

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Analýza variability objemu vajec
poláka velkého (*Aythya ferina*) a
poláka chocholačky (*Aythya fuligula*)**

Diplomová práce

Bc. Miroslav Bažant

Školitelka: RNDr. Radka Piálková PhD.

České Budějovice 2011

Bažant, M., 2011: Analýza variability objemu vajec poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) [The analysis of variance egg volume of Common pochard (*Aythya ferina*) and Tufted ducks (*Aythya fuligula*). Mgr. Thesis, in Czech.] – 46 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

I investigated differences in egg volumes for two common species diving ducks – Common pochard (*Aythya ferina*) and Tufted ducks (*Aythya fuligula*). I tested selected reproductive and environmental factors with potential influence on egg volume and sex of embryo in clutches. Further, I examined egg volume in connection with the nest parasitism and compared parasitic and non-parasitic eggs in context of egg volume. I also estimated rate of nest parasitism in studied ducks population.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 14.12. 2011

.....

Miroslav Bažant

Poděkování:

- ❖ na prvním místě musím velmi poděkovat svojí školitelce Radce Piálkové, že mě k této zajímavé práci přivedla a provedla mě všemi jejími úskalími (terén, laboratoř, zpracování dat, soupis práce) až ke zde předkládanému finálnímu produktu
- ❖ dále musím poděkovat panu docentovi Vladimíru Remešovi z Ornitologické laboratoře při Přírodovědecké fakultě Univerzity Palackého, Olomouc za pomoc s náročnou analýzou dat
- ❖ dalším v pořadí, kdo si zaslouží velký dík je Roman Hrdlička, který vydatně pomáhal v terénu a obětavě pomohl i poradil při práci v laboratoři
- ❖ dále děkuji za výpomoc v terénu Pavle Robovské, Michalovi Šorfovi a Rado Harantovi
- ❖ na závěr musím poděkovat také mámě za celkovou podporu při mém vypořádávání se s vysokoškolským studiem

Obsah

1. Úvod.....	1
1.1. Objem vejce a jevy, které ho ovlivňují.....	1
1.2. Velikost vajec a snůšky ve spojitosti s kondicí samice.....	3
1.3. Manipulace s pohlavím vajec ve snůšce.....	4
1.4. Manipulace s pořadím vajec ve snůšce v souvislosti s pohlavím vejce.....	5
1.5. Obligátní hnízdní parazitizmus jako doplňková rozmnožovací strategie u Anseriformes.....	7
1.6. Modelové druhy – polák velký (<i>Aythya ferina</i>) a polák chocholačka (<i>Aythya fuligula</i>).....	8
1.7. Cíle a předpoklady této práce.....	9
2. Metodika.....	10
2.1. Lokality.....	10
2.2. Terénní práce.....	11
2.3. Molekulární určení pohlaví mláďat.....	13
2.4. Statistické zpracování.....	14
2.5. Datový materiál.....	17
3. Výsledky.....	19
3.1. Objem vejce a faktory, které ho ovlivňují.....	19
A) polák velký.....	19
B) polák chocholačka.....	21
3.2. Pohlaví vejce a faktory, které ho ovlivňují.....	23
A) polák velký.....	23
B) polák chocholačka.....	24
3.3. Průměrný objem vejce ve snůškách a další vlastnosti snůšek.....	25
3.4. Vlastnosti parazitických vajec, parazitace snůšek a faktory, které ji ovlivňují...	26
A) Vlastnosti parazitických vajec.....	26
B) Parazitizmus snůšky a faktory, které ho ovlivňují.....	27
4. Diskuze.....	29
4.1. Objem vejce a faktory, které ho ovlivňují.....	29
4.2. Pohlaví vejce a faktory, které ho ovlivňují.....	32

4.3. Průměrný objem vejce ve snůškách a další vlastnosti snůšek.....	32
4.4. Vlastnosti parazitických vajec, parazitace snůšek a faktory, které ji ovlivňují...34	
A) Vlastnosti parazitických vajec.....	34
B) Parazitizmus snůšky a faktory, které ho ovlivňují.....	34
5. Souhrn.....	37
6. Literatura.....	39
7. Přílohy.....	44

1. Úvod

1.1. Objem vejce a jevy, které ho ovlivňují

Centrální téma v „life history“ teorii je, že organismy čelí při reprodukci mnoha trade-offs (Lessells 1991). Reprodukce ptáků je vystavena mnoha trade-offs také, a to zejména ze dvou důvodů: 1) kvůli omezeným zdrojům (např. Lifjeld et al. 2005, Hořák et al. 2008); 2) kvůli maximalizaci vlastní fitness (např. Cunningham a Russel 2000). Samice ptáků jsou schopné pod vlivem těchto trade-offs adaptovat svá vejce a velikost snůšky současným environmentálním podmínkám a své aktuální kondici tak, aby třeba i ve zhoršených podmínkách nebo za vlastní zhoršené kondice maximalizovaly v nejvyšší možné míře svůj reprodukční úspěch. Např. samice kachen divokých (*Anas platyrhynchos*) investují více do svých vajec (větší objem vejce), když jsou spárované s více atraktivním samcem s lepšími geny (Cunningham a Russell 2000) nebo samice kanárů divokých (*Serinus vanadiah*) zvyšují objemy svých vajec, pokud jsou vystaveny kvalitnímu zpěvu samce obsahujícímu komplexní struktury nazývané „sexy slabiky“ (Leitner et al. 2006).

Tato maximalizace reprodukčního úspěchu může být způsobena rozdílnou alokací různých látek do konkrétních vajec, ale také manipulací s pořadím vajec ve snůšce v souvislosti s objemem a pohlavím, a to v závislosti na aktuální kondici samice a její současné reprodukční strategii. Díky této adaptaci a manipulaci se může kvalita mláďat u ptáků široce lišit mezi snůškami téhož druhu v závislosti na velikosti vejce a pořadí snesení vejce (Mead et al. 1987).

Pokud by samice nebyla schopna přímé manipulace s objemem vajec nebo jeho pořadím v sekvenci snášení, bylo s jistotou prokázáno, že samice může ovlivnit rychlost vývoje jednotlivých vajec nebo pohlaví rozdílnou alokací růstových hormonů do vajec (Sockman et al. 2008). Některé studie detekovaly přizpůsobení alokace steroidů (např. testosteronu) samicí v souvislosti s pořadím nesení (Schwabl 1993) a pohlavím embrya (Petrie et al. 2001).

Z mnoha forem rodičovských investic ptáků je objem vejce jedním z nejjednodušeji kvantifikovatelných a navíc dobře prokázaných, že opravdu ovlivňuje kvalitu mláďat (např. Mead et al. 1987). Navíc velikost vejce je zásadní znak ovlivňující fitness u ptáků (Bolton 1991, Williams 1994), protože odráží velikost žloutku důležitého pro vývoj zárodku (Bolton 1991). Velikost vejce je také dobrým znakem ke zkoumání rodičovských investic především u prekociálních ptáků, kde je péče o vylíhlá mláďata minimální na rozdíl od

altriciálních druhů, které mohou postnatální péčí o mládě dohnat případnou vývojovou nebo váhovou ztrátu mláděte po vylíhnutí.

Velikost vejce a z něj vylíhlého mláděte má zásadní vliv na jeho vývoj, přežití a velikost nejen bezprostředně po vyklubání, ale i v dospělosti pro všechny druhy ptáků (Bolton 1991, Amat et al. 2001, Styrsky et al. 2000, Mead et al. 1987, Erikstad et al. 1998, Magrath et al. 2003, Krist et al. 2004, Rutkovska a Cichoń 2005, Hořák et al. 2008). Tudíž selekce pro větší velikost v dospělosti u obou pohlaví je způsobena selekcí pro snášení větších vajec, co pravděpodobněji vyprodukuje větší mlád'ata (Figuerola a Green 2006). U mnoha ptačích druhů bylo objeveno, že z větších vajec se líhnou větší (Mead et al. 1987, Erikstad et al. 1998) nebo jen těžší mlád'ata (Magrath et al. 2003, Krist et al. 2004). Větší, potažmo těžší mlád'ata pak často lépe snášejí různé nepříznivé environmentální podmínky, a díky tomu i lépe přežívají např. nižší teploty (Koskimies a Lahti 1964).

Tato závislost byla zjištěna hlavně u altriciálních druhů, ale jsou i některé příklady pro druhy prekociální. U altriciálních ptáků je navíc přímá kompetice mezi sourozenci o zdroje dodávané jim rodiči. Monopolizace těchto zdrojů dominantním mládětem a selektivní parentální krmení v závislosti na velikosti mláděte je mezi ptáky běžné (Budden a Wright 2001). V situacích, kdy je během hnízdění nedostatek potravy nebo při zhoršení některých z podmínek prostředí, hlavně u altriciálních druhů, jsou malá mlád'ata první, která musí čelit těmto zhoršujícím se okolnostem, jako je například nedostatečné zásobování potravou ze strany rodičů nebo méně výhodné místo v hnízdě pro krmení. Tudíž, když takové zhoršené podmínky nastanou jsou to obvykle nejmenší a nejpozději snesená mlád'ata, co umírají mezi prvními (Bednarz a Hayden 1991).

U kachen bylo objeveno, že větší kachňata se líhnou z větších vajec (Rhymer 1988, Erikstad et al. 1998, Cunningham a Russell 2000), nebo také že mlád'ata z větších vajec mají několik dní po vylíhnutí větší procento přeživších než kachňata z menších vajec (Rhymer 1988, Erikstad et al. 1998) a tato větší mlád'ata přežívají lépe i za zhoršených podmínek jak zjistil Koskimies a Lahti (1964) u 10 druhů evropských kachen nebo Rhymer (1988) u kachny divoké. Kdy větší mlád'ata držela déle stálou tělesnou teplotu i za snížených teplot.

U prekociálních druhů nastávají trochu odlišné selekční tlaky než u altriciálních z důvodu jiné life history, kdy omezená péče ze strany rodičů nezpůsobuje nutně redukci v kondici mlád'at. Dále má také vliv to, že mlád'ata prekociálních druhů se líhnou více synchronizovaně (Erikstad et al. 1998). Přesto je velikost vejce zásadním znakem pro velikost mlád'at po vylíhnutí a jejich další vývoj také u prekociálních ptáků (Rhymer 1988).

1.2. Velikost vajec a snůšky ve spojitosti s kondicí samice

Hlavním a kritickým předpokladem adaptivní alokace zdrojů do dané snůšky je, že fitness potomstva musí odrážet množství investovaných zdrojů (Krist et al. 2004). Jinak se tato investice rodičům nevyplácí a je pro ně pouze ztrátou na vlastní fitness.

Investice do vejce záleží hodně na kondici samice. Toto je zkoumáno v mnoha studiích hlavně s pomocí váhy samice srovnávané s velikostí jejích vajec. Figuerola a Green (2006) v jejich srovnávací studii pro všech 151 druhů z řádu Anseriformes objevili pozitivní korelaci mezi váhou samice a velikostí vejce. Samice v dobré kondici může mít větší vejce a výsledkem toho i větší mláďata z nich vylíhlá (např. Cunningham a Russel 2000). U slavíka modráčka (*Luscinia s. svecica*) samice v dobré kondici mají tendenci snášet větší vejce při prvním zahnízdění v sezóně, oproti náhradním snůškám, a mimoto mají také ve snůšce větší počet vajec oproti samicím s horší kondicí (Lifjeld et al. 2005).

Samici může při kladení vejce dle „resource-limitation“ hypotézy omezovat hlavně nedostatek zdrojů a samice pak musí řešit trade-off mezi velikostí vejce a velikostí snůšky a je pak nucena vhodně rozdělovat své energetické investice (Blackburn 1991a). Toto trade-off indikuje, že ve větších snůškách, zvláště za horších podmínek, by měla být menší vejce a v menších snůškách větší vejce. Výše zmíněné trade-off se projevuje např. u náhradních snůšek slavíka modráčka (Lifjeld et al. 2005). U sýkory koňadry (*Parus major*) byla mláďata ve stáří 15 dní i s hnízdem odebrány rodičům. Páry, které měly ve snůšce méně mláďat, byly schopné začít znovu náhradně hnízdit dříve a měly v nové snůšce větší počet mláďat než ty, které měly v původní snůšce více mláďat, a tím se více vyčerpaly (Slagsvold 1984b). To že se „resource limitation“ hypotéza projevuje zejména za zhoršených podmínek potvrzuje i opačný výsledek u v zajetí chované chůvičky japonské (*Lonchura striata* var. *domestica*, Soma et al. 2007), kde ve větších snůškách byla vejce s větší vahou.

Převládá názor, že tato „resource-limitation“ hypotéza se obecně u prekociálních ptáků projevuje méně (Amat et al. 2001). I navzdory tomu, že ztenčené potravní zdroje mají u několika druhů kachen za následek redukci velikosti snůšky popř. velikosti vajec (Bengtson 1971, Pehrsson 1991). Cunningham and Russel (2000) vyslovili myšlenku, že ne všechny samice mohou být schopné v každé situaci zvětšovat velikost svých vajec při nějakém pozitivním stimulu pro fitness jejich budoucích mláďat (např. atraktivní partner). Třeba při

pozdější mimopárové kopulaci (EPC) s atraktivním samcem, samice, jenž zpočátku snášela větší vejce, nebude později schopná snášet větší vejce i přes kvalitní geny od EPC partnera.

1.3. Manipulace s pohlavím vajec ve snůšce

V současnosti se často objevují práce řešící adaptivní schopnosti samice ovlivnit pohlaví embrya ve fázi gamety a tím pádem investovat do potomků v závislosti na pohlaví embrya. Podle těchto studií jsou dvě příčiny těchto rozdílných investic do jednoho z pohlaví: 1) samice může zvýšit kompetitivní schopnost jednoho pohlaví vůči druhému – často menší pohlaví u něhož tak vyrovnává vývojovou ztrátu proti většímu pohlaví. Toto platí hlavně u altriciálních druhů, kde probíhá na hnízdě kompetice o potravní zdroje přinášené rodiči. Např. u americké poštolky pestré (*Falco sparverius*) jsou samice schopné energeticky favorizovat vejce se samci, kteří jsou v dospělosti menším pohlavím (Anderson et al. 1997); 2) samice více investují do pohlaví s potenciálně vyšší návratností pro jejich vlastní fitness. Např. u kosa černého (*Turdus merula*) jsou samčí vejce větší než samičí, což by mělo dle autorů být dáno vyšší návratností investic ze strany samčího pohlaví (Martyka et al. 2010). U špačka černého (*Sturnus unicolor*) je zase větší návratnost ze strany samic. Samice jsou u tohoto druhu sice menší, ale do hnízdní populace se zapojují už ve stáří jednoho roku oproti svým bratrům, proto je samice zvýhodňuje většími vejci a častějším snášením blíže k začátku sezóny (Cordero et al. 2001). Stejný model vykazuje i rosella pennantova (*Platycercus elegans*) s výhodnější produkcí samic hnízdicích už ve stáří jednoho roku oproti samcům hnízdicím až ve stáří dvou let (Krebs et al. 2002). S tímto souvisí i to, že záleží na tom jaké pohlaví má více variabilní a investicemi ovlivnitelný reprodukční úspěch zvyšující fitness rodičů nebo jinak řečeno jaké pohlaví je více zranitelné za horších podmínek, kdy do něj rodiče nemohou tolik investovat. U většiny ptačích druhů takovým pohlavím bývá samec jako např. u racka žlutonohého (*Larus fuscus*, Nager et al. 2000) čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*, Lislevand et al. 2005), racka chechtavého (*Larus ridibundus*, Müller et al. 2005) či racka středomořského (*Larus michahellis*, Rubolini et al. 2009).

Z tohoto vychází také Trivers-Willardova teorie o specifické pohlavní alokaci. Tato teorie predikuje, že když sociální nebo ekologické okolnosti rozdílně ovlivní reprodukční cenu samčích a samičích mláďat, tak by rodiče měli směřovat jejich investice k pohlaví s vyšší návratností pro jejich fitness (Trivers a Willard 1973). U studovaných druhů musíme nejdříve určit, za jakých okolností a podmínek je produkce jakého pohlaví pro rodiče výhodnější. Nemusí to být vždy nutně samec (např. u velikostně reverzně dimorfních druhů). Tato investice

často záleží u jednotlivých druhů na velikosti konkrétního pohlaví v dospělosti nebo třeba i na disperzi mláďat jednoho z pohlaví v dospělosti. U kachen jsou například více disperzní samci, kdežto samice jsou filopatrické (Cramp et al. 1986).

Rozdílné pohlavní alokace lze potenciálně dosáhnout dvěma způsoby: 1) produkcí rozdílného počtu synů a dcer; 2) nestejnou alokací zdrojů do vajec každého z pohlaví (Trivers a Willard 1973, Charnov 1982).

Přesto přesný test adaptivní role pohlavně specifických variací ve velikosti vajec dosud chybí. Pozorovaný model pohlavního dimorfismu ve velikosti vajec může možná být alternativně vysvětlen i bez adaptivních vysvětlení (Martyka et al. 2010). Pro příklad, když stejné maternální hormony regulují růst oocytů a zároveň ovlivňují pohlavní určení při chromozómové segregaci, pohlavní dimorfismus ve velikosti vajec se možná zvýší jako ne nutně adaptivní výsledek vlivem tohoto hormonálního mechanismu, což nemusí být nutně následek adaptivní alokace (Young a Badyaev 2004).

Zkoumání této pohlavně vázané alokace zdrojů do vajec nabírá na čím dál větší oblibě. První studii na toto téma provedl Mead et al. (1987) na strnadci bělokorunkatém (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) ze Severní Ameriky. Další rozvoj podobných výzkumů byl postupný, zejména v závislosti na rozvoji molekulárních metod dovolujících rychle a jednoduše rozlišovat samce od samic před dosažením pohlavní dospělosti. Pohlavně vázaný dimorfismus vajec byl v současnosti zkoumán na více druzích. Byl popsán jak u altriciálních druhů jako výše zmíněný strnavec bělokorunkatý (Mead et al. 1987), poštolka pestrá (Anderson et al. 1997), vrabec domácí (*Passer domesticus*, Cordero et al. 2000), palašník hnědý (*Cinclorhamphus cruralis*, Magrath et al. 2003), kanár divoký (Leitner et al. 2006), chůvička japonská (Soma et al. 2007), kos černý (Martyka et al. 2010) tak i vzácněji u druhů semi-prekociálních jako racek chechtavý (Müller et al. 2005) či preokociálních jako kachna divoká (Cunningham a Russell 2000).

1.4. Manipulace s pořadím vajec ve snůšce v souvislosti s pohlavím vejce

Byl prokázán pozitivní efekt pořadí vejce ve snůšce na velikost jedince v dospělosti (např. Soma et al. 2007). Pořadí snesení pozitivně koreluje s pořadím líhnutí a to zejména u altriciálních druhů s asynchronním líhnutím (např. palašník hnědý, Magrath et al. 2003). Tato dříve vylíhlá mláďata mají oproti svým mladším sourozencům sneseným později výhodu v tom, že se dostanou první k potravě přinášené rodiči a získají tak růstový náskok oproti

sourozencům (Bednarz a Hayden 1991). Trochu jinak se to projevuje u prekociálních ptáků, kde se např. u orebice rudé (*Alectoris rufa*) zvyšuje mortalita embryí ve vejcích spolu se sekvencí snášení (Cabezas-Díaz a Virgós 2007).

Navíc samice může být schopna ovlivnit poměr pohlaví v závislosti na pořadí snesení vejce. Když je pohlaví prvních či dřívějších mlád'at zkresleno směrem k pohlaví, které je buď menší nebo se vyvíjí rychleji, tak takto zvýhodněná mlád'ata se vyvíjí rychleji a snižuje se jejich mortalita a rodiče tím zvyšují svoji fitness. Prosazování jednoho z pohlaví dříve v sekvenci snášení by mělo mít za cíl větší velikost mláděte a jeho lepší přežívání po vylíhnutí (Stamps 1990, Badyaev et al. 2002). Toto bylo prokázáno např. u hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*, Badyaev et al. 2002), káně Harrisova (*Parabuteo unicinctus*, Bednarz a Hayden 1991) či výra velkého (*Bubo bubo*, Penteriani et al. 2010). Ne vždy má ale pořadí vejce vliv na jeho pohlaví jako u mlád'at chůvičky japonské (Soma et al. 2007) nebo mlád'at palašníka hnědého (Magrath et al. 2003).

Je tu ale i opačný model, kdy se samice snaží svými investicemi zvýhodnit později snesená vejce, aby zvýšila jejich šance na zdárné vylíhnutí a dosažení vzletnosti (Rutkowska a Cichoń 2005). I toto zvýhodnění pozdějších vajec může být pohlavně vázané. U chůvičky japonské (Soma et al. 2007) se objemy samčích vajec zvyšovaly s pořadím snesení. U kosa černého byla zase tato kompenzace objevena u samic, kde se objem samičích vajec v sekvenci kladení zvyšuje (Martyka et al. 2010).

I pořadí nesení v souvislosti s pohlavím může být ovlivněno kondicí samice, např. u vlhovce žlutohlavého (*Xanthocephalus xanthocephalus*) samice v lepší kondici produkuje větší první vejce, z kterého se pravděpodobněji líhne samec zatímco samice jejichž první vejce bylo menší a obsahovalo samici byly obecně v horší kondici (Newbrey a Reed 2009). Pouze samice v dobré kondici si mohou dovolit více asynchronní líhnutí vajec způsobené specifickou alokací látek do vajec jako např. u slavíka modráčka (Lifjeld et al. 2005).

Podle „brood-survival strategy“ by větší poslední vejce ve snůšce mělo redukovat velikostní rozdíly mezi dřívějšími a posledním mládětem (Slagsvold et al. 1984b). Tato strategie se většinou projevuje u altriciálních druhů. U prekociálních druhů je poslední vejce většinou to nejmenší dle „brood-reduction strategy“ (Slagsvold et al. 1984b). Nejmenší vejce ze všech čtyř vajec snášených čejkou chocholatou (Lislevand et al. 2005) je prokazatelně to poslední. Menší pohlaví možná platí kvůli asynchronii líhnutí vyšší cenu a zvětšení velikosti vajec na konci snášení u menšího pohlaví má za výsledek vyrovnaní negativního efektu asynchronie líhnutí pro toto pohlaví (Martyka et al. 2010).

Mezi prekociálními a semiprekociálními ptáky je také častý model, kdy druhé vejce je v sekvenci snášení největší a lícne se z něj největší mládě. Tento model byl objeven např. u kulíka mořského (*Charadrius alexandrinus*, Amat et al. 2001) nebo kajky mořské (*Somateria mollissima*, Erikstad et al. 1998).

1.5. Obligátní hnízdní parazitizmus jako doplňková rozmnožovací strategie u Anseriformes

Obligátní hnízdní parazitizmus je častější mezi prekociálními druhy (124 prekociálních druhů z celkových 234 druhů s obligátním vnitrodruhovým parazitizmem a 33 prekociálních druhů z 35 druhů s obligátním mezidruhovým parazitizmem). Rozdíl v tom, jak hnízdní parazitizmus ovlivňuje hostitelské fitness altriciálních a prekociálních druhů, možná bude jedním z hlavních důvodů toho, že vnitrodruhový hnízdní parazitizmus je u prekociálních ptáků častější (Rohwer a Freeman 1989). U prekociálních druhů bylo několikrát zjištěno, že parazitizmus neovlivňuje úspěšnost jejich hnízdění. Dugger a Blums (2001) u poláka velkého a poláka chocholačky objevili, že hnízdní úspěšnost je stejná mezi parazitovanými i neparazitovanými snůškami obou druhů. Blums a Clark (2004) zase zjistili, že u poláka velkého, poláka chocholačky a lžičáka pestrého přijmutí parazitického vejce nemá pro samici škodlivý vliv na její fitness. Osud hnízd zrzohlávek rudozobých (*Netta rufina*) se nelišil mezi parazitovanými a neparazitovanými hnízdy (Amat 1993)

Zejména u Anseriformes je obligátní hnízdní parazitizmus velmi častou a oblíbenou strategií doplňkového rozmnožování, kterou si parazitující samice snaží zvýšit vlastní fitness, ať už jde o vnitrodruhový (Johnsgard 1997, Yom-Tov 2001, Dugger a Blums 2001), který byl zjištěn 64 druhů z čeledi Anatidae jenž čítá celkem 151 druhů (Yom-Tov 2001) nebo mezidruhový hnízdní parazitizmus (Joyner 1973, Lokemoen 1991, Beauchamp 1998), který byl zjištěn celkově u 35 druhů a většina z nich je také z čeledi Anatidae.

Úspěšnost parazitických vajec je obecně nižší než úspěšnost domácích vajec. U parazitických vajec je procento vylíhnuvších se mláďat i ptáků, jenž dosáhnou vzletnosti, nižší než u domácích vajec v parazitizmem nezasazených snůškách (Johnsgard 1997). Johnsgard (1997) uvádí, že fakultativní hnízdní parazitizmus je mezi severoamerickými vrubozobými primitivním znakem a že parazitující druhy mají sklon k větším snůškám, dlouhé periodě snášení a delší inkubaci snůšky než druhy neparazitující. U Anseriformes jsou častěji parazitovány druhy se zvýšenou kompeticí o místa k hnízdění, ať už jde o hustěji hnízdící

populace na malých ostrůvcích (Lokemoen 1991) či druhy hnízdící v dutinách (Andersson 1984 ex Johnsgard 1997).

1.6. Modelové druhy – polák velký (*Aythya ferina*) a polák chocholačka (*Aythya fuligula*)

Oba dva druhy mají velmi podobnou hnízdní biologii a i když si konkurují prostorově o místa ke hnízdění, tak jejich nároky na specifické umístění hnízda nejsou nijak velké. Oba dva druhy jsou schopné zahnízdit v širokém spektru prostředí. Což jim spolu s rozdílným složením potravy (polák velký – ze dvou třetin převládá rostlinná složka, polák chocholačka – ze tří čtvrtin převládá živočišná složka) umožňuje hnízdit i v těsné blízkosti (Hudec et al. 1994). Přesto polák velký častěji hnízdí i víceméně osamoceně na březích rybníků, zatímco polák chocholačka vyhledává častěji rybníční ostrůvky často sdílené s koloniemi racků chechtavých, kde se združuje do jakýchsi početnějších kolonií s vyšší denzitou hnízd.

U obou druhů jsou samci více disperzním pohlavím, kdežto samice jsou filopatrické a během pohlavní dospělosti konkurují svojí matce na její hnízdí lokalitě (Cramp et al. 1986). Chocholačky mají v průměru o něco větší snůšky (8-11 vajec, 10 nejčastěji) než poláci velcí (8-10 vajec, 8 nejčastěji, Cramp et al. 1986). Ale velikost snůšky se u obou druhů v průběhu sezóny zmenšuje (Cramp et al. 1986). Líhnutí snůšek je u obou druhů víceméně synchronní (Cramp et al. 1986). Oba dva druhy se parazitují zároveň mezi- i vnitrodruhově (Yom-Tov 2001). U poláka chocholačky je frekvence vnitrodruhově parazitovaných hnízd 10-20% (Johnsgard 1997). Tento údaj není pro poláka velkého znám.

1.7. Cíle a předpoklady této práce

A) Cíle

- 1) Analyzovat rozdíly v objemech vajec ve snůškách obou zkoumaných druhů a určit jaké vlastnosti snůšky nebo vejce tento objem ovlivňují.
- 2) Analyzovat složení pohlaví ve snůškách obou druhů.
- 3) Srovnat parazitická a neparazitická vejce v jejich základních vlastnostech.
- 4) Analyzovat jaké vlastnosti snůšky podporují to, aby byla parazitována jinou samicí.
- 5) Popsat míru vnitro- i mezidruhové parazitace snůšek pro oba druhy v mnou sledované populaci.

B) Předpoklady

- 1) Samice s vyšší váhou by měly mít větší vejce
- 2) Investice do objemu samčích vajec by měly být vyšší než do samičích:
 - a) Z důvodu filopatrie samic, které v dospělosti konkurují matce na hnízdní lokalitě oproti disperzním samcům.
 - b) Z důvodu toho, že u samců je pohlavní dimorfismus v hmotnosti a tělesných rozměrech, zejména u poláka chocholačky.
- 3) Objem vajec ke konci snůšky by se měl snižovat v souvislosti s „brood reduction“ hypotézou.
- 4) Vejce ve snůškách samic hnízdicích na začátku snůšky by měly být v průměru větší, protože na začátku snůšky, by měly hnízdit samice v lepší kondici (s vyšší váhou).
- 5) Samčí vejce by měla být snesena ve snůškách dříve než vejce samičí, protože samčí pohlaví je to s vyšší ovlivnitelností úspěšnosti přežití.
- 6) Samčí pohlaví by se mělo více objevovat ve snůškách těžších samic.
- 7) Parazitická vejce by mohla být větší z důvodu zvýhodnění parazitující samicí v situaci, kdy tato samice nemůže jinak ovlivnit úspěšnost svého vejce v cizím hnízdě (např. inkubací).
- 8) Parazitovány by měly být snůšky těžších samic na začátku sezóny s nižším počtem vajec

2. Metodika

2.1. Lokality

Terénní práce probíhaly na dvou lokalitách, tedy na dvou různých populacích, vždy od konce dubna do začátku července. Obě lokality díky vysokému počtu vhodných rybníků vytvářejí rozsáhlá útočiště pro hnízdění mnoha druhů vodních ptáků, které tu často v hnízdní době dosahují vysokých početností. V letech 2004-2007 byla data sbírána na třech od sebe nepřiléhavých vzdálených lokalitách severozápadně od Hodonína: Lužická rybníční soustava (48°51' N, 17°4' E), Mutěnická rybníční soustava (48°53' N, 17°3' E) a Jarohněvický rybník (48°55' N, 17°3' E). V roce 2009 pak proběhla další sezóna na soustavě Českobudějovických rybníků severozápadně od Českých Budějovic a to zejména na Starohaklovském a Starohouženském rybníce u místní části Haklovy Dvory (49°0'5. N, 14°24' E) a na rybníku Vyšatov (48°59' N, 14°22' E). V okolí obou lokalit je typická zemědělská krajina.

Všechny rybníky, kde byl výzkum veden mají vesměs velmi členité břehy s rozsáhlými porosty rákosí (*Phragmites australis*) a s množstvím ostrovů a poloostrovů. Na Jarohněvickém a Dvorském rybníce u Hodonína a na rybníku Vyšatov u Českých Budějovic jsou navíc na ostrůvcích kachnami velmi oblíbené, početnější raci kolonie. Mimoto i na několika dalších rybnících hnízdili v menším počtu raci chechtavý, jejichž intenzivní, skupinová ochrana zajišťuje bezpečné hnízdění i kachnám (Väänänen 2000). Hustoty hnízd jsou na těchto ostrůvcích zdaleka nejvyšší.

Kromě výše zmíněných porostů rákosu obecného (*Phragmites australis*), tvoří litorální vegetaci námi sledovaných rybníků zejména orobinec úzkolistý (*Typha angustifolia*) a orobinec širokolistý (*Typha latifolia*). Vegetaci ostrovů pak tvoří zejména kopřiva dvoudomá (*Utrica dioica*), rákos obecný (*Phragmites australis*), slunečnice topinambur (*Helianthus tuberosus*), bez černý (*Sambucus nigra*) a různé druhy keřovitých vrb (*Salix sp.*).

Polák velký (*Aythya ferina*) i polák chocholačka (*Aythya fuligula*) hnízdí promíchaně ve všech typech výše zmíněných porostů a prostředí a na ostrovech s racími koloniemi tvoří dokonce až jakési početné kolonie s hnízdy od sebe vzdálenými třeba i jen jeden metr. Polák velký začíná hnízdit (2. dekáda dubna) dříve než polák chocholačka (1. dekáda května) ač jejich doba návratu na hnízdiště je velmi podobná a to od půlky března (Hudec et al. 1994). Páry poláků chocholaček se v oblasti budoucího hnízdění zdržují delší dobu na volné hladině než začnou skutečně hnízdit. Na našich lokalitách hnízdní sezóna začínala průměrně 25.4. (1. vejce

v nejstarším hnízdě). V roce 2004 sezóna začala 23.4., 2005 29.4., 2006 26.4., 2007 23.4. a v roce 2009 26.4.. Poláci velcí začínali v průměru hnízdít ve 24 dni od startu 1. snůšky v sezóně, tedy 18.5. (N = 155). Chocholačky začínali v průměru hnízdít 28 dní po startu 1. snůšky, tedy 22.5. (N = 52).

2.2. Terénní práce

Potenciální místa, kde by se mohla nacházet hnízda, byla systematicky prohledávána. Dále u vyšších břehů sloužily jako indikátor možného umístění hnízda také uklouzané průlezy vedoucí od hnízda k vodní hladině. K úspěšnému nalezení hnízda také dobře sloužilo sledování místa únikové reakce samice z hnízda při přiblížení se k němu. Samice unikaly nejčastěji při vzdálenosti 5-10m od hnízda. Na ostrovech kachny často hnízdily v trsech kopřiv nebo jiných rostlin, ale také třeba v maliníkových keřích, pod kmeny a na podobně bizarních místech. Každé nalezené hnízdo bylo označeno lepící páskou s číslem hnízda umístěnou na stéblo rákosu, větev apod. Při značení hnízd bylo dbáno na to, aby označení páskou nebylo přímo u hnízda (ale aspoň 1m od něj), kde by mohlo vést k upozornění predátora na snůšku a případně i k její predaci. Všechna vejce v hnízdě byla voděodolným fixem individuálně označena, buď písmenným kódem jdoucím popořadě abecedně, když pořadí vejce ve snůšce nebylo známo, nebo číselným kódem, když pořadí snesení vejce známo bylo. Délka a šířka každého vejce na hnízdě byly změřeny digitálním posuvným měřítkem s přesností 0.01mm. Z těchto rozměrů byl spočítán objem vejce dle vzorce (Hoyt 1979):

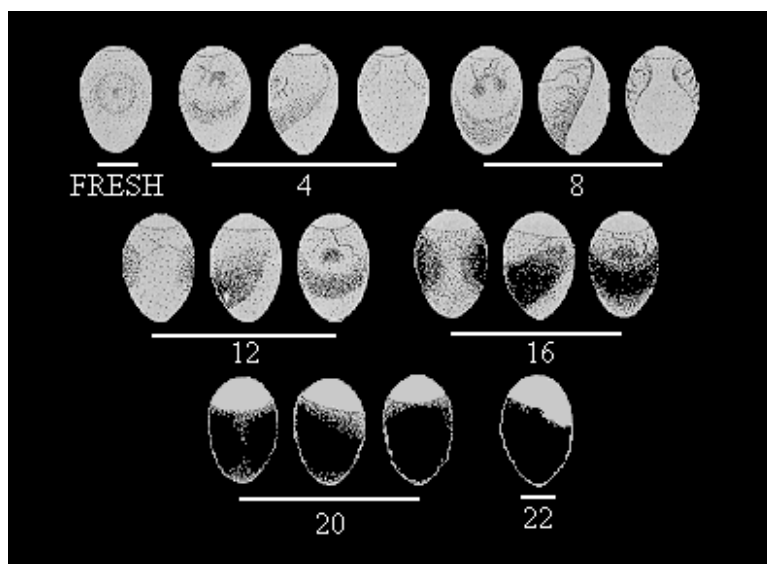
$$V = 0.515 \times \text{délka vejce} \times \text{šířka vejce}^2$$

Hnízdo bylo následně, v ideálním případě každý den, kontrolováno kvůli zjištění pořadí vajec ve snůšce a zjištění parazitace hnízda. Samice snáší vždy jedno vejce denně. Parazitace hnízda jinou samicí může být zjištěna pomocí dvou standardních kritérií dle Lyon et al. (1992): 1) během jednoho dne se v hnízdě objeví více než jedno vejce; 2) v hnízdě se objeví nové vejce dva dny po kompletaci snůšky. Kromě těchto dvou kritérií jsme uplatňovali ještě vizuální determinaci v případě, že se v hnízdě vyskytne vejce, které je tvarově, barevně nebo velikostně odlišné od zbytku snůšky, jedná se s vysokou pravděpodobností o vejce parazitické (takto byly zjišťování hlavně mezidruhová parazitá). Když šlo o parazitické vejce stejného druhu, bylo ze dvou nových vajec určeno jako parazitické to s tvarovou odchylkou popř. s odchylkou

v odstínu barvy. Vejce obou druhů poláků mohou být totiž mezi snůškami značně variabilní, zatímco vnitrosnůšková variabilita je poměrně nízká.

V průběhu inkubace byla odchycena samice přímo na hnízdě pomocí sklopné pasti dle metodiky Blums et al. (1983). Po odchycení byla samice zvážena pomocí váhy s přesností 0.5g a byly změřeny její tělesné rozměry (délka křídla, tarsu a hlavy, délka a šířka zobáku) pomocí digitálního posuvného měřítka s přesností 0.01mm. Mimo to byl samici odebrán krevní vzorek cca 1ml z tarzální žíly pro budoucí genetické analýzy. Krevní vzorek byl smíchán v eppendorfci se 100 μ l pufru EDTA o koncentraci 0.5M a uložen v mrazáku při teplotě -20°C .

Box. 1 Vývoj kachních vajec rzohlávky rudozobé (*Netta rufina*) dle Wellera 1956 je použitelný i pro ostatní druhy kachen s podobnou inkubační periodou 23-28 dní



4-denní zárodek - embryo a mimoembryotický vaskulární systém (sít cév) jsou jasně vidět, vejce je značně průhledné, žloutek je méně pevný

8-denní zárodek - silueta embrya je méně jasně viditelná, embryo tvoří dvě oddělené tmavší oblasti - hlava a trup, žloutek je pevnější, protože byl obklopen žlutkovým vakem

12-denní zárodek - žlutkový vak kompletně překrývá žloutek, až na malou oblast, kde je připojen albumin, vaskularizace zvyšuje denzitu žloutku a způsobuje jeho menší odlišení od zbytku vejce, embryo je vidět jako tmavá oblast oddělená od žloutku, tlak zvětšujícího se embrya způsobuje rozdělení žloutku do dvou laloků, v místech kde jsou tyto laloky embryem nejvíce přitlačené ke skořápce je vejce nejméně průhledné

16-denní zárodek - embryo je zřetelně větší a méně průhledné a více těsně naléhá na žloutek, vzduchová kapsa v tupém pólu vejce je mnohem větší než u 12-denního zárodka

20-denní zárodek - vejce je neprůhledné až na vzduchovou kapsu v tupém pólu, která se dále zvětšila, laloky žloutku jsou sotva znatelné

22-denní zárodek - embryo se ve vejci naklápí, ve vzduchové kapse je vidět silueta zobáčku embrya tlačící na vnitřní vaječnou membránu

Během inkubace byl sledován stupeň vyvinutosti zárodku pomocí metody prosvícení vejce světlem skrz úzký průzor v jinak temné schránce (Weller 1956). Stupně vývoje zárodku určuje vývojová stupnice kachních vajec od Wellera (1956, Box 1). Těsně před klubáním, když se na vejci objevily prasklinky, bylo každé vejce zvlášť umístěno do sáčku z malookých rybářských sítí tzv. čeřenů, které se zatahují pomocí stahovadla, přes které se ještě přelepí lepicí pásku s označením vejce, aby mohla být později přiřazeno konkrétní vejce ke konkrétnímu mláděti (Hořák a Albrecht 2007). Druhý den byla taková klubající se snůška kontrolována a všechna vylíhlá mláďata uvolněna z pytlíčků, zvážena na váze s přesností 0.5g, změřeny jejich tělesné rozměry (délka tarsu a hlavy, délka a šířka zobáku) pomocí digitálního posuvného měřítka s přesností 0.01mm. Většina mláďat se líhne hned druhý den po objevení se prasklin, část mláďat se ale líhne až další den. Mláďatům byl také odebrán krevní vzorek o objemu okolo 25 μ l, který byl rovněž odebrán z tarsální žíly jako u samice, a byl uložen opět do 0.5M pufru EDTA. Tento vzorek byl následně použit ke zjištění pohlaví mláděte pomocí molekulárních metod. Z výsledků molekulárního určení pohlaví mohl být pro snůšky spočítán primární poměr pohlaví podle vzorce:

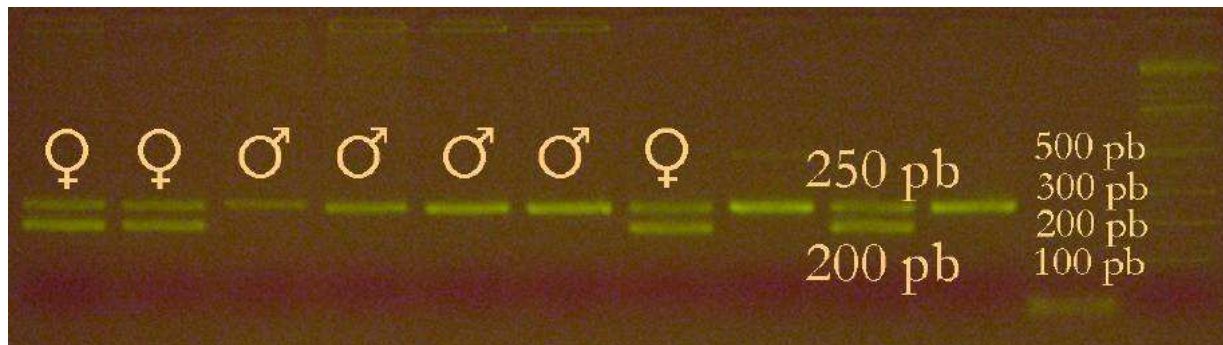
$$\text{Primární poměr pohlaví} = \frac{\text{počet samčích embryí ve snůšce}}{\text{součet samčích a samičích embryí ve snůšce}}$$

2.3. Molekulární určení pohlaví mláďat

Genomická DNA byla izolována z 10 μ l krevního vzorku s použitím izolační soupravy JET Quick Tissue Kit přesně podle dodávaného protokolu. Pohlaví mláďat bylo určeno z vyizolované DNA pomocí polymerázové řetězové reakce (PCR), během níž se dle Griffith et al. (1998) amplifikují homologní sekce genů CHD1-Z a CHD1-W umístěných na pohlavních chromozómech. Tyto homologní sekce se liší délkou obsaženého intronu. K PCR reakci o objemu 10 μ l jsme použili specifické primery USP3, AWS03, INT-R a INT-F navržené pro ostralku štíhlou (*Anas acuta*, Chiba et al. 2002). Jako templát jsme použili okolo 150ng genomické, vyizolované DNA. Reakční roztok se kromě DNA sestával z 10pmol/ μ l každého primeru a z PPP master mixu (Top-Bio, www.top-bio.cz). Cyklus použitý v Minicycleru (MJ Research) byl následující: počáteční denaturace DNA - 60s - 94°C; 37 cyklů - 30s - 94°C (denaturace), 45s - 48°C (amplifikace), 45s - 72°C (annealing) ; zakončení cyklu - 30s - 94°C; 60s - 48°C; 5min - 72°C. PCR produkty byly separovány na 3% agarózovém gelu obarveném fluorescenční látkou Syber Green (Invitrogen), jenž se váže na DNA, pomocí elektroforézy probíhající 30 min. při napětí 65 V a el. proudu 500 mA. V případě homogametických samců

(ZZ) lze amplifikací získat dva fragmenty o shodné délce 250bp a v případě heterogametických samic (ZW) dva fragmenty o délkách 250bp a 200bp (Obr. 2.3.1.).

Obr. 2.3.1. Vizualizace určení pohlaví embrya pomocí elektroforézy.



2.4. Statistické zpracování

Byly analyzovány vlivy vybraných faktorů na objem vajec obou druhů poláků, dále i vliv těchto faktorů na pohlaví embrya a na to zda je vejce parazitické. V těchto analýzách byly závislými proměnnými objem vejce, pohlaví embrya a parazitizmus. Také byla provedena analýza celých snůšek, kde závislými proměnnými byl průměrný objem vejce ve snůšce a to zda je snůška parazitována. Základní analýzy se počítali v programu SAS 9.2 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) a v programu JMP 8. Grafy jsou provedeny v programu Statistica 10 (Statsoft).

V analýzách jsme používali následující proměnné:

1) kontinuální proměnné

- a) váha samice v gramech
- b) pořadí vejce ve snůšce podle snesení (data byla centrována, jako odchylka od průměrného pořadí vejce ve všech snůškách)
- c) start snášení snůšky vyjádřený v počtech dnů od začátku snesení první snůšky v dané sezóně (tato proměnná byla centrována, počítali jsme s odchylkami od průměrného začátku snůšky)
- d) objem vejce v mililitrech vyjádřený jako objemová odchylka objemu vejce v mililitrech od průměrného objemu vejce v konkrétní snůšce
- e) počet domácích vajec – všechna vejce v hníždě, která nejsou parazitická

2) kategoriální proměnné

- a) pohlaví embrya – samec/samice
- b) vejce bylo/nebylo parazitické
- c) snůška byla/nebyla parazitována
- d) sezóna (2004, 2005, 2006, 2007, 2009)
- e) osud snůšky – snůška se zdárně vylíhla nebo byla opuštěna či zpredována

Pro výběr proměnných do modelu byl použit forward přístup. Mimoto v analýzách jednotlivých vajec byl použit náhodný efekt – hnízdo, jenž sdružoval všechna vejce patřící k dané snůšce. Touto proměnnou zaštiťující všechna vejce ve snůšce bylo zabráněno pseudoreplikacím, způsobeným zahrnutím vajec patřících k jedné konkrétní snůšce, která určovala některé stejné vlastnosti dané všem jejím vejcům. U analýz, kde jedním pozorováním nebylo jednotlivé vejce ale celé hnízdo, tuto funkci, zabránění pseudoreplikacím, přebíral náhodný efekt – identita samice, daná číslem kroužku jenž označoval konkrétní samici. Samice často hnízdily na lokalitě opakovaně a bývaly zjištěny a chyceny ve více letech po sobě. V analýze závislosti parazitace snůšky na jejích vlastnostech model nepřijal rok jako fixní, proto jsme ho použili jako náhodný efekt. Náhodné efekty vnáší do modelu náhodnou variabilitu.

Pro každou analýzu byly použity pouze vysvětlující proměnné a jejich interakce, které mají pro vysvětlení dané závislosti závislé proměnné na vysvětlujících proměnných nějaký biologický smysl. Proto nejsou všechny vysvětlující proměnné u všech typů analýz. Někde ale nebylo možno danou proměnnou použít i přesto, že by měla biologický smysl, protože v daném datovém souboru u většiny pozorování chyběla (např. pořadí vejce ve snůšce u analýz parazitických vajec).

Počítali jsme následující analýzy:

- 1) Závislost objemu vejce na váze samice, pořadí vejce ve snůšce, startu nesení, pohlaví embrya, sezóně – oba druhy poláků (N = 215 a 73, první číslo počtu pozorování je vždy pro poláka velkého a druhé pro poláka chocholačku)
 - závislá proměnná: objem – logaritmicky transformován (nenormální rozdělní dat)
 - interakce pořadí vejce ve snůšce a pohlaví ke zjištění mezipohlavních rozdílů v objemu vajec v průběhu snášení
 - náhodný efekt - snůška
 - program SAS, modul LME, procedura REM

- 2) Závislost pohlaví embrya na objemu vejce, váze samice, pořadí vejce ve snůšce, startu nesení a sezóně – oba druhy poláků (N = 215 a 73)
- závislá proměnná: pohlaví embrya – proměnná s binomiálním rozdělením
 - náhodný efekt – hnízdo
 - interakce objemu vejce a pořadí vejce ve snůšce ke zjištění změn objemu v průběhu sekvence snášení
 - program SAS, modul GLMM, procedura Glimmix modelující pravděpodobnost 1 pro binomiální rozdělení dat, funkce Logit
- 3) Závislost toho zda je vejce parazitické na objemu vejce, váze samice, pohlaví embrya a startu nesení – polák velký (N = 351, pro poláka chocholačku málo parazitických vajec s potřebnými údaji, proto nebylo počítáno)
- závislá proměnná: vejce je/není parazitické - proměnná s binomiálním rozdělením
 - náhodný efekt – hnízdo
 - bez interakcí
 - proměnná pořadí vejce ve snůšce nepoužita, protože u většiny parazitů chyběla
 - program SAS, modul GLMM, procedura Glimmix modelující pravděpodobnost 1 pro binomiální rozdělení dat, funkce Logit
- 4) Závislost objemu vejce na tom zda je vejce parazitické, pohlaví embrya, startu nesení a sezóně – polák velký (N = 536)
- závislá proměnná: objem vejce logaritmicky transformován (nenormální rozdělní dat)
 - náhodný efekt – hnízdo
 - interakce toho zda je vejce parazitické a pohlaví embrya
 - proměnné pořadí vejce a váha samice ve snůšce nepoužity, protože u většiny parazitů chyběly
 - program SAS, modul LME, procedura REML
- 5) Závislost objemu průměrného vejce ve snůšce na váze samice, počtu domácích vajec, osudu snůšky, startu nesení a na tom zda je ve snůšce parazitické vejce- oba druhy poláků (N = 40 a 34)
- závislá proměnná: průměrný objem vejce ve snůšce
 - náhodný efekt – identita samice
 - bez interakcí
 - program JMP, modul LME, procedura REML

- 6) Závislost toho zda je snůška parazitována na váze samice, průměrném objemu vejce ve snůšce, počtu domácích vajec a startu nesení – oba druhy poláků (N = 56 a 37)
- závislá proměnná: snůška parazitována ano/ne - proměnná s binomiálním rozdělením
 - náhodný efekt - hnízdo, sezóna
 - bez interakcí
 - program SAS, modul GLMM, procedura Glimmix modelující pravděpodobnost 1 pro binomiální rozdělení dat, funkce Logit

2.5. Datový materiál

Celkem se podařilo za všechny roky studie získat data o 2437 vejcích obou druhů poláků, z toho bylo 1787 vajec poláka velkého a 649 vajec poláka chocholačky (Tab. 2.5.1.). V letech 2004 - 2009 byly získány záznamy celkem o 260 hnízdech obou druhů poláků z toho 189 hnízd poláka velkého a 71 hnízd poláka chocholačky (Tab. 2.5.2.). V letech kdy výzkum probíhal se celkově podařilo na hnízdě chytit 119 samic obou druhů, z toho 73 poláků velkých a 47 poláků chocholaček (Tab. 2.5.3.).

Tab. 2.5.1. Přehled počtů sledovaných vajec v jednotlivých letech pro oba druhy

	2004	2005	2006	2007	2009	Celkem
Polák velký	581	246	334	377	250	1787
Polák chocholačka	136	119	59	134	201	649
Celkem	717	365	393	511	451	2437

Tab. 2.5.2. Přehled počtů sledovaných hnízd v jednotlivých letech pro oba druhy

	2004	2005	2006	2007	2009	Celkem
Polák velký	52	36	36	46	19	189
Polák chocholačka	13	16	7	18	17	71
Celkem	65	52	43	64	36	260

Tab. 2.5.3. Přehled počtů chycených samic v jednotlivých letech pro oba druhy

	2004	2005	2006	2007	2009	Celkem
Polák velký	16	13	12	23	9	73
Polák chocholačka	10	10	4	8	15	47
Celkem	26	23	16	31	24	119

3. Výsledky

3.1. Objem vejce a faktory, které ho ovlivňují

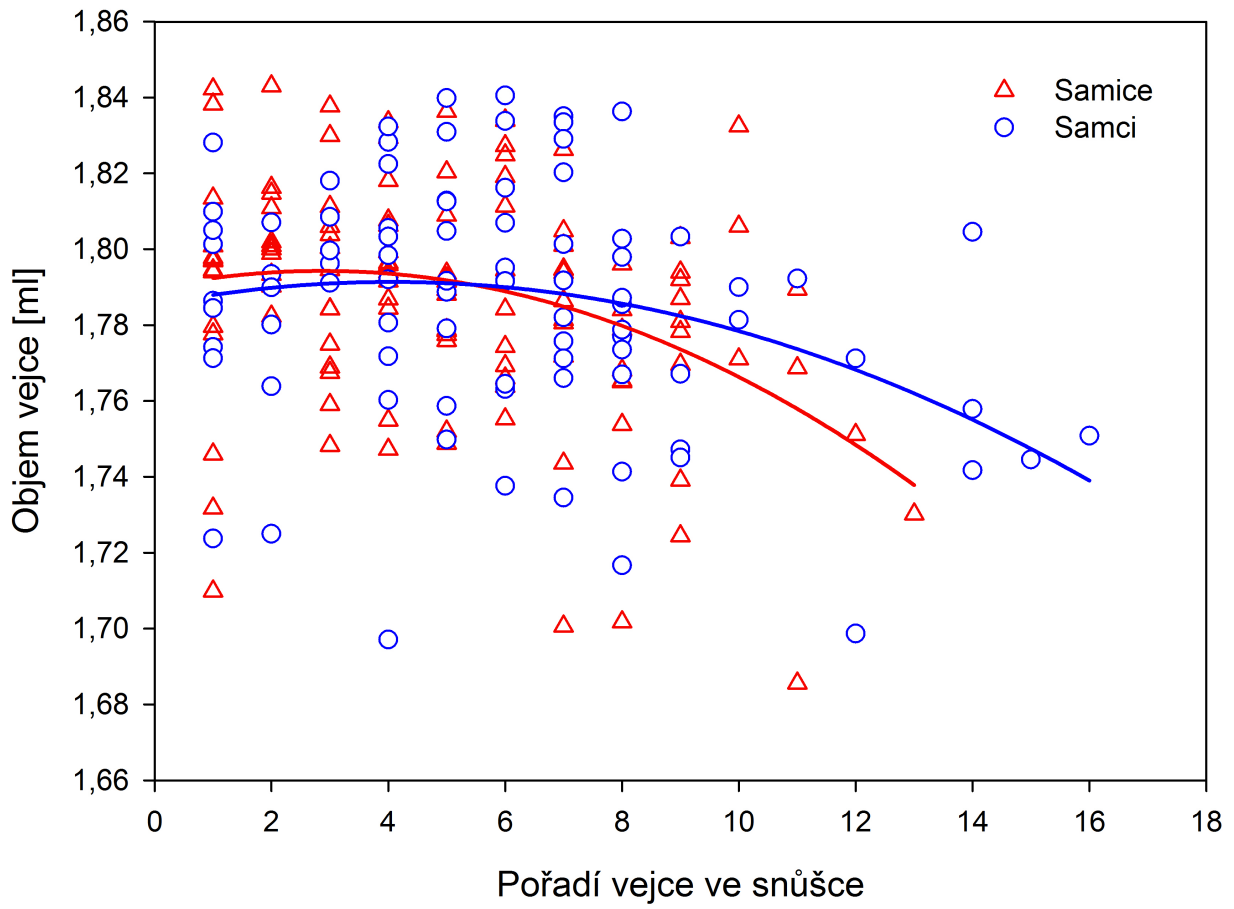
A) Polák velký

Průměrný objem vejce poláka velkého ve sledovaných populacích byl 60.01 ml (N = 1667). Průměrná délka a šířka vejce poláka velkého byla pak 60.8 mm respektive 43.74 mm (N = 1667).

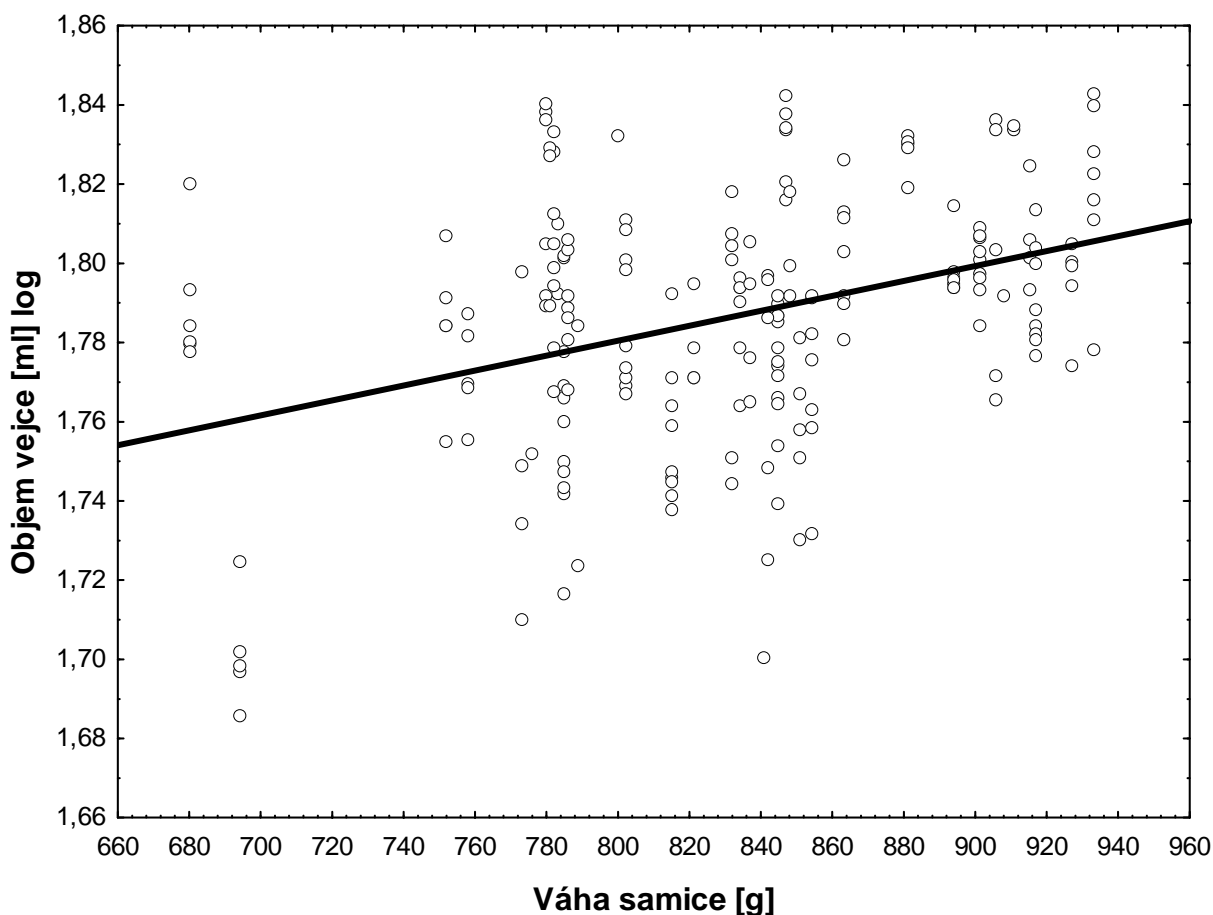
Základní analýza, která byla počítána byla závislost objemu vejce na dalších vlastnostech vejce popř. celé snůšky. U poláka velkého nebyl zjištěn rozdíl v objemu samčích a samičích vajec (Tab. 3.1.1.). Byla objevena nelineární závislost ve vlivu pořadí snesení vejce na jeho objem, jenž se projevil u obou pohlaví. Objem samičích vajec ale klesá s pořadím snesení rychleji než je tomu u objemu samčích vajec (Obr. 3.1.1, Tab. 3.1.1.). Dále objem vejce poláka velkého ovlivňuje také váha samice, jenž vejce snesla (Tab. 3.1.1.). Těžší samice snáší vejce s větším objemem (Obr. 3.1.2.). Start nesení snůšky ani sezóna objem vejce nijak neovlivňují (Tab. 3.1.1.).

Tab. 3.1.1. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (PROC REML v programu SAS) analyzujícího variance objemu vajec u poláka velkého (*Aythya ferina*) v souvislosti s váhou samice, pořadím snesení, pohlavím embrya, startem snůšky a sezónou.

Průkazné faktory	Neprůkazné faktory	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Váha samice		1, 28.9	7.20	0.0119
Pořadí vejce ve snůšce		1, 178	6.15	0.0141
Pořadí snesení * pohlaví		1, 172	4.38	0.0379
Pořadí snesení * pořadí snesení		1, 176	4.75	0.0306
	Sezóna	4, 29	1.12	0.3682
	Start snášení snůšky	1, 29.6	1.09	0.3049
	Pohlaví	1, 176	2.28	0.1325
	Pořadí snesení * pořadí snesení * pohlaví	1, 178	0.24	0.6273



Obr. 3.1.1. Závislost objemu na pořadí vejce ve snůšce v souvislosti s pohlavím vejce u poláka velkého (*Aythya ferina*). N = 215



Obr. 3.1.2. Závislost objemu vejce na váze samice, která ho snesla, u poláka velkého (*Aythya ferina*). N = 215.

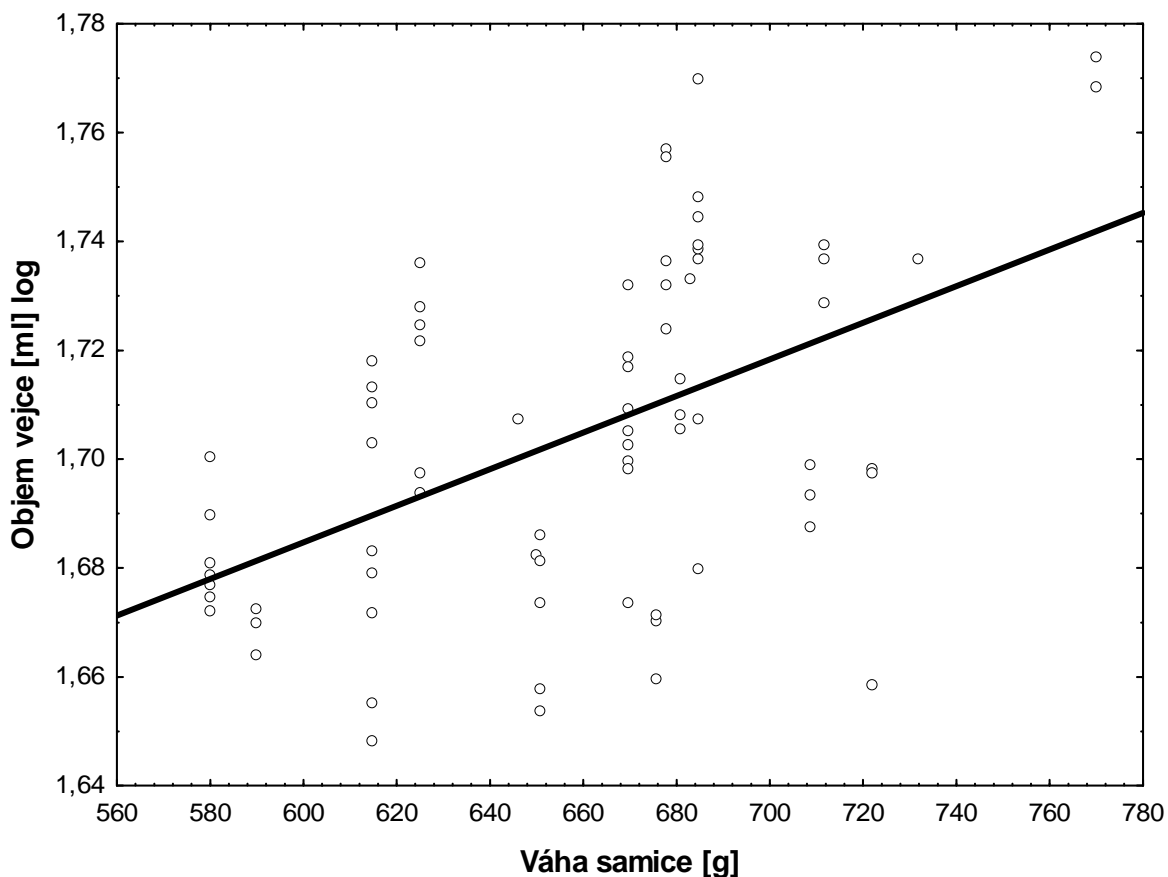
B) Polák chocholačka

Průměrný objem vejce poláka chocholačky byl 51.8 ml (N = 603). Průměrná délka a šířka vejce poláka chocholačky byla pak 58.83 mm respektive 41.31 mm (N = 603).

Analýza závislosti objemu vajec na dalších vlastnostech vejce popř. celé snůšky byla provedena i pro poláka chocholačku. U něj vyšel průkazně vliv váhy samice. Stejně jako u poláka velkého těžší samice snáší vejce s větším objemem (Obr. 3.1.3., Tab. 3.1.2.). Na objem vejce má dále vliv i sezóna (Tab. 3.1.2.). Další prediktory ani jejich interakce nijak objem vejce u poláka chocholačky neovlivňují (Tab. 3.1.2.).

Tab. 3.1.2. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (PROC REML v programu SAS) analyzujícího variance v objemu vajec u poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) v souvislosti s váhou samice, pořadím snesení, pohlavím embrya, startem snůšky a sezónou.

Průkazné faktory	Neprůkazné faktory	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Váha samice		1, 12.6	22.97	0.0004
Sezóna		4, 14.2	8.74	0.0009
	Start snášení snůšky	1, 9.23	0.63	0.4474
	Pohlaví	1, 59	0.22	0.6387
	Pořadí vejce ve snůšce	1, 60.8	0.04	0.8485
	Pořadí snesení * pohlaví	1, 59.3	0.00	0.9699
	Pořadí snesení * pořadí snesení	1, 60.2	0.28	0.5986
	Pořadí snesení * pořadí snesení * pohlaví	1, 57.6	0.01	0.9329



Obr. 3.1.3. Závislost objemu vejce na váze samice, která ho snesla, u poláka chocholačky (*Aythya fuligula*). N = 73.

3.2. Pohlaví vejce a faktory, které ho ovlivňují

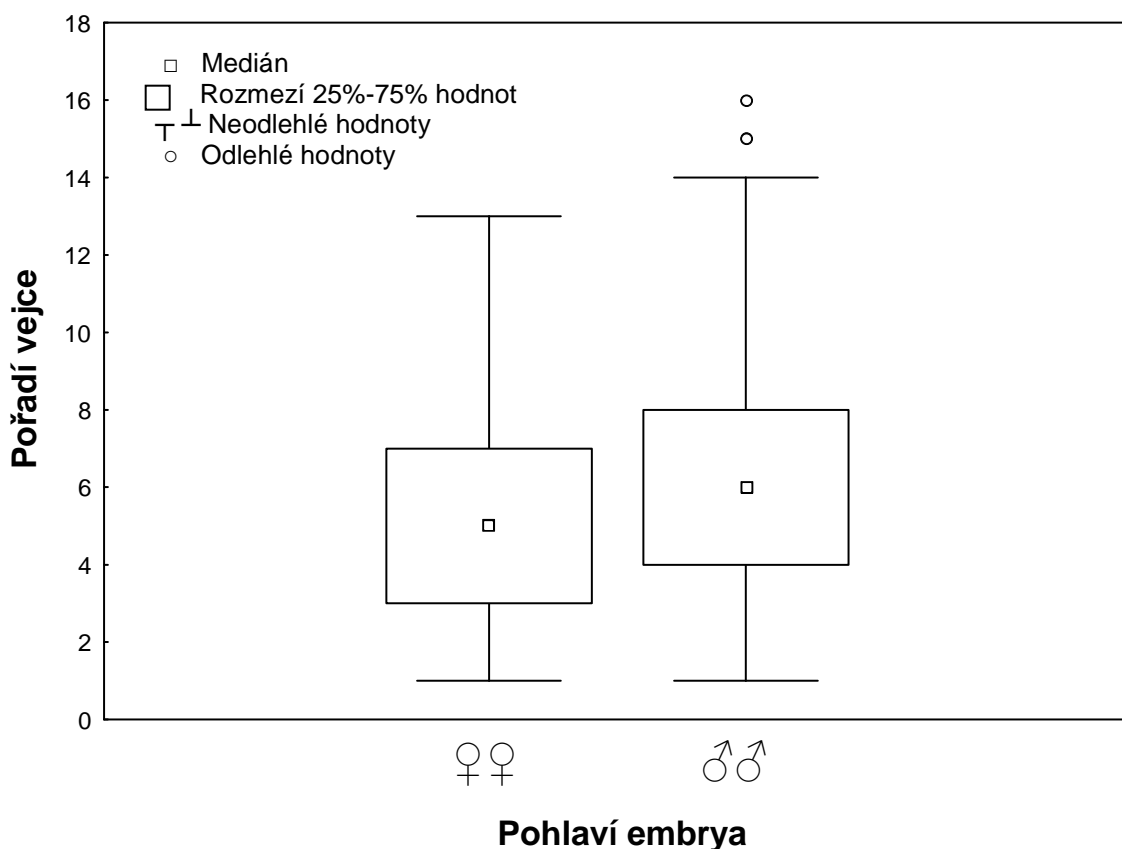
Dále jsme analyzovali závislost pohlaví embrya na dalších vlastnostech vejce popř. celé snůšky u obou druhů poláků.

A) Polák velký

U této analýzy je jediným prediktorem, který má vliv na pohlaví embrya poláka velkého, pořadí snesení vejce ve snůšce ($F = 4.05$, $P = 0.0454$). Samičí embrya se vyskytují více na začátku snůšky než ta samčí (Obr. 3.2.1.). Ostatní faktory nevyšly průkazně (Tab. 3.2.1.).

Tab. 3.2.1. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (Proc GLIMMIX v programu SAS) analyzujícího závislost pohlaví vejce poláka velkého (*Aythya ferina*) na pořadí vejce, objemu vejce, startu snášení snůšky, váze samice a interakci průměrného objemu vejce ve snůšce a pořadí vejce ve snůšce.

Faktor	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Pořadí vejce ve snůšce	1, 205	4.26	0.0402
Objem vejce	1, 205	3.01	0.0844
Start snášení snůšky	1, 40.6	1.11	0.2983
Váha samice	1, 34.96	0.00	0.9477
Sezóna	4, 37.55	0.33	0.8549
Pořadí vejce ve snůšce * průměrný objem vejce ve snůšce	1, 205	1.12	0.2902



Obr. 3.2.1. Srovnání výskytu obou pohlaví v průběhu sekvence snášení vajec ve snůšce poláka velkého (*Aythya ferina*). N = 215

B) Polák chocholačka

Žádný ze sledovaných faktorů nemá u poláka chocholačky vliv na pohlaví embrya (Tab. 3.2.2.).

Tab. 3.2.2. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (Proc GLIMMIX v programu SAS) analyzujícího závislost pohlaví vejce poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) na pořadí vejce, objemu vejce, startu snášení snůšky, váze samice a interakci průměrného objemu vejce ve snůšce a pořadí vejce ve snůšce.

Faktor	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Pořadí vejce ve snůšce	1, 63	0.28	0.5999
Objem vejce	1, 63	0.12	0.7273
Start snášení snůšky	1, 5.004	0.90	0.3853
Váha samice	1, 7.8	0.16	0.7034
Sezóna	4, 10.91	0.40	0.8024
Pořadí vejce ve snůšce * průměrný objem vejce ve snůšce	1, 63	0.75	0.3910

3.3. Průměrný objem vejce ve snůškách a další vlastnosti snůšek

Samice poláků velkých chycených během výzkumu vážily průměrně 824g (N = 68), u poláků chocholaček zase 670g (N = 40). Ve snůškách poláků velkých bylo v průměru 10 domácích vajec (N = 137), u poláků chocholaček to bylo 9.7 vajec (N = 54).

Průměrný primární poměr pohlaví ve všech snůškách byl 0.49 (N = 81), u poláka velkého (N = 55) i u poláka chocholačky (N = 26) dosahoval tento údaj stejné hodnoty. Množství samců a samic ve snůškách po vylíhnutí mláďat je tedy stejné a blíží se poměru 1:1. Ve snůškách poláků velkých bylo v průměru 3.78 domácích samců a 4.15 samic (N = 55), u chocholaček to bylo 4.5 samců a 4 samice (N = 26).

Analýza průměrných objemů vajec ve snůškách u poláka velkého ukázala závislost průměrného objemu vejce ve snůšce na váze samice (Tab. 3.3.1.). Čili větší samice snáší průměrně větší vejce, což je ve shodě s analýzou objemů jednotlivých vajec. Pro poláka velkého nevyšel žádný další faktor průkazně. U poláka chocholačky nevyšel průkazně žádný z faktorů (Tab. 3.3.2.).

Tab. 3.3.1. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (PROC REML v programu JMP) analyzujícího závislost průměrného objemu vejce ve snůškách poláků velkých (*Aythya ferina*) na váze samice, počtu domácích vajec ve snůšce, osudu snůšky, startu nesení snůšky, přítomnosti parazitických vajec v hníždě a sezóně.

Faktory	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Váha domácí samice	1, 28.13	5.8178	0.0226
Počet domácích vajec	1, 19.34	0.0097	0.9225
Osud snůšky	1, 23.71	0.1655	0.6878
Start snášení snůšky	1, 28.33	0.5848	0.4508
Parazit v hníždě ANO/NE	1, 23.07	0.0087	0.9264
Sezóna	4, 10.81	0.6637	0.6303

Tab. 3.3.2. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (PROC REML v programu JMP) analyzujícího závislost průměrného objemu poláků chocholaček (*Aythya fuligula*) na váze samice, počtu domácích vajec ve snůšce, osudu snůšky, startu nesení snůšky, přítomnosti parazitických vajec v hníždě a sezóně.

Faktory	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Váha domácí samice	1, 23.43	1.2192	0.2807
Počet domácích vajec	1, 23.99	0.9013	0.3519
Osud snůšky	1, 23.88	0.3689	0.5493
Start snášení snůšky	1, 23.2	0.7126	0.4072
Parazit v hníždě ANO/NE	1, 23.59	0.5496	0.4658
Sezóna	4, 20.88	1.0455	0.40

3.4. Vlastnosti parazitických vajec, parazitace snůšek a faktory, které ji ovlivňují

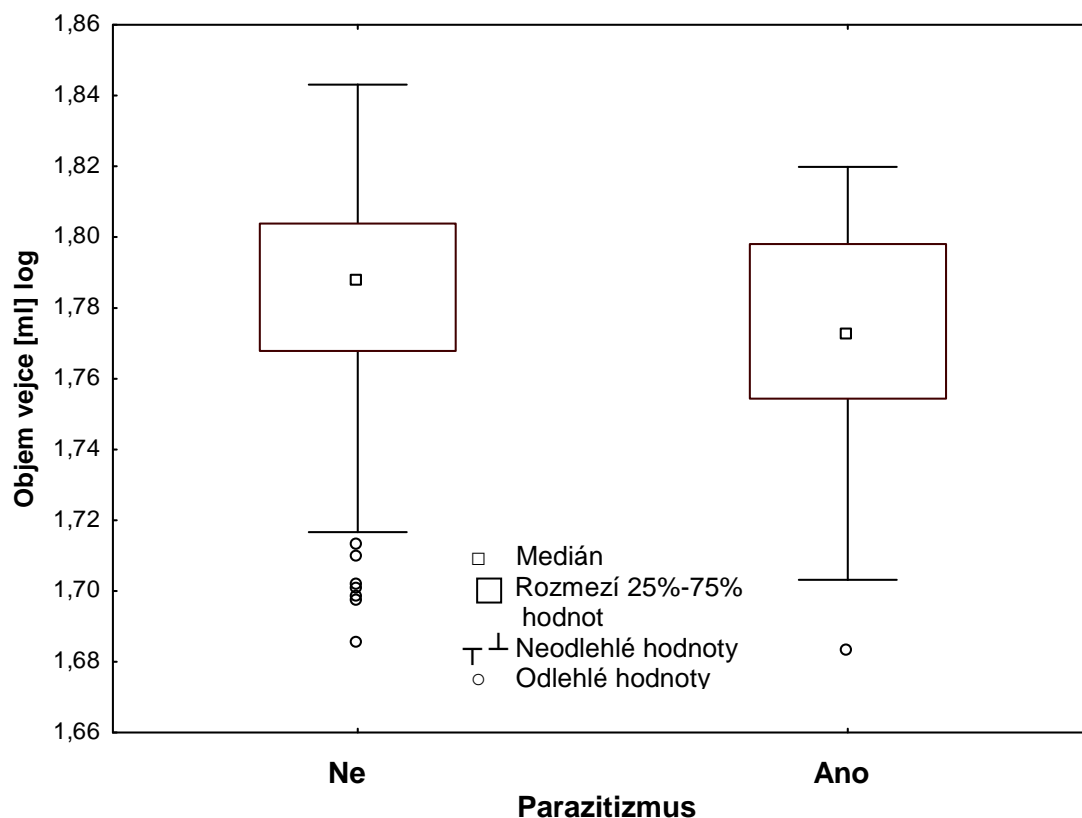
A) Vlastnosti parazitických vajec

Přidáním faktoru parazitizmus, jenž říká zda konkrétní vejce je nebo není parazitické, do první analýzy, která řeší závislost objemu vejce na jeho vlastnostech, bylo u poláka velkého zjištěno, že objem vejce ovlivňuje to zda je vejce parazitické ($F = 4.74$, $P = 0.0299$). Z výsledku interakce pohlaví * parazitizmus ($F = 0.48$, $P = 0.4888$) vyplývá, že objemy parazitických a neparazitických vajec se od sebe neliší v závislosti na pohlaví embrya. Pro poláka chocholačku nebylo možné kvůli nedostatku potřebných dat tuto rozšířenou analýzu spočítat.

Byla spočítána ještě další analýza s ohledem na parazitická vejce. Zde se ale prohodily závislé a nezávislé proměnné. Parazitizmus vejce zde byl závislou proměnnou s binomiálním rozdělením a objem vysvětlující proměnnou. Tato analýza se tudíž zabývala výhradně srovnáním parazitických a neparazitických vajec a měla nám říct čím se parazitická vejce liší od těch neparazitických. Její výsledky jen potvrdily a dále upřesnily výsledky analýzy výše zmíněné. Na to zda bude vejce parazitické má průkazný vliv jeho objem (Tab. 3.4.1). Prokázalo se, že parazitická vejce poláků velkých jsou menší než vejce neparazitická (Obr. 3.4.1). Pohlaví vejce ani váha domácí nemají vliv na to, zda bude vejce parazitické. U startu snůšky je vidět pouze trend, že by mohl mít vliv na to zda je vejce parazitické. Parazitická vejce by se dle něj měla objevovat spíše na začátku sezóny (Tab. 3.4.1.). Pro poláka chocholačku nebylo opět možno analýzu spočítat z důvodu malého počtu parazitických vajec se známými, potřebnými údaji.

Tab. 3.4.1. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (PROC GLIMMIX v SASu) analyzujícího závislost toho zda jsou vejce poláka velkého (*Aythya ferina*) parazitická - na jejich objemu, startu nesení snůšky, pohlaví a váze samice.

Faktory	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Objem vejce	1, 341.9	6.12	0.0139
Start snášení snůšky	1, 52.85	3.60	0.0632
Pohlaví	1, 333.7	0.16	0.6940
Váha domácí samice	1, 31.9	6.12	0.1301



Obr. 3.4.1. Srovnání objemů parazitických a neparazitických vajec u poláka velkého (*Aythya ferina*). N = 351.

Pořadí parazitických vajec v průběhu nesení snůšky nebylo možné vyhodnotit kvůli chybějícím údajům pro pořadí u parazitů. Obecně však lze říci, že parazitická vejce se v hostitelských snůškách objevovala později, spíše ke konci snášení, nebo dokonce v průběhu inkubace. Což byl také důvod, že se často nevylíhla a zůstala na hníždě opuštěná i po vyvedení mláďat.

B) Parazitizmus snůšky a faktory, které ho ovlivňují

Vnitro- i mezidruhový parazitizmus byl zjištěn v hnízdech obou druhů poláků. Na obou lokalitách je častá navíc vzájemná parazitace s kachnou divokou (*Anas platyrhynchos*) a na jižní Moravě i se zrzohlávkou rudozobou (*Netta rufina*).

Z celkového počtu 224 zkoumaných hnízd obou druhů poláků byl nějaký typ parazitizmu zjištěn ve 84 hnízdech, což tvoří 37,5% všech hnízd. Celkově byl nejrozšířenějším typem parazitizmu ten vnitrodruhový, což platilo i pro poláka velkého. U poláka chocholačky se navzdory tomu ale uplatňoval více mezidruhový parazitizmus. Méně často byla hnízda obou druhů parazitována vnitrodruhově i mezidruhově zároveň. Tyto a další údaje o parazitaci snůšek pro oba druhy shrnuje tabulka Tab. 3.4.2.

Tab. 3.4.2. Přehled počtu parazitovaných hnízd poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) souhrně ve všech sezónách na Hodonínsku i Českobudějovicku.

Celkem	Parazitováno hnízd	Vnitrodruhový hnízd celkem	Mezidruhový parazitizmus	Oba typy parazitizmus	parazitizmu
Polák velký	161	54 - 33,5%	31 - 19%	11 - 7%	12 - 7,5%
Polák chocholačka	63	30 - 47,5%	9 - 14,5%	14 - 22%	7 - 11%
Celkem	224	84 - 37,5%	40 - 18%	25 - 11%	19 - 8,5%

Analýza pravděpodobnosti zda bude snůška parazitována na jejích vlastnostech neukázala pro poláka velkého žádný průkazný vztah (Tab. 3.4.3.). Zatímco obdobná analýza pro poláka chocholačku ukázala, že v případě těžších samic je vyšší pravděpodobnost, že jejich snůšky budou parazitovány (Tab. 3.4.4.).

Tab. 3.4.3. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (Proc GLIMMIX v programu SAS) analyzujícího závislost parazitace snůšky u poláků velkých (*Aythya ferina*) na váze samice, počtu domácích vajec ve snůšce, startu nesení snůšky a průměrném objemu vejce ve snůškách.

Faktory	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Váha domácí samice	1, 36.04	0.23	0.6373
Počet domácích vajec	1, 36.68	0.07	0.7973
Start snášení snůšky	1, 34.48	0.96	0.3335
Průměrný objem vejce ve snůšce	1, 40.98	0.05	0.8226

Tab. 3.4.4. Výsledky lineárního modelu se smíšenými efekty (Proc GLIMMIX v programu SAS) analyzujícího závislost parazitace snůšky u poláků chocholaček (*Aythya fuligula*) na váze samice, počtu domácích vajec ve snůšce, startu nesení snůšky a průměrném objemu vejce ve snůškách.

Faktory	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Váha domácí samice	1, 32	5.64	0.0237
Počet domácích vajec	1, 32	0.01	0.9195
Start snášení snůšky	1, 26.25	0.20	0.6573
Průměrný objem vejce ve snůšce	1, 31.52	1.29	0.2652

4. Diskuze

4.1. Objem vejce a faktory, které ho ovlivňují

Průměrné objemy vajec i jejich rozměry ve sledované populaci jsou u obou druhů poláků ve shodě jak s údaji o ptácích v České republice (Hudec et al. 1994) tak i s údaji z evropského handbooku (Cramp et al. 1986), což shrnuje Tab. 4.1.1.

Tab. 4.1.1. Srovnání objemů vajec i jejich rozměrů u obou druhů poláků s různými prameny

	Objem vejce [ml]	Délka vejce [mm]	Šířka vejce [mm]
<u>Polák velký</u>			
Tato práce (N = 1667)	60.01	60.8	43.74
Hudec et al. (1994) (N = 1624)	60.63	60.89	43.97
Cramp et al. (1986) (N = 300)	61.82	62.0	44.0
<u>Polák chocholačka</u>			
Tato práce (N = 603)	51.8	58.83	41.31
Hudec et al. (1994) (N = 1785)	52.19	58.7	41.55
Cramp et al. (1986) (N = 300)	51.08	59.0	41.0

V analýze rozdílů v objemech vajec se prokázalo, že rozhodující vliv na objem vejce má hmotnost samice. Toto platí shodně pro poláka velkého i pro poláka chocholačku. Těžší samice měly více energetických zdrojů, které mohly investovat do vajec a proto i snášely větší vejce než samice lehčí. Podobná pozitivní korelace mezi váhou samice a v tomto případě váhou vejce vyšla i ve srovnávací studii všech 151 druhů vrubozobých ptáků (Figuerola a Green 2006). Dospělé samice z úspěšných hnízd vážily prokazatelně více u poláka velkého i poláka chocholačky (Blums et al. 1997), což by naznačovalo že těžší samice mají dle mého výsledku větší vejce a i díky tomu jsou úspěšnější než lehčí samice.

I přes počáteční předpoklad, že by se objemy vajec u obou druhů poláků měly lišit hlavně kvůli větší podpoře samicích vajec z důvodu disperznosti tohoto pohlaví oproti filopatrickým samicím konkurujícím v pohlavní dospělosti matce na hnízdišti, se obecně objemy vajec neliší mezi pohlavími. Což platí pro oba zkoumané druhy poláků. To že se

objemy mezi pohlavími neliší bylo zjištěno hlavně u altriciálních druhů – např. sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*, Cichoń et al. 2003), slavík modráček tundrový (Lifjeld et al. 2005), lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*, Krist et al. 2004) nebo straka obecná (*Pica pica*) a vrána obecná šedá (*Corvus corone cornix*, Slagsvold et al. 1992), ale i u prekociálních druhů jako čejka chocholatá (Lislevand et al. 2005). Takže se nepotvrdila pohlavně specifická alokace zdrojů do vajec zjištěná u vrubozobých např. u kachny divoké (Cunningham a Russel 2000), kde jsou větší samčí vejce, zejména v souvislosti s dobrou kondicí samice. Ani se nepotvrdil pohlavní dimorfismus vajec zjištěný většinou u altriciálních druhů (Mead et al. 1987, Anderson et al. 1997, Cordero et al. 2000, Magrath et al. 2003, Soma et al. 2007, Martyka et al. 2010) ale také u semi-prekociálních (Müller et al. 2005) a prekociálních druhů (Cunningham a Russell 2000)

Samice obou druhů poláků ve zkoumaných populacích tedy nezvýhodňují samčí pohlaví, jak by se mohlo zdát dle „sex allocation theory“ (Trivers a Willard 1973, Charnov 1982). Ani u jednoho z druhů nedochází ke specifické alokaci energetických látek do vajec. Dokonce by se dalo říci, že alespoň na začátku snášení matka zvýhodňuje více samice tím, že jejich vejce jsou stejná jako samčí i přesto, že by ke svému zdárnému vývoji neměly potřebovat tolik energie jako samci, jejichž reprodukční úspěch více závisí na jejich atraktivnosti a dobré kondici (Cunningham a Russell 2000). Kdežto i méně atraktivní samice má dle Trivers-Willardovi hypotézy velké šance na úspěšné předání svých genů do další generace (Trivers a Willard 1973, Charnov 1982). Tento výsledek, že samice nezvýhodňuje vejce samčího pohlaví by byl i v rozporu s filopatrií kachních samic (Cramp et al. 1986), které po dosažení pohlavní dospělosti konkurují svojí matce v místě jejího hnízdění, které je zároveň místem jejich narození. Dle této filopatrie by se nabízela spíše větší investice do samčích vajec, které jsou u kachen více disperzním pohlavím a díky tomu nekonkurují rodičům na hnízdní lokalitě svého narození (Gowaty 1993).

U poláka velkého objem vajec v průběhu snůšky klesá pro obě pohlaví. Na začátku snůšky jsou tedy vejce větší a samice do nich tudíž více investuje. Což je ve shodě s obecným trendem, že objem vajec klesá v sekvenci snášení, např. racek chechtavý (Ležalová et al. 2005, Müller et al. 2005), kormorán modrooký (*Phalacrocorax atriceps*, Svagelj a Quintana 2011). Opačný trend byl zjištěn např. u lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*), kde naopak v průběhu sekvence snášení objem vajec stoupá (Krist et al. 2004). Z grafu 3.1.1 ve výsledkové části vyplývá drobná odchylka, kdy zhruba do čtvrtého vejce objem lehce stoupá a až pak začne klesat. Toto zjištění poukazuje na výsledek u kajky mořské, u které se projevuje podobný model, kdy první vejce je menší než druhé (u kajek jsou menší snůšky 4-6 vajec, proto se zlom

v objemu objevuje v sekvenci kladení dříve) a od druhého vejce už objem vejce v sekvenci kladení jen klesá (Erikstad et al. 1998). Stejný vliv pořadí ve snůšce na objem vejce nevyšel ale u poláka chocholačky, kde mají vejce v průběhu celého snášení v průměru stejný objem. Samice na začátku snůšky má větší váhu a tudíž i více energie než ke konci snášení, kdy už mnoho energetických zdrojů odčerpala snášením vajec zejména pokud snáší velké množství velkých vajec (Hořák et al. 2008). Toto jen dále potvrzuje výsledek, že těžší samice snáší větší vejce. Tudíž je v zájmu samice, aby více investovala do vajec na začátku snůšky, dokud má dost zdrojů, které může do vajec investovat, což je ve shodě s výsledky této práce. Dříve snesená mláďata by se tak měla i přes synchronii líhnutí vajec u kachen líhnout mezi prvními a proto by měla být návratnost investice do těchto počátečních vajec nejvyšší.

Rychlost poklesu objemu se ale mezi oběma pohlavími u poláka velkého liší i přesto, že objemy vajec nejsou jinak pro obě pohlaví signifikantně rozdílné. U samičích vajec poláku velkého klesá objem v průběhu nesení rychleji než je tomu u samčích. To by mohlo naznačovat, že celkové investice do samčích vajec jsou o něco vyšší než ty do samičích, i přestože se to projevuje až ke konci snůšky. Dle tohoto výsledku by se dalo říct, že investice do samců nelze trvale snižovat. Pro zdárný vývoj samčího kachněte po vylíhnutí je pravděpodobně důležité, aby si jeho vejce zachovalo určitý kritický objem. Čili samice ke konci snůšky investují o něco více do samčích vajec, aby zachovaly jejich šance na přežití a zdárný vývoj po vylíhnutí, protože samčí pohlaví je více citlivé na kvalitu vejce a kompetitivní rozdíly mezi pohlavími, kdežto samičí mláďata by měla být schopnější úspěšného vývoje i při menší počáteční energetické investici (Nager et al. 2000, Müller et al. 2005).

U poláka velkého ani poláka chocholačky start nesení snůšky neovlivňuje objem vejce. To znamená, že vejce jsou v průběhu sezóny v průměru stejně velká. Nevyšel tedy předpoklad, že by samice hnízdící na začátku sezóny měly být v lepší kondici a díky tomu snášet větší vejce. Stejně jako nevyšly rozdíly v objemu vajec v rámci sezóny, nevyšel tento rozdíl pro poláka velkého ani meziročně. U poláka chocholačky ale vliv sezóny na objem vejce vyšel průkazně. Může ale jít o artefakt použitého souboru dat pro tuto analýzu, v němž dominoval u velké části vajec jeden z roků studie. Proto nelze vlivu sezóny na objem vejce u poláka chocholačky přikládat větší význam.

4.2. Pohlaví vejce a faktory, které ho ovlivňují

U poláka velkého pohlaví vejce ovlivňuje jeho pořadí ve snůšce. Z obrázku 3.2.1. ve výsledcích vyplývá, že oproti předpokladům se samičí vejce vyskytují více na začátku

sekvence snášení oproti samcům, kteří jsou častěji ve vejcích později snesených. Úplně opačně vyšel tento vztah pohlaví a pořadí snesení u jednoho ze semiprekociálních druhů - racka chechtavého, kde se na začátku snůšky, zejména v prvním vejci, nejčastěji objevuje samčí embryo a samice se v sekvenci snášení objevují až později (Ležalová et al. 2005, Müller et al. 2005) a tento trend byl popsán i u prekociální husy sněžní pacifické (*Chen caerulescens caerulescens*, Ankney 1982), kde první dvě vejce z čtyřvaječné snůšky obsahovala nejčastěji samce a poslední dvě zase samice.

V analýze pohlaví vajec už žádný jiný faktor ani pro jeden z obou druhů nevyšel průkazně. Pohlaví vejce neovlivňuje ani jeho objem, což je ve shodě s výše diskutovaným výsledkem z analýzy objemů, že objem vejce není ovlivňován jeho pohlavím. Výsledek, že pohlaví není ovlivňováno začátkem snášení snůšky nám zase říká, že v různých fázích sezóny by měl být ve snůškách zhruba stejný poměr samců a samic. Stejně tak ani na váze samice nezáleží pohlaví v její snůšce. Takže v tomto případě lze pro poláka velkého a poláka chocholačku vyvrátit Trivers-Willardovu hypotézu a tím i náš počáteční předpoklad, že by těžší samice měly mít ve svých snůškách více samců. Ani o sezóně se nedá říct, že by na ní nějak záviselo procentuelní složení pohlaví ve snůškách v daném roce, čili že by se mezi lety měnilo sex-ratio snůšek.

4.3. Průměrný objem vejce ve snůškách a další vlastnosti snůšek

Samice poláků velkých chycené při výzkumu vážily v průměru 824g. Tato hodnota se shoduje s údajem 841g zjištěným pro českou populaci (Hudec et al. 1994) i s údajem 832g z Cramp et al. (1986, N = 35). U poláků chocholaček samice v průměru vážily 670g, kdežto průměrná váha zjištěná na české populaci byla 755g (Hudec et al. 1994). Ve snůškách poláků velkých bylo v průměru 10 domácích vajec a u poláků chocholaček to bylo 9.7 domácích vajec. Tyto údaje jsou vyšší než uvádí Hudec et al. (1994), kde se udává pro poláka velkého nejčastěji 6-9 vajec a pro poláka chocholačku nejčastěji 8 vajec. Tento rozdíl je ještě vyšší, když uvážíme, že Hudec et al. (1994) nerozlišují u počtu vajec ve snůškách domácí a parazitická vejce. O něco podobnější čísla uvádí Cramp et al. (1986) kde v německé populaci byl u poláka velkého zjištěn průměrný počet 9.5 vejce na snůšku a ve finské populaci pro poláka chocholačku v průměru 10.9 vejce v jedné snůšce.

Průměrný primární poměr pohlaví ve všech snůškách obou druhů byl 0.49. Poměr pohlaví u obou druhů poláků je ve zkoumaných populacích tedy 1:1 a je ve shodě s Fisherovou

teorií o rovnoměrné investici. Gowaty (1993) uvádí, že sexratio kachen takových jako kachna divoká, ostralka štíhlá, polák dlouhozobý (*Aythya valisineria*), polák americký (*Aythya americana*) nebo kachnička karolínská (*Aix sponsa*) je vychýlen směrem k vyššímu počtu samců ve snůšce, což bude adaptace na disperzi kachních samců a filopatrii samic v dospělosti, která v mojí práci nevyšla.

To že v analýze průměrných objemů vajec celých snůšek měla u poláka velkého opět vliv váha samice jenom dokazuje výsledek z první analýzy. Vliv váhy samice se v tomto případě nepotvrdil u poláka chocholačky, kde zůstává průkazný pouze výsledek z analýzy objemů jednotlivých vajec.

Stejně jako u analýzy objemů jednotlivých vajec nemá ani na průměrné objemy v rámci snůšky vliv start nesení snůšky a to ani pro jeden druh. Což znamená, že objem průměrného vejce ve snůšce se v průběhu sezóny neliší. Tento výsledek je ve shodě s prací Bengtsona (1971) na 8 druzích islandských kachen u nichž také nevyšla žádná korelace mezi průměrnou velikostí vejce a startem nesení. Průměrné objemy ve snůškách se neliší ani mezi sezónami. Ani počet domácích vajec ve snůšce nemá vliv na průměrný objem vejce ve snůšce obou druhů. Výsledek tedy neodpovídá „resource-limitation“ hypotéze (Blackburn 1991b). Nedá se proto říct, že by snůšky s méně vejci měly průměrně vejce s větším objemem, stejně tak větší snůšky vejce s menším objemem, jak vyšlo třeba ve srovnávací studii na všech vrubozobých (Figuerola a Green 2006). Nicméně počet vajec ve snůšce nekoreloval s objemem snůšky ani Hořákovi et al. (2008) u jednoho ze zkoumaných druhů - poláka velkého. Data jsou tedy ve shodě s výsledky této práce. Odlišnost výsledku pro objem vajec a velikost snůšky od výše zmíněné srovnávací studie (Figuerola a Green 2006) bude pravděpodobně způsobená obtížnou porovnatelností výsledků srovnávací studie všech druhů z řádu Anseriformes s výsledky pro jednotlivé druhy, které mohou mít v jednotlivých bodech odlišnou life history od celku. Ani vyšší průměrný objem domácích vajec ve snůšce nezvyšuje pravděpodobnost, že bude snůška parazitována. Čili výsledky této analýzy lze vyvrátit počáteční předpoklad, že by parazitované snůšky měly v průměru vejce s větším objemem, a tím potažmo i samici v lepší kondici. Což by zvýhodňovalo parazitická vejce snesená do hnízda takovéto samice.

4.4. Vlastnosti parazitických vajec, parazitace snůšek a faktory, které ji ovlivňují

A) Vlastnosti parazitických vajec

Bylo také zjištěno, že objem vejce u poláka velkého je ovlivněn tím, zda je vejce parazitické. Konkrétně vyšlo, že parazitická vejce jsou menší než ta neparazitická. Můj předpoklad byl opačný a to že parazitická vejce by měla být větší z důvodu zvýšení šance parazitického mláděte na přežití. Parazitující samice tedy investují do parazitických vajec obecně méně. Vyplývá to také z toho jaké kachní samice parazitují častěji. Dle Yom-Tov (1980) parazitují hlavně ty, které jsou mladé a třeba nemají stálého partnera nebo ty co přišly o svoji snůšku a jsou tedy energeticky vyčerpané předešlým snášením. Tento můj výsledek je také pravděpodobně podpořen tím, že na osud vejce v cizí snůšce nemá po snesení parazitující samice už žádný vliv a větší investice do takového vejce je pro ni tudíž riskantní, oproti vlastní snůšce, kde je průběh hnízdění po celou dobu pod její kontrolou. Což uvádí i Johnsgard (1997), přesně že u parazitických vajec je procento vylíhnutých se mláďat i ptáků jenž dosáhnou vzletnosti nižší než u domácích vajec v parazitizmem nezasažených snůškách.

U poláků velkých to zda bude vejce parazitické neovlivňuje jeho pohlaví. Nelze tedy prohlásit, že by parazitická vejce byla spíše samčí či samičí, i přesto že by dle „local resource competition“ pro vrubozobé ptáky (Gowaty 1993) bylo výhodnější, kdyby parazitická vejce obsahovala samičí embrya, protože samice kachen jsou více filopatrické. Výsledek pro start snůšky ukazuje pouze trend, který ale naznačuje zajímavou informaci, že parazitická vejce by se mohla objevovat ve snůškách více na začátku sezóny, kdy častěji hnízdí kvalitnější samice (Blums a Clark 2004).

B) Parazitizmus snůšky a faktory, které ho ovlivňují

U poláka chocholačky se ukázalo, že jsou spíše parazitovány snůšky těžších samic oproti snůškám samic lehčích. To naznačuje, že parazitující samice si hnízdo, které bude později parazitovat, nevybírá nahodile, ale že jeho výběr je prováděn pečlivě. Výsledek, že těžší samice jsou parazitovány častěji, se ale nepotvrdil u poláka velkého. Výběr hnízda pro parazitaci může záležet také na zkušenostech domácí samice, jak uvádí Dugger (1996 ex Dugger a Blums 2001), který objevil, že u obou druhů mnou zkoumaných poláků jsou častěji parazitovány starší samice s většími hnízdními zkušenostmi. Důležitý vliv může mít i dobrá

kondice domácí samice, díky které je samice lépe schopná se o vejce postarat. Nemusí ale jít jen o staří a kondici. Významný vliv může mít také prostě jen to, že těžší a tím i větší samice je schopná inkubovat větší počet vajec. Což by odpovídalo výsledkům Dugger a Blums (2001), kdy více než 6 parazitických vajec ve snůšce nemělo následek pro hnízdní úspěšnost samic poláků velkých, které jsou obecně větší než samice chocholaček, ale u samic poláků chocholaček při 6 a více parazitických vejcích už hnízdní úspěšnost trochu klesala.

Počet domácích vajec v parazitovaném hnízdě překvapivě nehraje roli při výběru hnízda, které bude parazitováno. Zdálo by se totiž, že více preferované pro parazitaci by měly být snůšky s menším počtem vajec, kde nebude ohrožena schopnost inkubace parazitických vajec přílišným počtem vajec domácích. Ani průměrný objem domácích vajec nehraje roli při výběru hnízda, jenž bude parazitováno. Dále oproti trendu, že parazitická vejce by se spíše mohla objevovat v časnějších snůškách, zde u celých snůšek se neprokázalo, že parazitované snůšky by se objevovaly více v té či oné části hnízdní sezóny. Toto je ve shodě s výsledky u lotyšské populace obou druhů poláků, kde se začátek parazitovaných a neparazitovaných snůšek v rámci sezóny neliší (Dugger a Blums 2001). Meziroční srovnání parazitovaných a neparazitovaných snůšek poláka chocholačky z této práce jde dokonce proti našemu trendu, že parazitická vejce se objevují častěji v časnějších snůškách, a říká naopak, že parazitované snůšky začínaly v průměru v sezóně o několik dní později než snůšky neparazitované. Ačkoliv jak říkají sami autoři, takový rozdíl několika dní má zanedbatelný biologický smysl.

Ze 161 hnízd poláka velkého bylo parazitována třetina hnízd (54). U poláka chocholačky se parazitovanost 63 snůšek dokonce blížila polovině všech hnízd (47,5%). Parazitismus hnízd je u těchto dvou druhů tedy velmi častý a běžný jev. Možná je to také proto, že domácí samici téměř nezatěžuje, jak mimo jiné zjistili Dugger a Blums (2001) nebo Blums a Clark (2004). Dugger a Blums (2001) zjistili u poláka velkého a poláka chocholačky, že hnízdní úspěšnost je stejná mezi parazitovanými i neparazitovanými snůškami obou druhů. Blums a Clark (2004) zase zjistili, že u poláka velkého, poláka chocholačky a lžičáka pestrého přijmutí parazitického vejce nemá pro samici škodlivý vliv na její fitness. Ale existují i výjimky třeba Amat (1985) zjistil nižší úspěšnost líhnutí mláďat ve snůškách poláků velkých parazitovaných zrohhlávkou rudozobou.

Vnitrodruhový hnízdní parazitismus je častější u poláka velkého. U 19% hnízd poláků velkých se vyskytuje právě vnitrodruhový parazitismus častěji oproti 14,5% u vnitrodruhově parazitovaných hnízd u poláka chocholačky. Což je ve shodě se shrnutím prací o vnitrodruhovém hnízdním parazitizmu u Anseriformes poskytnutém v rešerši o hnízdním parazitizmu (Johnsgard 1997), kde je pro poláka chocholačku uváděno rozmezí parazitovaných

hnízd mezi 10-20%. Tento pramen bohužel neuvádí rozsah parazitovanosti hnízd pro poláka velkého.

U méně častého mezidruhového hnízdního parazitizmu je situace opačná. Mezidruhově parazitováno je jen 7% hnízd poláka velkého, kdežto u poláka chocholačky je to téměř čtvrtina (22%) všech jeho hnízd. Z těchto údajů vyplývá, že poláci velcí obecně parazitují více a to ať už jiné samice svého druhu nebo samice poláků chocholaček. Může to být způsobeno tím, že poláci velcí hnízdí o něco dříve než poláci chocholačky (Hudec et al. 1994) a pro toto zpoždění chocholačky možná nestihnou poláky velké parazitovat takovou měrou jako je tomu naopak ze strany poláků velkých. Což ale nevysvětluje i nižší vnitrodruhovou parazitaci poláků chocholaček. Dále to může být celkovou vyšší hnízdní úspěšností poláků chocholaček zjištěnou třeba na lotyšské populaci obou druhů poláků, kdy se zjistilo, že celková hnízdní úspěšnost poláků chocholaček je vyšší než u poláků velkých (Dugger a Blums 2001). Toto lze nalézt i v Hoyo et al. (1992), kteří dokonce uvádí u poláků chocholaček úspěšnost líhnutí mláďat 78% oproti 56% pro poláka velkého. Poláci velcí mezidruhovou parazitací chocholaček možná mohou částečně kompenzovat vlastní nižší úspěšnost hnízdění. Dalším důvodem vyšší parazitace může být, že poláci chocholačky častěji oproti polákovi velkému hnízdí na ostrůvcích ve větších počtech a víceméně koloniálně. V takových koloniích je vyšší kompetice o prostor k hnízdění (Johnsgard 1997), ale také snadnější detekovatelnost celé populace na ostrově ale i jednotlivých hnízd (vyšší denzita hnízd) (Vermeer 1966). Navíc tyto ostrovní kolonie kachen jsou často pod „ochranou“ kolonií racků chechtavých, kteří v případě ohrožení predátorem v hojné míře vetřelce mobbují a díky tomu je v těchto ostrovních koloniích i nižší predace hnízd a úspěšnost líhnutí až 90% (Vermeer 1966, Dwernychuk a Boag 1972, Väänänen 2000).

Mimoto byla zjištěna pro oba druhy přibližně desetina snůšek (polák velký 7,5%, chocholačka 11%), které byly současně parazitovány vnitrodruhově i mezidruhově. Taková hnízda byla navíc parazitována i kachnou divokou a na jižní Moravě zrzohlávkou rudozobou. Šlo tudíž pravděpodobně o více exponovaná hnízda.

5. Souhrn

- 1) Objem vejce se zvyšuje s váhou samice pro poláka velkého i poláka chocholačku. Váha samice má tedy zásadní vliv na velikost vejce
- 2) Objemy vajec se neliší mezi pohlavími ani u jednoho z druhů. Samice tedy neinvestují do objemu vejce žádného z pohlaví více zdrojů.
- 3) Objem vejce poláka velkého klesá v sekvenci snášení vajec a to rychleji pro samice než pro samce. V souvislosti s „brood reduction“ hypotézou jsou vejce poláka velkého na konci snášení menší než na jeho začátku. Ke konci snůšky samice investuje o něco více do samčích vajec.
- 4) Výskyt snůšky v daném období hnízdní sezóny neovlivňuje objem vajec ve snůšce ani pro jeden ze zkoumaných druhů.
- 5) Poměr pohlaví ve snůškách je vyrovnaný pro oba druhy poláků. Ani jedno z pohlaví tedy není celkově více preferované.
- 6) Rozložení pohlaví ve snůšce poláka velkého je ovlivněno pořadím vejce v sekvenci snášení. Samičí vejce se oproti samčím objevují spíše na začátku snášení.
- 7) Váha samice neovlivňuje složení pohlaví v její snůšce. Nedá se tedy říci, že by těžší samice snášely spíše samčí vejce.
- 8) Pohlaví vajec ve snůškách nezáleží na období hnízdní sezóny. Nelze tedy říci, že by samice hnízdící na začátku sezóny měly ve snůškách více samců.

- 9) Parazitická vejce poláků velkých jsou v průměru menší než neparazitická. Nepotvrdilo se tedy, že by parazitující samice investovaly více do vajec, která kladou do cizích snůšek (pro chocholačku nešlo spočítat).
- 10) Pro poláka velkého nelze říci, že by parazitická vejce patřila spíše k jednomu z pohlaví, spíše samičímu z důvodu jeho filopatrie (pro chocholačku nešlo spočítat).
- 11) U poláka chocholačky jsou častěji parazitovány snůšky těžších samic. Pravděpodobně z důvodu vyšší inkubační schopnosti těchto samic. Toto se neprojevilo u poláka velkého.
- 12) Ani pro jeden z druhů nelze říci, že by se parazitované snůšky vyskytovaly v konkrétní části hnízdní sezóny častěji než v jiné a že by parazitované snůšky měly menší počet domácích vajec.
- 13) Celkově bylo parazitováno 33.5% snůšek poláků velkých a 47.5% snůšek poláků chocholaček. Vnitrodruhový parazitismus je častější u poláků velkých mezidruhový zase u chocholaček. Z čehož vyplývá, že poláci velcí celkově parazitují více než poláci chocholačky. Což je nejpravděpodobněji způsobeno dřívějším hnízděním poláků velkých.

6. Literatura

Amat J.A. (1985): Nest parasitism of Pochard *Aythya ferina* by Red-crested Pochard *Netta rufina*. *Ibis* 127: 255-262

Amat J.A. (1993): Parasitic laying in red-crested pochard *Netta rufina* nests. *Ornis scandinavica* 24: 65-70

Amat J.A., Fraga R.S., Arroyo G.M. (2001): Intraclutch egg size variation and offspring survival in the Kentish Plover *Charadrius alexandrinus*. *Ibis* 143: 17-23

Anderson D.J., Reeve J., Bird D.M. (1997): Sexually dimorphic eggs, nestling growth and sibling competition in American kestrels *Falco sparverius*. *Functional Ecology* 11: 331–335

Badyaev A.V., Hill G.E., Beck M.L., Dervan A.A., Duckworth R.A., McGraw K.J., Nolan P.M., Whittingham L.A. (2002): Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird. *Science* 295: 316-318

Beauchamp G. (1998): The relationship between intra- and interspecific brood amalgamation in waterfowl. *The Condor* 100: 153-162

Bednarz J.C., Hayden T.J. (1991): Skewed brood sex ratio and sexbiased hatching sequence in Harris's hawks. *American Naturalist* 137: 116–132

Bengtson S.A. (1971): Variations in clutch-size in ducks in relation to food supply. *Ibis* 113(4): 523-526

Blackburn T.M. (1991a): The interspecific relationship between egg size and clutch size in wildfowl. *Auk* 108: 209-211

Blackburn T.M. (1991b): An interspecific relationship between egg size and clutch size in birds. *Auk* 108: 973-977

Blums P., Reders V.K., Mednis A.A., Baumanis J.A. (1983): Automatic drop-door trap for ducks. *Journal of Wildlife Management* 47: 199-203

Blums P., Mednis A., Clark R.G. (1997): Effect of incubation body mass on reproductive success and survival of two European diving ducks: a test of the nutrient limitation hypothesis. *Condor* 99: 916-925

Blums, P., Clark, R.G. (2004): Correlates of lifetime reproductive success in three species of European ducks. *Oecologia* 140: 61–67

Bolton M. (1991): Determinants of chick survival in the lesser black-backed gull: relative contributions of egg size and parental quality. *Journal of Animal Ecology* 60: 949-960

Budden A.E., Wright J. (2001): Begging in nestling birds. In: Nolan V., Thompson C.F. (eds.) *Current ornithology*. Kluwer, New York

- Cabezas-Díaz S., Virgós E. (2007): Adaptive and non-adaptive explanations for hatching failure in eggs of the Red-legged Partridge *Alectoris rufa*. *Ardea* 95(1): 55-63
- Cichoń M., Dubiec A., Stoczko M. (2003): Laying order and offspring sex in blue tits *Parus caeruleus*. *Journal of Avian Biology* 34: 355-359
- Cordero P.J., Griffith S., Aparicio J., Parkin D. (2000): Sexual dimorphism in house sparrow eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 353 – 357
- Cordero P.J., Viñuela J., Aparicio J.M., Veiga J.P. (2001): Seasonal variation in sex ratio and sexual egg dimorphism favouring daughters in first clutches of the spotless starling. *Journal Evolution Biology* 14: 829-834
- Cramp S. (1986): Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic, Vol. 1: Ostrich – Ducks. *Oxford University Press*
- Cunningham E., Russell A. (2000): Egg investment is influenced by male attractiveness in the mallard. *Nature* 404: 74-77
- Dugger B. (1996): The impact of brood parasitism on host fitness in Common Pochards and Tufted Ducks. Ph.D. dissertation, *University of Missouri*, Columbia
- Dugger B., Blums P. (2001): Effect of conspecific brood parasitism on host fitness for Tufted Duck and Common Pochard. *The Auk* 118 (3): 717-726
- Dwernychuk L.W., Boag D.A. (1972): Ducks nesting in association with gulls-an ecological trap? *Canadian Journal of Zoology* 50: 559-563
- Erikstad K. E., Tveraa T., Bustnes J. O. (1998): Significance of intraclutch egg-size variation in Common Eider: the role of egg size a quality of ducklings. *Journal of Avian Biology* 29:3-9
- Figuerola J., Green A. (2006): A comparative study of egg mass and clutch size in the Anseriformes. *Journal of Ornithology* 147: 57 - 68
- Hořák D., Albrecht T. (2007): Using net sacks to examine the relationship between egg size and young size in Common Pochards. *Journal of Field Ornithology* 78 (3): 334-339
- Hořák, D., Klvaňa, P., Albrecht, T. (2008): Why there is no negative correlation between egg size and number in the Common Pochard? *Acta Oecologica* 33, 197-202
- Hoyo L., Elliott A., Sargatal J. (1992): Birds of the World - Vol.1. *Lynx Edicions*, Barcelona
- Hoyt D. (1979): Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96:73–77
- Hoyt D. (1979): Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96:73–77
- Hudec K. et al. (1994): Fauna ČR a SR – Ptáci I. *Academia*

- Griffiths R., Double C., Orr K., Dawson G. (1998): A DNA test to sex most birds. *Molecular Ecology* 7:1071–1075.
- Gowaty P.A. (1993): Differential dispersal, local resource competition and sex ratio variation in birds. *The American Naturalist* 141(2): 263-280
- Charnov E.L.(1982): The Theory of Sex Allocation. *Princeton University Press*, Princeton
- Chiba A., Murata K., Mizuno S., Honma R., Sugimori F. (2002): External features and molecular sexing of the anomalous Pintail, *Anas acuta*, found at Hyo-ko Waterfowl Park, Niigata Prefecture, Japan. *Ornithological Science* 1: 167–170
- Johnsgard P.A. (1997): The avian brood parasites. *Oxford University Press*, Oxford
- Joyner D.E. (1973): Interspecific nest parasitism by ducks and coots in Utah. *Auk* 90: 692-693
- Krebs E.A., Green D.J., Double M.C., Griffiths R. (2002): Laying date and laying sequence influence the sex ratio of crimson rosella broods. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 447-454
- Krist M., Remeš V., Uvírová L., Nádvorník P., Bureš S. (2004): Egg size and offspring performance in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*): a within-clutch approach. *Oecologia* 140: 52–60
- Koskimies J., Lahti L. (1964): Cold-hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten species of European ducks. *The Auk* 81: 281-307
- Leitner S., Marshall R.C., Leisler B., Catchpole C.K. (2006): Male song quality, egg size and offspring sex in captive canaries (*Serinus canaria*). *Ethology* 112: 554–563
- Lessells C.M. (1991): The evolution of life histories. In: Krebs J.R., Davies N.B. (eds.): Behavioral ecology - an evolutionary approach. *Blackwell*, Oxford, pp 32–68
- Ležalová R., Tkadlec E., Oborník M., Šimek J., Honza M. (2005): Should males come first? The relationship between offspring hatching order and sex in the black-headed gull *Larus ridibundus*. *Journal of Avian Biology* 36: 478 – 483
- Lifjeld T., Johnsen A., Petitguyot T. (2005): Egg-size variation in the bluethroat (*Luscinia s. svecica*): constraints and adaptation. *Journal of Ornithology* 146: 249–256
- Lislevand T., Byrkjedal I., Borge T., Saetre G.P. (2005): Egg size in relation to sex of embryo, brood sex ratios and laying sequence in northern lapwings (*Vanellus vanellus*). *Journal of Zoology* 267: 81-87
- Lokemoen J.T. (1991): Brood parasitism among waterfowl nesting on islands and peninsulas in North Dakota. *The Condor* 93: 340-345
- Lyon B., Hamilton L., Magrath M. (1992): The frequency of conspecific brood parasitism and the pattern of laying determinants in yellow-headed blackbirds. *The Condor* 94: 590-597

- Magrath M., Lyanne B., Komdeur J. (2003): Egg size and laying order in relation to offspring sex in the extreme sexually size dimorphic brown songlark, *Cinclorhamphus cruralis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54: 240–248
- Martyka R., Rutkowska J., Dybek-Karpiuk A., Cichoń M., Walasz K. (2010): Sexual dimorphism of egg size in the European Blackbird *Turdus merula*. *Journal of Ornithology* 151: 827 – 831
- Mead P.S., Morton M.L., Fish B.E. (1987): Sexual dimorphism in egg size and implications regarding facultative manipulation of sex in mountain white-crowned sparrows. *The Condor* 89: 798-803
- Müller W., Groothuis G., Eising M., Daan S., Dijkstra C. (2005): Within clutch co-variation of egg mass and sex in the black-headed gull. *Journal of evolution biology* 18: 661-668
- Nager R.G., Monaghan P., Houston D.C., Genovart M. (2000): Parental condition, brood sex ratio and differential young survival: an experimental study in gulls (*Larus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 452–457
- Newbrey J. L. a Reed W. L. (2009): Growth of yellow-headed blackbird (*Xanthocephalus xanthocephalus*) nestlings in relation to maternal body condition, egg mass, and yolk carotenoids concentrations. *Journal of Avian Biology* 40: 419-429
- Pehrsson O. (1991): Egg and clutch size in the mallard as related to food quality. *Canadian Journal of Zoology* 69(1): 156-162
- Penteriani V., Delgado M.M., Perez-Garcia J.M., Botella F., Garcia S., Zapata S.J.A., Ortega M.L., Martinez J.E., Calvo J.F., Ortego J., Penteriani G., Melletti M., Krugersberg I., Talavera O. (2010): Sex allocation from an owl perspective: clutch order could determine brood sex to reduce sibling aggression in the Eagle Owl *Bubo bubo*. *Ornis Fennica* 87(4): 135-143
- Petrie M., Schwabl H., Brande-Lavridsen N., Burke T. (2001): Sex differences in avian yolk hormone levels. *Nature* 412: 498
- Rhymer J.M. (1988): The effect of egg size variability in thermoregulation of Mallard (*Anas platyrhynchos*) offspring and its implications for survival. *Oecologia* 75: 20-24
- Rohwer F.C., Freeman S. (1989): The distribution of conspecific nest parasitism in birds. *Canadian Journal of Zoology* 67: 239-253
- Rubolini D., Ambrosini R., Romano M., Caprioli M., Fasola M., Bonisoli-Alquati A., Saino N. (2009): Within-clutch egg size asymmetry covaries with embryo sex in the yellow-legged gull *Larus michahellis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1809–1819
- Rutkowska J., Cichoń M. (2005): Egg size, offspring sex and hatching asynchrony in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology* 36: 12-17
- Schwabl H (1993): Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *PNAS* 90: 11446–11450

- Slagsvold T. (1984a): Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53(3): 945-953
- Slagsvold T., Sandvik J., Rofstad G., Lorentsen Ö., Husby M. (1984b): On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *The Auk* 101: 685-697
- Slagsvold T., Husby M., Sandvik J. (1992): Growth and sex ratio of nestling in two species of crows: how important is hatching asynchrony? *Oecologia* 90: 43-49
- Sockman K.W., Weiss J., Webster M.S., Talbott V., Schwabl H. (2008): Sex-specific effects of yolk-androgens on growth of nestling American kestrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62: 617-625
- Soma M., Daichi Saito D.S., Hasegawa T., Okanoya K. (2007): Sex-specific maternal effect on egg mass, laying order, and sibling competition in the Bengalese finch (*Lonchura striata var. domestica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* (2007) 61:1695–1705
- Stamps J.A. (1990): When should avian parents differentially provision sons and daughters? *The American Naturalist* 135(5): 671-685
- Styrsky J.D., Dobbs R.C., Thompson C.F. (2000): Food-supplementation does not override the effect of egg mass on fitness-related traits of nestling house wrens. *Journal of Animal Ecology* 69: 690–702
- Svagej W.S., Quintana F. (2011): Egg-size variation in the imperil cormorant: on the importance of individual effects. *Condor* 113 (3): 528-537
- Trivers R.L., Willard D.E. (1973): Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179:90–92
- Yom-Tov Y. (1980): Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological reviews* 55: 93-108
- Yom-Tov Y. (2001): An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143: 133-143
- Young R.L., Badyaev A.V. (2004): Evolution of sex-biased maternal effects in birds: I. Sex-specific resource allocation among simultaneously growing oocytes. *Journal of Evolutionary Biology* 17:1355–1366
- Väänänen V. M. (2000): Predation risk associated with nesting in gull colonies by two *Aythya* species: observations and an experimental test. *Journal of avian biology* 31: 31–35
- Vermeer K. (1966): Ecological aspects of ducks nesting in high densities among larids. *The Wilson Bulletin* 80(1): 78-83
- Weller M.W. (1956): A simple field candler for waterfowl eggs. *Journal of Wildlife Management* 20 (2):111-113. Northern Prairie Wildlife Research Center Online. <http://www.npwrc.usgs.gov/resource/birds/simplcan/index.htm> (Version 18AUG98).

Williams, T. D. (1994): Intraspecific variation in egg size and egg composition in birds: effects on offspring fitness. *Biological Reviews* 68, 35-59

7. Přílohy

Tvary a zbarvení vajec poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*), příklady parazitovaných snůšek a parazitických hnízd.



Obr. 1 Příklad mezidruhového hnízdního parazitizmu. V hnízdě poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) je jedno vejce poláka velkého (*Aythya ferina*, úplně horní vejce) a 4 vejce kachny divoké (*Anas platyrhynchos*, bílá vejce).



Obr. 2 Typická vejce ze snůšky poláka velkého (*Aythya ferina*).



Obr. 3 Typická vejce ze snůšky poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) mají více protáhlý tvar a nejsou tak vejčitá jako vejce poláka velkého (*Aythya ferina*).



Obr. 4 Příklad hnízda poláka velkého (*Aythya ferina*) s menšími vnitrodruhovými parazitickými vejci od jiné samice poláka velkého (horní dvě vejce).



Obr. 5 Další příklad parazitovaného hnízda poláka velkého (*Aythya ferina*) jinou samicí stejného druhu. Tentokrát se parazitická vejce (v dolní řadě) liší od domácích zejména zbarvením