubace a absence na hnízdě v průběhu 24 hodin pro jedno hnízdo. Následně jsem pro všechny získané hodnoty vytvořila graf (program Microsoft Excel), kde jsou zobrazeny průměry a střední chyby průměrů (SE) pro délky inkubace a absence a počty střídání jedinců v rámci hodinových intervalů během celého dne. Jedná se o částečné zpracování dat pouze pěti hnízd a o ukázkou předběžných výsledků. Podrobné a celkové zpracování včetně statistického vyhodnocení všech dat je plánováno do navazující diplomové práce.

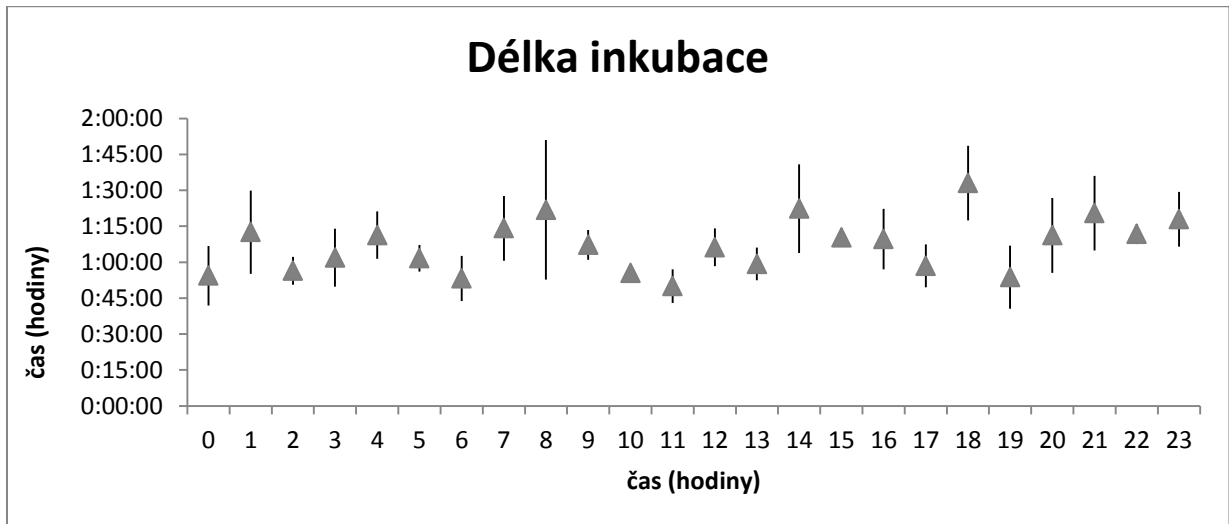
3.2. Výsledky

Rodiče na nahrávaných hnízdech věnovali nejvíce pozornosti hnízdu, a tedy i inkubaci, v průběhu ranních, pozdějších odpoledních a podvečerních hodin, přesněji mezi osmou a devátou hodinou ranní, druhou a třetí hodinou odpolední a mezi šestou a sedmou hodinou podvečerní. Celková délka inkubace, která začala v těchto hodinách, trvala průměrně po dobu jedné hodiny a 25 minut. Naopak nejméně se inkubaci rodiče věnovali mezi šestou a sedmou hodinou ranní, 11 a 12 hodinou dopolední a mezi sedmou a osmou hodinou večerní. Celková doba inkubace, která začala v těchto hodinách, trvala průměrně 52 minut (Obr. 2).

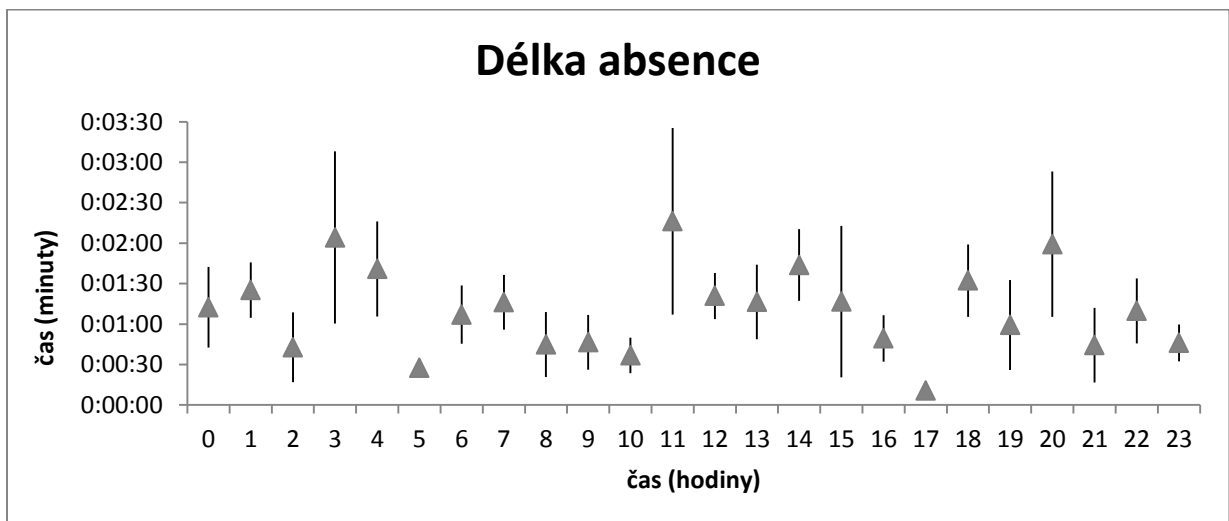
Doba, po kterou ani jeden z rodičů nebyl přítomen na hnízdě a vejce nebyla inkubována, byla nejdelší mezi třetí a pátou hodinou ranní, 11 a 12 hodinou dopolední a mezi osmou a devátou hodinou večerní. Celková absence na hnízdě v těchto hodinách trvala průměrně dvě minuty. Oproti tomu nejkratší celková nepřítomnost na hnízdě byla zaznamenána mezi pátou a šestou hodinou ranní a mezi pátou a šestou hodinou odpolední. Délka celkové nepřítomnosti v těchto hodinách průměrně trvala pouze 19 vteřin (Obr. 3).

Celková doba nepřítomnosti na hnízdě je ovlivněna počtem střídání partnerů během inkubace. Nejvíce střídání probíhalo mezi třetí a čtvrtou hodinou ranní a mezi 11 a 12 hodinou dopolední, kdy průměrně proběhlo 3,7 střídání za hodinu. Opakem je doba mezi

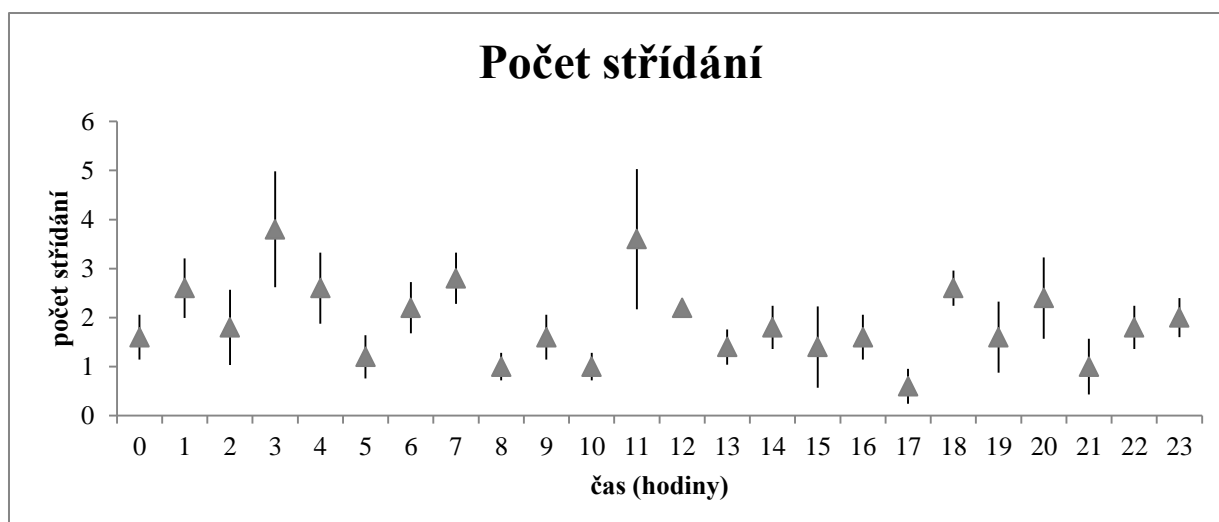
osmou a devátou a devátou a desátou hodinou dopolední, pátou a šestou hodinou odpolední a mezi devátou a desátou hodinou večerní. V této době se rodiče v průběhu inkubace střídali nejméně, průměrně pouze 0,9 střídaní za hodinu (Obr. 4).



Obr. 2: Průměrná celková délka inkubace rybáka dlouhoocasého, která začala v jednotlivých hodinách v průběhu 24 hodin (průměr ± SE).



Obr. 3: Průměrná celková délka absence rodičů rybáka dlouhoocasého na hnízdě v jednotlivých hodinách v průběhu 24 hodin (doba, kdy vejce nebyla inkubována) (průměr ± SE).



Obr. 4: Průměrný počet střídání rodičů rybáka dlouhoocasého na hnízdě během jednotlivých hodin v průběhu 24 hodin (průměr ± SE).

3.3. Diskuse

I přes to, že se jedná pouze o předběžné zpracování části dat (pět hnízd), je zde vidět určitý denní rytmus (střídání větší aktivity a většího klidu na hnízdě) a můžeme tedy předpokládat, že i v arktické oblasti, kde se v průběhu inkubace rybáka dlouhoocasého vyskytuje polární den, je inkubační chování ovlivněno fází dne. Na zpracovaných datech je také vidět vzájemná provázanost, například větší počet výměn na hnízdě mezi třetí a čtvrtou hodinou ráno, který ve výsledku vede i k delší době, po kterou není vejce během této hodiny inkubováno. To, jestli se jedná o výměny mezi rodiči nebo jestli je jen jeden z partnerů při inkubaci vyrušen a opouští hnízdo a zase se vrací zpět a opět začíná inkubovat, povětšinou z videozáznamu nepoznáme, protože inkubující rodiče nebyli značeni a jednotlivá pohlaví u tohoto druhu podle šatu nelze odlišit. Detailnější zpracování a rozšíření zde prezentovaných dat o inkubačním chování rybáka dlouhoocasého je plánováno do navazující magisterské diplomové práce. Tam bych se ráda věnovala srovnání hnízdění tohoto druhu v oblasti Oblíku s hnízděním stejného druhu v oblasti s větší mírou rušení ze stran lidí i možných predátorů; a dále bych ráda nabídla srovnání s blízce příbuzným druhem hnízdícím v antarktické oblasti.

4. Závěr

Cílem mé bakalářské práce bylo co nejlépe postihnout a detailně zhodnotit všechny faktory, které ovlivňují inkubační chování ptáků, a to zvláště v extrémních klimatických podmínkách polárních oblastí. Zjistila jsem, že v polárních oblastech je inkubační chování ptáků ovlivněno nejen faktory, které jsou shodné s mírnějšími oblastmi (například rodičovská péče, zdroj potravy, snůška), ale setkáváme se zde i s faktory, které jsou pro polární oblasti specifické. Patří sem nejen výskyt extrémně nízkých teplot, ale i například vliv polárního dne a noci nebo stálá přítomnost sněhové pokrývky. Ptáci, kteří zde hnízdí, se těmito podmínkám dokonale přizpůsobili a přes mnohdy omezené informace o hnízdním chování jednotlivých druhů na nich můžeme pozorovat v porovnání s příbuznými druhy z mírnějších oblastí různé odchylky v chování. Nejvýraznější změna se pravděpodobně odehrává v rámci inkubačních rytmů a to vlivem několika hlavních faktorů. Jedním z nich je okolní teplota. Vlivem extrémně nízkých teplot v průběhu inkubace ptáci v polárních oblastech déle a souvisleji inkubují a obecně nepřítomnost na hnízdě je celkově kratší. Dalším důležitým faktorem je snížená míra predace v těchto oblastech. Nižší predací tlak ptákům dovoluje věnovat více pozornosti hnízdu a inkubovat tak po delší čas během jedné směny na hnízdě. A neméně důležitým faktorem polárních oblastí, který také pravděpodobně ovlivňuje inkubační rytmus ptáků, je polární den. Přítomnost celodenního světla vede k možnosti opouštění hnízda pro krmení i v průběhu nočních hodin, a tedy ke kratším přestávkám v aktivitě v průběhu noci. Náznaky tohoto vlivu můžeme vidět i v částečně zpracovaných datech, kde je naznačena jistá periodicitu denního rytmu. Pro jasnější představu však bude potřeba zpracovat více získaných dat.

5. Použitá literatura

- Astheimer, L. B. 1991. Embryo metabolism and egg neglect in Cassin Auklets. *Condor* **93**:486-495.
- Barbraud, C., and O. Chastel. 1999. Early body condition and hatching success in the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Polar Biology* **21**:1-4.
- Barbraud, C., K. C. Delord, T. Micol, and P. Jouventin. 1999. First census of breeding seabirds between Cap Bienvenue (Terre Adelie) and Moyes Islands (King George V Land), Antarctica: new records for Antarctic seabird populations. *Polar Biology* **21**:146-150.
- Barry, T. W. 1962. Effect of late seasons on Atlantic Brant reproduction. *The Journal of Wildlife Management* **26**:19-26.
- Beer, C. G. 1961. Incubation and nest building behaviour of Black-Headed Gulls. I: Incubation behaviour in the incubation period. *Behaviour* **18**:62-106.
- Boersma, P. D. 1982. Why some birds take so long to hatch. *American Naturalist* **120**:733-750.
- Boersma, P. D., and N. T. Wheelwright. 1979. Egg neglect in the Procellariiformes: Reproductive adaptations in the Fork-Tailed Storm Petrel. *The Condor* **81**:157-165.
- Boersma, P. D., N. T. Wheelwright, M. K. Nerini, and E. S. Wheelwright. 1980. The breeding biology of the Fork-Tailed Storm Petrel (*Oceanodroma furcata*). *The Auk* **97**:268-282.
- Boismenu, C., G. Gauthier, and J. Larochelle. 1992. Physiology of prolonged fasting in Greater Snow Geese (*Chen caerulescens atlantica*). *Auk* **109**:511-521.
- Booth, D. T., and D. N. Jones. 2002. Underground nesting in the megapodes. In D.C. Deeming (Ed.), *Avian Incubation: behaviour, environment, and evolution* (pp. 192-206) New York, USA: Oxford University Press.
- Bourgeon, S., F. Criscuolo, F. Bertile, T. Raclot, G. W. Gabrielsen, and S. Massemin. 2006. Effects of clutch sizes and incubation stage on nest desertion in the female Common Eider *Somateria mollissima* nesting in the High Arctic. *Polar Biology* **29**:358-363.
- Brown, R. G. B. 1991. Marine birds and climatic warming in the northwest Atlantic. *Studies of high latitude seabirds* **1**:49-54.
- Bucher, T. L., and C. M. Vleck. 1997. Patterns of nest attendance and relief in Adelie Penguins, *Pygoscelis adeliae*. *Antarctic journal of the United States* **32**:103-104.
- Bures, S. 1997. High Common Vole *Microtus arvalis* predation on ground-nesting bird eggs and nestlings. *Ibis* **139**:173-174.
- Conway, C. J., and T. E. Martin. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* **54**:670-685.
- Coulson, J. C. 1956. Mortality and egg production of the Meadow Pipit with special reference to altitude. *Bird Study* **3**:119-132.
- Cullen, J. M. 1957. Plumage, age and mortality in the Arctic Tern. *Bird Study* **4**:197-207.
- Davies, S. 1958. The breeding of the Meadow Pipit in Swedish Lapland. *Bird study* **5**:184-191.
- Davis, L. S. 1988. Coordination of incubation routines and mate choice in Adelie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Auk* **105**:428-432.

- Davis, L. S. 1993. Penguins with a latitude problem. *Natural History* **102**:48-51.
- Davis, L. S., and F. T. McCaffrey. 1986. Survival analysis of eggs and chicks of Adelie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Auk* **103**:379-388.
- Deeming, C. 2002. Avian incubation: behaviour, environment and evolution. New York, USA: Oxford University Press.
- del Hoyo, J., A. Elliot, and J. Carbot. 1992. Handbook of the birds of the world: Vol. 1, Ostrich to Ducks. Lynx, Barcelona.
- del Hoyo, J., A. Elliott, and G. Archibald. 1996. Handbook of the birds of the world: Vol. 3, Hoatzin to Auks. Lynx, Barcelona.
- del Hoyo, J., A. Elliott, and J. Sargatal. 1994. Handbook of the birds of the world. Vol. 2, New World Vultures to Guineafowl. Lynx, Barcelona.
- Devlin, C. M., A. W. Diamond, S. W. Kress, C. S. Hall, and L. Welch. 2008. Breeding dispersal and survival of Arctic Terns (*Sterna paradisaea*) nesting in the Gulf of MAINE. *Auk* **125**:850-858.
- Dobson, F. S., and P. Jouventin. 2007. How slow breeding can be selected in seabirds: testing Lack's hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **274**:275-279.
- Drury, W. H. 1960. Breeding activities of Long-Tailed Jaeger, Herring Gull and Arctic Tern on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. *Bird-Banding* **31**:63-79.
- Egevang, C., I. J. Stenhouse, R. A. Phillips, A. Petersen, J. W. Fox, and J. R. D. Silk. 2010. Tracking of Arctic Terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**:2078-2081.
- Ensor, P. H. 1979. The effect of storms on the breeding success of South Polar Skuas at Cape Bird, Antarctica. *Notornis* **26**:349-352.
- Eppley, Z. A. 1996. Charadriiform birds in Antarctica: Behavioral, morphological, and physiological adjustments conserving reproductive success. *Physiological Zoology* **69**:1502-1554.
- Fejklová, L. 2009. Inkubační chování slavíka modráčka tundrového v podmínkách horské a severské tundry. Nепubliovaná diplomová práce. PřF UK. Praha
- Ganter, B., and H. Boyd. 2000. A tropical volcano, high predation pressure, and the breeding biology of Arctic waterbirds: A circumpolar review of breeding failure in the summer of 1992. *Arctic* **53**:289-305.
- Gaston, A. J., M. L. Mallory, and H. G. Gilchrist. 2012. Populations and trends of Canadian Arctic seabirds. *Polar Biology* **35**:1221-1232.
- Gill, F. B. 1995. Ornithology. New York, USA: WH Freeman & Company.
- Hawksley, O. 1957. Ecology of a breeding population of Arctic Terns. *Bird-Banding*:57-92.
- Herman, G. F., and W. T. Johnson. 1980. Arctic and Antarctic climatology of a GLAS general circulation model. *Monthly Weather Review* **108**:1974-1991.
- Hodum, P. J. 2002. Breeding biology of high-latitude Antarctic Fulmarine Petrels (Procellariidae). *Journal of Zoology* **256**:139-149.
- Huggins, R. A. 1941. Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology* **22**:148-157.
- Hull, C. L., M. Hindell, K. Le Mar, P. Scofield, J. Wilson, and M. A. Lea. 2004. The breeding biology and factors affecting reproductive success in Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome* at Macquarie Island. *Polar Biology* **27**:711-720.

- Hussell, D. J. T. 1972. Factors affecting clutch size in Arctic passerines. *Ecological Monographs* **42**:317-364.
- Irving, L. 1972. Arctic life of birds and mammals, including man. Germany: Springer-Verlag Berlin.
- Irving, L., and J. Krog. 1956. Temperature during the development of birds in Arctic nests. *Physiological Zoology* **29**:195-205.
- Järvinen, O., and R. A. Väisänen. 1978. Ecological zoogeography of North European waders, or why do so many waders breed in the North? *Oikos* **30**:496-507.
- Lack, D. 1947. The significance of clutch-size. *Ibis* **89**:302-352.
- Levermann, N., and A. P. Tottrup. 2007. Predator effect and behavioral patterns in Arctic Terns (*Sterna paradisaea*) and Sabine's Gulls (*Xema sabini*) during a failed breeding year. *Waterbirds* **30**:417-420.
- Lyon, B. E., and R. D. Montgomerie. 1987. Ecological correlates of incubation feeding - a comparative-study of High Arctic finches. *Ecology* **68**:713-722.
- Madsen, J., T. Bregnballe, J. Frikke, and J. B. Kristensen. 1998. Correlates of predator abundance with snow and ice conditions and their role in determining timing of nesting and breeding success in Svalbard Light-b Ellied Brent Geese *Branta bernicla hrota*. *Skrifter-Norsk Polarinstitut*:221-234.
- Madsen, J., M. Tamstorf, M. Klaassen, N. Eide, C. Glahder, F. Riget, H. Nyegaard, and F. Cottaar. 2007. Effects of snow cover on the timing and success of reproduction in High Arctic Pink-Footed Geese *Anser brachyrhynchus*. *Polar Biology* **30**:1363-1372.
- Mallory, M. L. 2009. Incubation scheduling by Northern Fulmars (*Fulmarus glacialis*) in the Canadian High Arctic. *Journal of Ornithology* **150**:175-181.
- Mallory, M. L., and M. R. Forbes. 2011. Nest shelter predicts nesting success but not nesting phenology or parental behaviors in High Arctic Northern Fulmars *Fulmarus glacialis*. *Journal of Ornithology* **152**:119-126.
- Mallory, M. L., A. J. Gaston, M. R. Forbes, and H. G. Gilchrist. 2009. Influence of weather on reproductive success of Northern Fulmars in the Canadian High Arctic. *Polar Biology* **32**:529-538.
- Monaghan, P., P. J. Wright, M. C. Bailey, J. D. Uttley, P. Walton, and M. D. Burns. 1996. The influence of changes in food abundance on diving and surface-feeding seabirds. *Studies of high-latitude seabirds* **4**:10-19.
- Murray, K. G., K. Winnettmurray, Z. A. Eppley, G. L. Hunt, and D. B. Schwartz. 1983. Breeding biology of the Xantus Murrelet. *Condor* **85**:12-21.
- Parmelee, D. F., and S. J. Maxson. 1974. The Antarctic Terns of Anvers Island. *Living Bird* **13**:233-250.
- Pettingill, O. S. 1939. History of one hundred nests of Arctic Tern. *The Auk* **56**:420-428.
- Pezzo, F., S. Olmastroni, S. Corsolini, and S. Focardi. 2001. Factors affecting the breeding success of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* Edmonson Point, Victoria Land, Antarctica. *Polar Biology* **24**:389-393.
- Poisbleau, M., S. Dalloyau, H. Fritz, C. A. Bost, and B. S. Ebbinge. 2007. Brent Goose *Branta bernicla bernicla* feeding behaviour during incubation, Taimyr Peninsula, Russia. *Polar Biology* **30**:1343-1349.
- Poussart, C., G. Gauthier, and J. Larochelle. 2001. Incubation behaviour of Greater Snow Geese in relation to weather conditions. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **79**:671-678.

- Poussart, C., J. Larochelle, and G. Gauthier. 2000. The thermal regime of eggs during laying and incubation in Greater Snow Geese. *Condor* **102**:292-300.
- Quintana, F., and P. Yorio. 1997. Breeding biology of Royal and Cayenne Terns at a mixed-species colony in Patagonia. *Wilson Bulletin* **109**:650-662.
- Reierth, E., and K. A. Stokkan. 1998. Activity rhythm in High Arctic Svalbard Ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **76**:2031-2039.
- Sagar, P. M. 1978. Breeding of Antarctic Terns at the Snares Islands, New Zealand. *Notornis* **25**:59-70.
- Salomonsen, F. 1972. Zoogeographical and ecological problems in arctic birds. In *Proceedings of the International Ornithological Congress (Vol. 15, p. 25)* [online]. Australian Academy of Science. [cit. 2013-4-10]. Dostupné z: http://www.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=EdgUAAAAIAAJ&oi=fnd&pg=PA25&ots=m_0G2s4ziC&sig=qOHmY0GGuIY_5YhX2VQ2pcvCACY&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false
- Samelius, G., R. T. Alisauskas, and J. E. Hines. 1998. Productivity of Lesser Snow Geese on Banks Island 1995 to 1998. Occasional Paper, Canadian Wildlife Service, Ottawa, Canada.
- Sealy, S. G. 1975. Influence of snow on egg-laying in Auklets. *Auk* **92**:528-538.
- Sealy, S. G. 1984. Interruptions extend incubation by Ancient Murrelets, Crested Auklets, and Least Auklets. *The Murrelet* **65**:53-56.
- Skutch, A. F. 1957. The incubation patterns of birds. *Ibis* **99**:69-93.
- Skutch, A. F. 1962. The Constancy of Incubation. *The Wilson Bulletin* **74**:115-152.
- Smith, P. A., I. Tulp, H. Schekkerman, H. G. Gilchrist, and M. R. Forbes. 2012. Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour* **84**:835-842.
- Stokes, D. L., and P. D. Boersma. 2000. Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the Magellanic Penguin. *Ecology* **81**:2878-2891.
- Thomas, D. N., G. E. Fogg, P. Convey, C. H. Fritsen, J. M. Gili, R. Gradinger, J. Laybourn-Parry, K. Reid, and D. W. H. Walton. 2008. *The biology of polar regions*. New York, USA: Oxford University Press.
- Thomson, D. L., P. Monaghan, and R. W. Furness. 1998. The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **73**:293-304.
- Tombre, I. M., K. E. Erikstad, and V. Bunes. 2012. State-dependent incubation behaviour in the High Arctic Barnacle Geese. *Polar Biology* **35**:985-992.
- Tombre, I. M., F. Mehlum, and M. Loonen. 1998. The Kongsfjorden colony of Barnacle Geese: Nest distribution and the use of breeding islands, 1980-1997. *Skrifter-Norsk Polarinstitut*:57-66.
- Tremblay, J.-P., G. Gauthier, D. Lepage, and A. Desrochers. 1997. Factors affecting nesting success in Greater Snow Geese: Effects of Habitat and association with Snowy Owls. *The Wilson Bulletin* **109**:449-461.
- Tulp, I., and H. Schekkerman. 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.

- Tulp, I., H. Schekkerman, L. W. Bruinzeel, J. Jukema, G. H. Visser, and T. Piersma. 2009. Energetic demands during incubation and chick rearing in a uniparental and a biparental Shorebird breeding in the High Arctic. *Auk* **126**:155-164.
- Tulp, I., H. Schekkerman, and J. de Leeuw. 2012. Eggs in the freezer: Energetic consequences of nest site and nest design in Arctic breeding Shorebirds. *Plos One* **7**.
- Turner, J. S. 1994. Time and energy in the intermittent incubation of birds eggs. *Israel Journal of Zoology* **40**:519-540.
- van der Jeugd, H. P., E. Gurtovaya, G. Eichhorn, K. Y. Litvin, O. Y. Mineev, and M. van Eerden. 2003. Breeding Barnacle Geese in Kolokolkova Bay, Russia: number of breeding pairs, reproductive success and morphology. *Polar Biology* **26**:700-706.
- Weidinger, K. 1998. Effect of predation by Skuas on breeding success of the Cape Petrel *Daption capense* at Nelson Island, Antarctica. *Polar Biology* **20**:170-177.
- Weidinger, K., and V. Pavel. 2013a. Abundance and breeding of the Antarctic Tern *Sterna vittata* at the James Ross and Seymour Islands, NE Antarctic Peninsula. *Polar Biology* **36**:299-304.
- Weidinger, K., and V. Pavel. 2013b. Predator-prey interactions between the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* and Antarctic Tern *Sterna vittata*. *Journal of Avian Biology* **44**:89-95.
- Wernham, C., and M. Toms. 2002. *The migration atlas: movements of the birds of Britain and Ireland*. London: T. & A. D. Poyser.
- Wikelski, M., M. Hau, and J. C. Wingfield. 2000. Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology* **81**:2458-2472.
- Williams, Fs., and W. B. Emison. 1971. Variation in timing of breeding and molt of Lapland Longspur (*Calcarius lapponicus*) in Alaska, with relation to differences in latitude. *Bioscience* **21**:701-&.
- Yvon Le, M. 1977. The Emperor Penguin: A strategy to live and breed in the cold: morphology, physiology, ecology, and behavior distinguish the polar Emperor Penguin from other Penguin species, particularly from its close relative, the King Penguin. *American Scientist* **65**:680-693.