

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

**FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE**



DIPLOMOVÁ PRÁCE

**VELIKOST POPULACE A REPRODUKČNÍ ÚSPĚŠNOST
POLÁKA VELKÉHO (*AYTHYA FERINA*) A POLÁKA
CHOCHOLAČKY (*AYTHYA FULIGULA*)**

Vedoucí diplomové práce: doc. RNDr. Petr Musil, Ph.D.
Diplomant: Bc. Rafajel Grigorjan

2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Rafajel Grigorjan

Inženýrská ekologie
Ochrana přírody

Název práce

Velikost populace a reprodukční úspěšnost poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*)

Název anglicky

Population size and reproductive success of Common Pochard (*Aythya ferina*) and Tufted Duck (*Aythya fuligula*)

Cíle práce

Cílem práce je zhodnocení vztahu mezi produktivitou populace (počet samic vodících mláďata) a velikostí populace, v souvislosti povětrnostními podmínkami a potravní nabídkou. Budou testovány následující alternativní hypotézy (H1 a H2) popisující vztah mezi velikostí a produktivitou hnízdní populace potápivých kachen: (H1) Vhodné lokální podmínky mohou zvýšit produktivitu celé „třeboňské populace“ sledovaných druhů a mohou pozitivně ovlivnit i její aktuální početnost. V „dobrých“ letech by tedy měla být vyšší početnost i vyšší reprodukční úspěšnost. Naopak alternativní hypotézou (H2) je situace, kdy vhodné lokální podmínky způsobí vyšší konkurenci (hnízdni – parazitismus, potravní), případně i predaci (predace mláďat) a v důsledku hustotní závislosti nedojde ke zvýšení produktivity sledovaných populací potápivých kachen.

Metodika

Zpracování literární rešerše (vliv populační hustoty na reprodukční úspěšnost kachen)

Sčítání vodních ptáků, včetně uvedených druhů potápivých kachen, na vybraných rybnících Třeboňska, Soběslavska a Jindřichohradecka v hnízdní době (duben až srpen). Sčítání zahrnuje monitoring dospělých ptáků i rodinek (samic vodících mláďata)

Zhodnocení velikosti populace (počet samic na počátku sezóny) a reprodukční úspěšnosti (počet samic vodících mláďata, počet mláďat v rodinkách).

Analýza vztahů mezi velikostí populace reprodukční úspěšností a prostorovou distribucí rodinek sledovaných druhů.

Doporučený rozsah práce
minimálně 40 stran

Klíčová slova

Diving ducks, density dependence, population size, reproductive success

Doporučené zdroje informací

- ELMBERG J., NUMMI P., PÖÖYÄ H., SJÖBERG K., GUNARSON G., CLAUSEN P., GUILLEMAIN M., RODRIGUES D. & VÄÄNÄNÄN V.-M. 2006: The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks. *Wild. Biol.* 12: 121–127.
- GUILLEMAIN M., PÖYSÄ H., FOX A. D., ARZEL C., DESSBORN L., EKROOS J., GUNNARSSON G., HOLM T. K., CHRISTENSEN T. K., LEHIKONEN A., MITCHELL C., RINTALA J. & MØLLER A. P. 2013: Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we not know? *Wildlife Biology* 19: 404–419.
- GUNNARSSON G., ELMBERG J., PÖYSÄ H., NUMMI P., SJÖBERG K., DESSBORN L. & ARZEL C. 2013: Density dependence in ducks: a review of the evidence. *European Journal of Wildlife Research* 59: 305 – 321.
- KEAR J. 2005: *Bird Families of the World: Ducks, Geese and Swans*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- MUSIL P. 2006: Effect of intensive fish production on waterbird breeding population: Review of current knowledge. In: Boere G. C., Galbraith C. A., Stroud D. A. (eds.). *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh, UK: 520 – 521.
- MUSIL P. 2006: Monitoring populací vodních ptáků: 208-223. In: Vačkář (ed.) *Ukazatelé změn Biodiversity*, Academia, Praha, 300 pp.
- OWEN M. & BLACK J. M 1990: *Waterfowl Ecology*. Blackie, Glasgow and London.
- ŠŤASTNÝ K. & HUDEC K. (eds) 2016. *Fauna ČR. Ptáci 1*. Academia, Praha.
-

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FŽP

Vedoucí práce

doc. RNDr. Petr Musil, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Markéta Čehovská

Elektronicky schváleno dne 27. 11. 2018

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 28. 11. 2018

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 28. 06. 2020

Prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci na téma “Velikost populace a reprodukční úspěšnost poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*)“ jsem vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědom, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla. Jsem si vědom, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby. Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 28. 06. 2020:

.....

Rafajel Grigorjan

Poděkování

Rád bych především poděkoval vedoucímu mé diplomové práce doc. RNDr. Petru Musilovi, Ph.D., za odborné vedení, poskytování odborné literatury, vstřícnost a přátelský přístup při komunikaci a dobrou organizaci. Ing. Markétě Čehovské chci poděkovat za konzultace a zasvěcení do problematiky avifauny v jižních Čechách. Všem členům vědeckého týmu doc. RNDr. Petra Musila, Ph.D., jmenovitě: Mgr. Zuzaně Musilové, Ph.D., Mgr. Kláře Polákové a Ing. Markétě Čehovské za pomoc se sběrem dat a vlídné přijetí do týmu.

Abstrakt

Tato práce se zabývá zkoumáním velikosti populací a reprodukční úspěšností poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka a chocholačky (*Aythya fuligula*). Studovaným územím byly vybrané jihočeské rybníky Třeboňska, Soběslavka a Jindřichohradecka.

K analýze byla využita data z každoročního sčítání v hnízdním období (duben-srpen) 2004-2019 z výše uvedeného studovaného území.

Statisticky průkazný dlouhodobý nárůst, zjištěný u poláka velkého, byl prokázán v případě celkové velikosti hnízdní populace, avšak u tohoto druhu byl prokázán i dlouhodobý pokles počtu rodinek. Dlouhodobé změny počtu samic a relativní produktivity nebyly u poláka velkého statisticky průkazné. V případě poláka chocholačky, však populační charakteristiky nevykazovaly statisticky průkazné změny.

U poláka velkého byl prokázán negativní vztah mezi celkovým počtem jedinců a počtem rodinek, resp. relativní produktivitou. Počet samic negativně koreloval s relativní produktivitou. V případě populace poláka velkého došlo při vyšších celkových počtech jedinců nebo vyšších počtech samic ke snížení počtů rodinek a nižším hodnotám relativní produktivity.

V případě poláka chocholačky byla prokázána negativní korelace mezi celkovou početností a relativní produktivitou, která však byla méně statisticky průkazná než u poláka velkého.

U poláka chocholačky byla zjištěna pozitivní korelace mezi celkovým počtem samic a počtem rodinek. V hnízdních sezónách s vyšším počtem samic byl zaznamenán i vyšší počet samic vodících mláďata, tedy vyšší počet rodinek.

Dost překvapivě byla zjištěna signifikantní záporná korelace mezi počtem samic a počtem rodinek na pár u obou studovaných druhů.

Co se týče korelace mezi počtem jedinců a rodinek, tak zde převládá pozitivní signifikantní (polák chocholačka) a pozitivní nesignifikantní korelace (polák velký). Pro počet samic korelující s počtem rodinek platí pozitivní signifikance pro oba zkoumané druhy.

Klíčová slova: potápivé kachny, hustotní závislost, velikost populace, reprodukční úspěšnost

Abstract

This thesis is aimed at study of the population size and reproductive success of Common Pochard (*Aythya ferina*) and Tufted Duck (*Aythya fuligula*). The study area has comprised the South Bohemian ponds situated in Třeboňsko, Soběslavko and Jindřichohradecko areas.

For the analyses were used data from annual counts in the breeding season (April-August) between 2004 and 2019.

The increase in breeding population size was found in Common Pochard. Moreover, a long-term decline in numbers of broods was detected in this species. There were no significant changes in Tufted Duck population size and brood numbers.

A negative correlation between the total number of individuals and number of broods or relative productivity, respectively, was confirmed. A total number of female ducks was negatively correlated with relative productivity. A decline in relative productivity of Common Pochard as detected in cases of higher total number of individuals or higher number of female ducks.

Negative correlation between total number of individuals and relative productivity was detected in Tufted Duck, although less statistically significant than for Common Pochard.

Positive correlation between total number of female ducks and number of broods was detected in Tufted Duck. Higher numbers of broods were detected in the breeding seasons with higher number of female ducks.

Quite surprisingly, a significant negative correlation between numbers of females and numbers of broods per breeding pair for both species was detected.

Regarding the correlation between the numbers of individuals and broods, a significant positive correlation prevails for Tufted Duck and nonsignificant positive correlation for Common Pochard, respectively. Regarding the numbers of female ducks of both studied species and numbers of broods a positive significant correlation prevails.

Key words: diving ducks, density dependence, population size, reproductive success

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíle práce.....	4
3. Popis studovaných druhů potápivých kachen.....	5
3.1. Polák velký.....	5
3.2. Polák chocholačka	6
3.3. Údaje o hnízdění.....	7
4. Vliv populační hustoty na reprodukční úspěšnost kachen.....	8
4.1. Vysvětlení pojmu „hustotní závislost“	8
4.2. Inverzní hustotní závislost (Alleeho efekt)	9
4.3. Způsob studia hustotní závislosti u kachen	9
4.4. Zkoumané parametry a faktory při studiu hustotní závislosti u kachen	10
4.5. Hustotní závislost u různých skupin kachen	11
4.6. Geografické vymezení studia hustotní závislosti.....	12
4.7. Příčiny hustotní závislosti	14
4.8. Pochybnost o existenci hustotní závislosti a navrhované předdefinování termínu.....	15
5. Další faktory ovlivňující populace potápivých kachen.....	16
5.1. Hnízdní parazitismus	16
5.2. Predace.....	18
5.3. Nabídka potravy	20
5.4. Vliv klimatických podmínek.....	22
6. Popis sledovaného území.....	25
6.1. Sledovaná území v širší souvislosti	26
7. Metodika sčítání	27
8. Výsledky.....	28
9. Diskuze	30
10. Závěr	33
11. Literatura a internetové zdroje.....	34

1. Úvod

Polák velký (*Aythya ferina*) (Obr. 1) a polák chocholačka (*Aythya fuligula*) (Obr. 2) jsou dva nejčastěji se vyskytující druhy poláků v ČR. Jedná se o potápivé druhy kachen velikostně o něco menší než kachna divoká (*Anas platyrhynchos*) (Šťastný et Hudec, 2016). Oba druhy jsou sezonně monogamní jako většina kachen na severní polokouli (Pöysä et al., 2019 ex. Oring et Saylor, 1992).

Jak polák velký, tak i chocholačka jsou bentofágní. Pro potravu se potápí a dokáží pod vodou zůstat i několik desítek vteřin (Šťastný et Hudec, 2016). Krmení u obou druhů probíhá jak ve dne, tak i v noci, avšak u chocholačky je noční krmení méně časté (Lack, 2010).

Rozdílnost v jídelníčku obou příbuzných druhů spočívá na převažující složce. U poláka chocholačky převažuje spíše živočišná potrava (hlavně plži a mlži).

Polák velký je v tomto ohledu méně náročný, u něj poměr rostlinné a živočišné složky potravy závisí na lokalitě, kde se ocitá a sezóně. Rostlinnou složku tvoří různé vegetativní části mladých rostlin a semena například zblochanu, lakušníku, rdesna a tak dále (Šťastný et Hudec, 2016).

Habitatem těchto potápivých druhů kachen jsou typicky: rybníky, mokřady, jezera, vodní nádrže a podobně (Šťastný et Hudec, 2016).

Z hlediska ochrany se polák velký řadí globálně podle červeného seznamu IUCN do stupně „zranitelný“ (vulnerable) s klesajícím trendem (BirdLife International, 2019). Polák chocholačka je zařazen do stupně „málo dotčený“ (least concern) se stabilními populačními stavy (BirdLife International, 2016).

Možnými důvody poklesu počtů hnízdících poláků velkých a poláků chocholaček, mohou být zvýšená hnízdní predace, změna kvality habitatu a zvýšená kompetice (Pöysä et al., 2013; Fox et al., 2016; Lehikoinen et al., 2016).

Lze očekávat, že oba druhy poláků budou těžit z přítomnosti agresivních koloniálních druhů (např. racek chechtavý (*Chroicocephalus ridibundus*)) a jejich kolonií (tj. budou pod ochranou před predátory) (Väänänen, 2000; 2001; Leito et al., 2016; Väänänen et al., 2016). Toto by znamenalo, že samice obou druhů, by měly vykazovat vysokou míru hnízdní asociace s koloniemi právě těchto ptáků (Götmark, 1989). Ve studii Väänänen (2000), však samice poláka velkého na rozdíl od chocholačky vykazovaly nižší míru hnízdní asociace s koloniemi rackovitých a dokonce upřednostňovaly hnízdit vně těchto kolonií.

Skutečnost, že samice poláka velkého (Obr. 1) vykazovaly nižší míru hnízdní asociace s rackovitými ve studii Väänänen (2000) si protiřečí s hypotézou „ochranného druhu“ ve

studii Götmark (1989), která spočívá v tom, že ptáci, již hnízdí ve stejnou dobu jako a/nebo později (např. polák velký a polák chocholačka) než rackovití, by měli mít prospěch z jejich přítomnosti, což je potvrzeno například studii Leito et al. (2016) a Väänänen (2016).

Samice poláka velkého (Obr. 1) ve studii Väänänen (2000), evidentně, preferovaly hnízdit vně těchto kolonií, pravděpodobně kvůli mezidruhové konkurenci, která se projevuje zabráním lepších míst ke hnízdění racky, jež hnízdí o něco dříve.

Samice poláka chocholačky (Obr. 2) ve studii Väänänen (2000) naopak upřednostňovaly hnízdění v koloniích rackovitých. Jelikož poláci chocholačky hnízdí relativně později než poláci velcí (Neužilová et Musil, 2010; Šťastný et Hudec, 2016), nejsou vystaveni hnízdní konkurenci ze strany rackovitých, a tudíž mohou využívat jejich přítomnosti (ochrany).

Pozdní hnízdění poláků chocholaček (tj. časově se posune po hnízdním období rackovitých), může mít za následek ztrátu racčí ochrany, jelikož rackovití opouštějí své kolonie krátce po dovršení vzletnosti mláďat (Väänänen, 2000).

Obecně se dá konstatovat, že načasování hnízdění a výběr hnízdiště jsou pravděpodobně důležitými faktory ve vývoji společného hnízdění různých druhů vodních ptáků s rackovitými (Götmark, 1989), stejně jako mezi jinými druhy ptáků (Larsen et Grundtjern, 1997). Polák chocholačka přilétá na hnízdiště relativně brzo, ale zakládá rodinky jako jeden z posledních kachen hnízdicích v severní Evropě (Guillemain et al., 2013).

Pokles početnosti hnízdicích poláků velkých v mnoha státech je podpořena výsledky autorů Fox et al. (2016). Dle několika autorů stojí za regionálním poklesem početnosti hnízdicích populací poláka velkého a chocholačky pokles početnosti racka chechtavého (Fox et al., 2016; Pöysä et al., 2019a; 2019b). Jedním z příčin poklesu stavů racka chechtavého může být predace motákem pochopem (*Cygnus aeruginosus*) v pozdních fázích hnízdního období (Tornberg et Haapala, 2013) či norkem americkým (*Neovison vison*) (Vikse et al., 2011).

Moták pochop též preduje (v raných fázích hnízdního období) i na kachnách (Tornberg et Haapala, 2013).

Mezi predátory hnízd, a i samotných dospělců obou druhů patří mýval severní (*Procyon lotor*), psík mývalovitý (*Nyctereutes procyonoides*), norek americký a liška obecná (*Vulpes vulpes*) (Amundson et Arnold, 2011) a další původní druhy predátorů, včetně divokého prasete (*Sus scrofa*) (Fox et al., 2016).

Kromě již zmíněných faktorů jsou poláci dále vystaveni mnohým rušivým faktorům, ke kterým patří: povolený lov (v některých případech i nepovolený), ale i rozvíjející se turistický ruch.

Stavba rekreačních míst, rušných vodních děl, turistika atd. mají negativní vliv na hnízdění ptáků. Pokud chceme zabránit vymizení vodního ptactva, potřebujeme provádět monitoring stavů jednotlivých druhů kachen v různých fázích jejich životního cyklu. Jednou z klíčových fází života ptáků je hnízdění, kdy řada faktorů ovlivňuje reprodukční úspěšnost kachních populací (Pyahjanov et Berezovskaja, 2010).



Obr. 1 samec a samice poláka velkého (URL 1)



Obr. 2 samec a samice poláka chocholačky (URL 2)

2. Cíle práce

Tato práce je zaměřena na studium velikosti populací dvou potápivých druhů kachen, a to poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) a jejich reprodukční úspěšnost v jihočeských rybníčních soustavách.

Cílem této práce je zhodnocení vztahu mezi produktivitou populace (počet samic vodících mláďata) a velikostí populace, v souvislosti s povětrnostními podmínkami a potravní nabídkou.

Budou testovány následující alternativní hypotézy (H1 a H2) popisující vztah mezi velikostí a produktivitou hnízdní populace potápivých kachen:

(H1) Vhodné lokální podmínky mohou zvýšit produktivitu celé „třeboňské populace“ sledovaných druhů a mohou pozitivně ovlivnit i její aktuální početnost. V „dobrých“ letech by tedy měla být vyšší početnost i vyšší reprodukční úspěšnost.

(H2) Situace, kdy vhodné lokální podmínky způsobí vyšší konkurenci (hnízdění – parazitismus, potravní), případně i predaci (predace mláďat) a v důsledku hustotní závislosti nedojde ke zvýšení produktivity sledovaných populací potápivých kachen.

3. Popis studovaných druhů potápivých kachen

3.1. Polák velký

Samec (svatební šat) (Obr. 1): rezavě hnědý krk a hlava; oranžově žlutá až červenooranžová, na jaře červená duhovka; letky světle šedé nebo hnědošedé; svrchní křídelní krovky tmavě šedé s bílým vlnkováním; záda, lopatky a boky světle šedé; hrud', ocasní krovky a kostřec černé; břicho bílé, příčně šedohnědě vlnkované; zobák tmavošedý se širokým šedomodrým příčným pruhem uprostřed (Šťastný et Hudec, 2016)

Samec (prostý šat): podobný svatebnímu, ale hlava a krk hnědé; svrchní část a hrud' šedohnědé; křídlo barevně stejné jako u svatebního šatu (Šťastný et Hudec, 2016)

Samice (svatební šat) (Obr. 1): temeno tmavohnědé; strany hlavy a hrdlo šedobílé; duhovka tmavě hnědá nebo šedohnědá až žlutohnědá; za okem úzký šedobílý proužek; křídla podobná samci, ale tmavší; krk a hrud' žlutohnědé; hřbet a lopatky tmavě hnědé se šedým vlnkováním; zobák tmavošedý až černý se světle šedým proužkem uprostřed (Šťastný et Hudec, 2016)

Samice (hnízdni/prostý šat): oproti svatebnímu šatu méně zřetelné vlnkování na těle; hřbet, lopatky a boky tmavě zelenohnědé; hrud' tmavě šedohnědá s bílými lemy per; břicho bílé; zobák stejně barevný jako u svatebního šatu (Šťastný et Hudec, 2016)

Mládě (šat prachový): strany hlavy, hrdlo a krk žluté až zelenožluté; temeno a týl tmavě hnědé; nevýrazný hnědý proužek pod okem do týlu; hřbet hnědý až zelenohnědý; zobák šedočerný se světle červeným nehtem (Šťastný et Hudec, 2016)

Mládě (šat juvenilní/šat mladého jedince): barevně se podobá dospělé samici (u juvenilního samce krk a hlava šedohnědé); duhovka žlutozelená (u juvenilního samce později oranžově červená, u juvenilní samice žlutohnědá); hřbet a boky tmavě rezavohnědé se žlutohnědým vlnkováním (u juvenilní samice vlnkování na hřbetu většinou chybí); hrud' a břicho šedohnědé s šedobílým skvrněním; křídlo stejné jako dospělé samice; zobák zelenošedý (u juvenilního samce se od podzimu utváří šedomodrý proužek)

Juvenilní samice je méně šedá než juvenilní samec (Snow et Perrins, 1998).

3.2. Polák chocholačka

Samec (svatební šat) (Obr. 2): převážně černý; černá hlava s různě dlouhou „chocholkou“; tmavě žlutá duhovka; letky šedé; břicho a boky jsou bílé; křídla černá; zobák šedomodrý s nevýrazným bílým proužkem před černým nehtem (Šťastný et Hudec, 2016)

Samec (prostý šat): podobný šatu svatebnímu s kratší „chocholkou“; boky šedohnědé; zobák stejné barvy jako v šatu svatebním někdy s šedobílými skvrnami u báze (Šťastný et Hudec, 2016)

Samice (svatební šat) (Obr. 2): hlava a hřbet tmavě hnědé až černé; duhovka stejně barevná jako u samce; „chocholka“ kratší než u samce; zobák stejné barvy jako u samce někdy s úzkým bílým proužkem nebo skvrnami kolem (Šťastný et Hudec, 2016)

Samice (hnízdni/prostý šat): hlava matně hnědá; hrud' tmavě hnědá; hřbet a boky hnědé; břicho šedohnědé nebo rezavohnědé (Šťastný et Hudec, 2016)

Mládě (šat prachový): téměř celé černohnědé; strany hlavy částečně žlutohnědé; duhovka hnědošedá; nevýrazné tmavohnědé proužky přes oko a pod okem; břicho a skvrna na hrudi žlutobílé, hnědé nebo zelenožluté; zobák tmavě zelenohnědý s růžovým nebo bílým nehtem (Šťastný et Hudec, 2016)

Mládě (šat juvenilní/šat mladého jedince): zbarvené podobně jako samice v prostém šatu; hlava, krk a hřbet tmavě hnědé se žlutohnědým skvrněním (Šťastný et Hudec, 2016)

3.3. Údaje o hnízdění

Přesto, že se jedná o dva příbuzné druhy poláků jsou u nich patrné rozdíly ve hnízdění, počtu vajec ve snůšce, délce inkubace, době vodění mláďat samicí atd. (Tab. I.).

Tab. I. Údaje o hnízdění dvou potápivých druhů kachen (Snow et Perrins, 1998¹; Neužilová et Musil, 2010²; Čehovská et al., 2019³)

Druh	Doba počátku hnízdění ³	Popis hnízdiště/hnízda ¹	Popis vejce a jejich počet ^{1,2}	Průměrná doba inkubace ²	Doba vodění ¹
polák velký	6. května ± 9,5 dní	hnízdiště: na zemi blíže k vodě (většinou do 10 m) v husté vegetaci /ve vodě – staví nad úrovní hladiny v husté sítině a rákosině hnízdo: ploché ve tvaru mělkého šálku ze stonků rákosy, listí a jiné vegetace /v prohlubni	široce oválné, zelenošedé 8,6 ± 3	25 dní	50-55 dní
polák chocholačka	16. června ± 10,9 dní	hnízdiště: na zemi – v sítině, trsech trávy, nebo křoví, hnízdí do 20 m od vody /ve vodě – na otevřené ploše většinou v koloniích racků/rybáků; nekoloniální hnízdění (někdy stovky hnízd na jedné lokalitě), na ostrůvcích do 150 m; silná preference ostrůvků hnízdo: v prohlubních lemované trávou, sítinou nebo rákosem /ve svahu	oválné, zelenavě šedé 8,7 ± 3,2	25 dní	45-50 dní

4. Vliv populační hustoty na reprodukční úspěšnost kachen

4.1. Vysvětlení pojmu „hustotní závislost“

Hustotní závislost (density dependence) je obvykle primárním nástrojem (hustotní) samoregulace populací (Lawrence et al., 2013). Míra růstu populace není pouze podmíněna exogenními, ale i endogenními faktory související s hustotou samotné populace. Hustotní závislost populace je zpětná vazba, kdy růst populace vyvolává sníženou míru natality/imigrace anebo zvýšenou míru mortality/emigrace (Hixon et Johnson, 2009). Při překročení nosné kapacity prostředí (Gunnarsson et al., 2013), může však hustotní závislost mít i pozitivní dopad na růst populace (Alleeho efekt) (Stephens et al., 1999).

Hustotní závislost se vyskytuje ve všech fázích životního cyklu. V průběhu hnízdění/inkubace a vodění mláďat jsou práce prokazující a neprokazující hustotní závislosti zastoupeny téměř rovnoměrně. Avšak práce dokazující hustotní závislost ve fázi přežívání mláďat do prvního roku života převažují. (Gunnarsson et al., 2013). Obecně jsou však potápivé druhy kachen vystaveny hustotní závislosti více než plovavé (Gunnarsson et al., 2013; Nummi et al., 2015), pravděpodobně kvůli životní strategii, kdy potápivé jsou obvykle označovány jako K-stratégové, jelikož s reprodukcí začínají v pokročilejším věku a hnízdí ve stabilnějších mokřadech, kde pravděpodobně může být lepší dostupnost zdrojů potravy. Z tohoto důvodu se často populace potápivých kachen ocitají blízko nosné kapacity prostředí (K), která omezuje jejich další růst (tj. dochází k hustotně závislé zpětné vazbě) (Gunnarsson et al., 2013). Plovavé kachny (*Anatini*) se spíše označují jako r-stratégové, jelikož nejsou tak omezené nosnou kapacitou prostředí. Jsou schopné rychle kolonizovat nově vzniklá hnízdiště kde nosná kapacita je proměnlivá a obtížně se sleduje (Vickery et Nudds, 1984).

Hustotně závislé procesy jsou velice důležité pro pochopení populační dynamiky jednotlivých druhů (Gunnarsson et al, 2013).

4.2. Inverzní hustotní závislost (Alleeho efekt)

Alleeho efekt je protikladem „klasické“ hustotní závislosti, která vede ke snížení početnosti (hustoty) populace v případě růstu populace. Tento efekt je založen na vztahu mezi velikostí (hustotou) populace a zdatností jedince této populace (druhu).

Je typický pro malé populace.

Alleeho efekt se rozlišuje na dva druhy: dílčí (component Allee effect) a demografický (demographic Allee effect). Dílčí Alleeho efekt se projevuje na úrovni jednotlivých ukazatelů reprodukční úspěšnosti jedince (např. přežívání mláďat, počet mláďat v rodince).

Demografický Alleeho efekt se na rozdíl od dílčího projevuje na úrovni celkové reprodukční úspěšnosti jakožto specifická míra růstu. Demografický Alleeho efekt se dále rozlišuje na slabý (weak Allee effect) a silný (strong Allee effect). Demografický Alleeho efekt je slabý, pokud při nízké početnosti (hustotě) je specifická míra růstu populace nižší než při vyšší početnosti (hustotě), avšak růst zůstává kladný. Jednoduše řečeno s rostoucí početností (hustotou) populace roste i reprodukční úspěšnost jedince.

O silném demografickém Alleeho efektu mluvíme v případě, kdy početnost (hustota) populace je tak nízká, že klesne pod určitou hodnotu (též zvanou jako Alleeho práh). Pokud početnost (hustota) populace klesne pod tento práh, specifická míra růstu bude záporná a začne se zrychleně zmenšovat, až dosáhne nuly, nebo dojde k extinkci (Courchamp et al., 2008).

4.3. Způsob studia hustotní závislosti u kachen

Studie zabývající se hustotní závislostí lze rozlišit na dva typy: experimentální a deskriptivní (popisné). Studií popisného typu bylo publikováno více než experimentálních studií (viz Gunnarsson et al. 2013), což je pravděpodobně způsobeno náročností přípravy a provedení případných experimentů. Jedním z experimentálních studií je práce Gunnarsson et al. (2006), která zkoumala vliv hustoty rodinek na přežití mláďat kachny divoké. Studie trvala dva roky (2002–2003) v provincii Västerbotten (jižní Švédsko). Rodinky kachen divokých pocházejících ze zajetí byly v rámci experimentu vypuštěny do deseti přírodních jezer. Počet mláďat v jednotlivých rodinkách byl standardizován na deset (odebráním či přidáním). Během těchto dvou let byla všechna jezera, po vypuštění rodinek, denně navštěvována po dobu dvanácti dní a posléze každý třetí den do dvacátého čtvrtého dne od vypuštění mláďat. V průběhu studie došlo jak v roce 2002, tak i 2003 k úhynu všech mláďat. Autoři článku sice

nezkoumali všechny možné příčiny masového úhynu mláďat, ale domnívají se, že za mortalitou (hustotní regulací) mláďat zřejmě stojí omezená potravní nabídka v kombinaci s predací. Amundson et Arnold (2011) se v letech 2006 a 2007 v severovýchodní části Severní Dakoty zabývali vlivem hustoty hnízdních párů na přežití mláďat kachny divoké. V rámci experimentu byl hodnocen rozdíl mezi jezery s přítomností predátorů a jezery, kde byli predátoři jako např. skunk pruhovaný (*Mephitis mephitis*), liška obecná (*Vulpes vulpes*) či mýval severní (*Procyon lotor*) odchyceni. Odchycení výše uvedených terestrických predátorů nemělo pozitivní vliv na přežití mláďat. Nejpravděpodobnější příčinou snížené míry přežití mláďat mohla být predace jinými predátory např. káně rudoocasé (*Buteo jamaicensis*), káně bělohrdlé (*Buteo swainsoni*), motáka pilicha (*Circus cyaneus*), výra virginského (*Bubo virginianus*) nebo norka amerického (*Neovison vison*), pro které metody odchycení použité autory tohoto článku byly neefektivní.

Norek americký, jenž představoval 5,2 % z celkového počtu odchycených predátorů, byl často spatřen jak na jezerech s pastmi, tak i na jezerech bez pastí. Tato skutečnost by mohla vysvětlit příčinu neefektivnosti odstranění predátorů. V průběhu této studie se ukázalo, že hustota hnízdních párů neměla negativní vliv na přežití mláďat.

4.4. Zkoumané parametry a faktory při studiu hustotní závislosti u kachen

Nejčastěji se autoři zkoumající hustotní závislost zaměřili na faktory ovlivňující reprodukční úspěšnost (poměr počtu rodinek na pár, přežívání mláďat, přežívání hnízd) a populační hustoty (hustotu párů, velikost hnízdní populace atd.).

Vysvětlujícími faktory byly např. hustota párů (viz Pöysä, 2001; Elmberg et al., 2003; Coulton et al., 2011) a velikost hnízdní populace (viz Vickery et Nudds, 1984; Pöysä et Pesonen, 2003; Gardarsson et al., 2008).

Nejčastěji ovlivněným faktorem byly: míra populačního růstu (viz Vickery et Nudds, 1984; Sæther et al., 2008; Murray et al., 2010; Lawrence et al., 2013) a přežití hnízd (viz Gunnarsson et Elmberg, 2008; Elmberg et al., 2009; Padyšáková et al., 2010; Coulton et al., 2011).

Například Vickery et Nudds (1984) zkoumali velikosti hnízdních populací 7 druhů plovavých kachen (kachna divoká, hvízdák americký (*Anas americana*), kopřivka obecná (*Anas strepera*), čírka obecná (*Anas crecca*), čírka modrokřídlá (*Anas discors*), ostralka štíhlá (*Anas acuta*) a lžičák pestrý (*Anas clypeata*)) a 6 druhů potápivých kachen (polák vlnkovaný (*Aythya affinis*), polák americký (*Aythya americana*), polák dlouhozobý (*Aythya valisineria*),

polák proužkozobý (*Aythya collaris*), hohol bělavý (*Bucephala albeola*) a kachnice kaštanová (*Oxyura jamaicensis*) ovlivněné velikostí samotných hnízdních populací ve smíšené kanadské prérii (Redvers Waterfowl Study Area, Saskatchewan) a osikové lesostepi (Lousana Waterfowl Study Area, Alberta). Jako studijní materiál byla použita data z devítiletého (1968–1976, Alberta) a šestadvacetiletého (1952–1977, Saskatchewan) sčítání hnízdních párů.

Ukázalo se, že míra růstu hnízdních populací většiny studovaných plovavých druhů kachen (vyjma lžičáka pestrého a kopřivky obecné) a jednoho potápivého (kachnice kaštanová) není hustotně závislá na samotné velikosti hnízdních populací těchto druhů. Naopak u většiny studovaných potápivých (a dvou plovavých) druhů byla míra růstu hnízdních populací hustotně závislá na samotné velikosti populací těchto druhů.

Takový závěr pravděpodobně spočívá v tom, že u potápivých druhů se hustotní závislost dá prokázat lépe než u plovavých.

Murray et al. (2010) zase řešili vliv velikosti hnízdní populace na míru růstu populace u 7 druhů plovavých kachen (kachna divoká, kopřivka obecná, hvízdák americký, čírka karolínská (*Anas carolinensis*), čírka modrokřídlá, lžičák pestrý a ostralka štíhlá) a 3 druhů potápivých kachen (polák americký, polák dlouhozobý a polák vlnkovaný). Studijním materiálem zde byla data z období 1955–2005. Na rozdíl od předešlé studie byla rozloha studované oblasti větší (střední Kanada, Aljaška a středosever USA). Celková rozloha činila cca 2,2 mil. km². Ve výsledku se ukázalo, že míra růstu populací zkoumaných druhů je hustotně závislá na velikosti hnízdních populací samotných druhů. Pravděpodobně se autoři dobrali k tomuto závěru, protože se zaměřili na diagnostiku časové řady.

4.5. Hustotní závislost u různých skupin kachen

Hustotní závislost byla studována u tribů *Anatini*, *Aythiini*, *Mergini*, *Oxyurini* a *Tadornini* (Johnsgard, 2010). Husicí liščí (*Tadorna tadorna*) z tribu *Tadornini* se zabývá studie Bensizerara et Chenchouni (2019). Představiteli tribu *Oxyurini* jsou například kachnice bělohlavá (*Oxyura leucocephala*) a kachnice kaštanová. Studie hustotní závislosti kachnice bělohlavé se zabývali Almaraz et Amat (2004), naopak Vickery et Nudds (1984) se zaměřili na kachnici kaštanovou. Tribem *Mergini*, respektive jedním z představitelů tohoto tribu hoholem severním (*Bucephala clangula*) se zabývají například studie Pöysä et Pöysä (2002) a Nummi et al. (2015). Sarvard et al. (1991). Gardarsson et Einarsson (2004) zase hoholem islandským (*Bucephala islandica*). Jediná studie obsahující mezi studovanými druhy hohola

bělavého je Gauthier et Smith (1987). Mořským představitelem tribu *Mergini* – kajkou mořskou se zabývají studie Coulson (1999) a Coulson (2010). Studií zabývajících se tribem *Aythya* existuje více. Mezi studovanými druhy kachen náležících tomuto tribu patří: rzohlávka rudozobá (*Netta rufina*) (Musil et Neužilová, 2009; Poláková et al., 2018), polák kaholka (*Aythya marila*) (Gardarsson et Einarsson, 2004; Lawrence et al., 2013; Ross et al., 2015), polák vlnkovaný (Vickery et Nudds, 1984; Murray et al., 2010; Lawrence et al., 2013; Ross et al., 2015), polák dlouhozobý (Viljugrein et al., 2005; Lawrence et al., 2013), polák proužkozobý (Vickery et Nudds, 1984), polák americký (Sæther et al., 2008; Péron et al., 2012) a v neposlední řadě polák velký a polák chocholačka (Gardarsson et Einarsson, 2004; Pöysä et al., 2016). Tribem *Anatini* jehož představiteli se zabývá nespočet studií (bylo však vybráno pouze několik), zahrnují například hvízdáka eurasijského (*Anas penelope*), hvízdáka amerického, lžičáka pestrého, ostralku štíhlou (Pöysä et al., 2016), kopřivka obecná (Sæther et al., 2008). Dále to jsou čírka obecná (Vickery et Nudds, 1984; Elmberg et al., 2003) a její příbuzné čírka modrokřídlá (Sæther et al., 2008) a čírka karolínská (Murray et al., 2010). A také jediná studie Seavy et al. (2009) na kachnu laysanskou (*Anas laysanensis*) a Zimpfer et Conroy (2006) na kachnu tmavou (*Anas rubripes*).

Nejčastěji a nejlépe studovaným druhem je však kachna divoká (Gunnarsson et al., 2013). Tímto druhem se zabývají například studie Vickery et Nudds (1984), Viljugrein et al. (2005), Sæther et al. (2008), Murray et al. (2010), Lawrence et al. (2013), Pöysä et al. (2016).

Nejvíce studií bylo provedeno v Evropě (např. Elmberg et al. (2003), Elmberg et al. (2005)) v oblastech mírného pásu (nemorálních oblastech; např. Elmberg et al. (2005), Coulson 2010)) (Gunnarsson et al., 2013).

4.6. Geografické vymezení studia hustotní závislosti

Hustotní závislosti se zabývali autoři ze severní hemisféry (Evropa, Severní Amerika). V Evropě se hustotní závislosti zabývala řada vědců (Pöysä (2001), Elmberg (2003), Elmberg et al. (2003), Nummi et al. (2015), Pöysä et al. (2016), Poláková et al. (2018) atd.). Pöysä (2001) zkoumal kachnu divokou na 35 jezerech v boreální oblasti jihovýchodního Finska. Elmberg (2003) zase na jezeře Nasen v přechodní zóně boreál/nemorál středovýchodního Švédska. Studie Elmberg et al. (2003) kromě kachny divoké se zaměřila i na hvízdáka eurasijského a čírku obecnou v boreální oblasti jižního Finska. Nummi et al. (2015) zkoumali hustotní závislost populace hoholů severních na soustavě 50 jezer a rybníků v boreální oblasti jižního Finska. Tímto druhem se zabývá i studie Pöysä et Pöysä (2002), která byla provedena na dvou studijních plochách (experimentální a kontrolní) v jižním

Finsku. Obě plochy byly buď dominantně borovým lesem, nebo smíšeným s roztroušenými jezery různých velikostí. Poláková et al. (2018) posuzovali hustotní závislost populace rzohlávek rudozobých v období 1981–2016 na 175 jihočeských rybnících. Ačkoliv populace tohoto druhu ve sledované oblasti rostla, produktivita mláďat se neměnila, a dokonce s rostoucí velikostí populace docházelo k poklesu podílu samic vodících mláďata v populaci. Příčinou hustotní regulace zde může být nedostatek vhodných hnízdišť pro uvedený druh.

V Severní Americe zase Vickery et Nudds (1984) zkoumali hustotní závislost u 7 plovavých druhů (kachna divoká, hvízdák americký, kopřivka obecná, čírka obecná, čírka modrokřídlá, ostralka štíhlá a lžičák pestrý) a 6 potápivých (polák vlnkovaný, polák americký, polák dlouhozobý, polák pružkozobý, hohol bělavý a kachnice kaštanová) kachen ve smíšené kanadské prérii a osikové lesostepi. Viljugrein et al. (2005) studovali kachnu divokou a poláka dlouhozobého v prérijních oblastech. Studie Sæther et al. (2008) zkoumala na mokřadech (přirozených i umělých) 6 plovavých druhů (kachna divoká, čírka modrokřídlá, hvízdák americký, lžičák pestrý, kopřivka obecná a ostralka štíhlá) a 2 potápivé druhy (polák americký a polák dlouhozobý). Lawrence et al. (2013) se zabývali 7 druhy plovavých kachen (kachna divoká, ostralka štíhlá, hvízdák americký, čírka karolínská, čírka modrokřídlá, lžičák pestrý, kopřivka obecná) a 4 druhy potápivých kachen (polák dlouhozobý, polák vlnkovaný, polák kaholka a polák americký). Ross et al. (2015) zabývající se polákem kaholkou a vlnkovaným studovali tyto kachny v mokřadních oblastech Severozápadních teritorií Kanady.

K roku 2013 bylo vydáno nejvíce studií založených v multibiomech S. Ameriky (např. tundra, tajga, step (Murray et al., 2010)). Jediná studie (Seavy et al., 2009) se zabývala hustotní závislostí u kachny laysanské na tropických ostrovech (Gunnarsson et al., 2013).

Autoři studovali hustotní závislost i v biomech jako jsou prerie, boreál, tundra, oblast mírného pásma (nemorál), boreál-nemorál, mediterán (Gunnarsson et al., 2013).

4.7. Příčiny hustotní závislosti

Hustotní závislost je způsobena jednotlivými faktory, ale i kombinací několika faktorů. Nejčastěji jsou studie věnující se hustotní závislosti zaměřeny na vnitrodruhovou konkurenci, nosnou kapacitu prostředí (přítomnost zdrojů) atd. Další příčinou hustotní závislosti může být zvýšená predace (hnízd nebo samotných dospělců) v důsledku nahloučení jedinců různých druhů na jednom místě (Broyer et al., 2017).

Ztráta habitatu či jeho zhoršení se pravděpodobně projeví zvýšenou koncentrací jedinců na zbytcích vhodného habitatu, což může vést k urychlení hustotně závislých procesů působících na přežívání a reprodukční úspěšnost jedinců a následně ovlivnit i jejich populační dynamiku (Gunnarsson et al., 2013).

Hustotní závislost je nejčastěji a nejlépe dosud prozkoumána u kachny divoké. Získané znalosti jsou dostatečné pro určité zobecnění hustotní závislosti, avšak není jisté, zda jsou aplikovatelné i pro ostatní druhy kachen. Dokonce ani pro kachnu divokou neexistuje jednotný studijní způsob, umožňující prokázání přítomnosti hustotní závislosti v kritických stádiích života a jejího dopadu na populační dynamiku, což znesnadňuje využití výsledků těchto populačních studií pro efektivní management a ochrana populací kachen (Gunnarsson et al., 2013).

Hustotní závislost může být ovlivněna i podle typu hnízdění. Je pravděpodobnější, že u druhů hnízdících v bylinné vegetaci (polák velký, polák chocholačka, hvízdák eurasijský, hvízdák americký atd.) (Šťastný et Hudec, 2016) může dojít minimálně k hustotní regulaci predací, jelikož hnízda jsou pro eventuálního predátora (norek americký) dostupnější. Naopak u druhů hnízdících v dutinách stromů (hohol severní, hohol islandský, hohol bělavý atd.) či v podzemních norách (husice liščí) (Šťastný et Hudec, 2016) k hustotní regulaci může dojít s částečným přispěním predátora, nebo i bez něj (viz Wesołowski et Tomiałojć, 2005). V obou případech je však nedostatek (event. absence) hnízdišť limitující pro velikost hnízdních populací (např. hohola severního v Pöysä et Pöysä (2002)). Druhy hnízdící jak v bylinné vegetaci, tak i v dutinách stromů mohou reagovat na nedostatek hnízdišť vnitrodruhovou parazitací (de Valpine et Eadie, 2008).

Poskytování hnízdišť může zvýšit početnost (hustotu) hnízdní populace na tolik, že ve výsledku začnou fungovat jiné limitující faktory (např. nedostatek potravní nabídky) hustotně závisle ovlivňující reprodukční úspěšnost (Newton, 2007).

4.8. Pochybnost o existenci hustotní závislosti a navrhované předefinování termínu

Někteří vědci pochybují o hustotní závislosti jako takové. Ve vědecké literatuře jsou alternativní vysvětlení a interpretace populačních změn (např. White, 2001; Berryman et al., 2002; Ziebarth et al., 2010). Například Berryman et al. (2002) nepokládají tento termín za nejvhodnější pro pochopení přesného mechanismu, jež je tímto termínem označován, a navrhují předefinovat terminologii.

Termínem „**hustotní závislost**“ navrhují označovat jakoukoli odezvu, jež je závislá ať už částečně nebo celkově na hustotě populace bez ohledu na směr této odezvy (tj. snížení/zvýšení hustoty populace),

„**přímou hustotní závislostí**“ (direct density-dependence) označovat jakoukoli odezvu, jež je pozitivně vztažená k hustotě populace a „**opačnou hustotní závislostí**“ (inverse density-dependence) označovat jakoukoli odezvu, jež je negativně vztažená k hustotě populace

Různá frekvence výskytu hustotní závislosti u potápivých a plovavých kachen je pravděpodobně dána jejich životní strategií.

Potápivé druhy kachen jsou obvykle označovány jako K-stratégové, jelikož s reprodukci začínají v pokročilejším věku a hnízdí ve stabilnějších mokřadech, kde pravděpodobně může být lepší dostupnost zdrojů potravy. Z tohoto důvodu se často populace potápivých kachen ocitají blízko nosné kapacity prostředí (K), která omezuje jejich další růst (tj. dochází k hustotně závislé zpětné vazbě) (Gunnarsson et al., 2013). Plovavé druhy kachen na druhou stranu se spíše označují jako r-stratégové, jelikož nejsou tak omezeny nosnou kapacitou prostředí. Jsou schopny rychle kolonizovat nově vzniklá hnízdiště kde nosná kapacita je proměnlivá a obtížně se sleduje (Vickery et Nudds, 1984).

5. Další faktory ovlivňující populace potápivých kachen

5.1. Hnízdní parazitismus

Termínem hnízdní parazitismus se označuje rozmnožovací strategie, která spočívá ve vnitrodruhovém (viz de Valpine et Eadie, 2008; Andersson et al., 2019) či mezidruhovém (viz Musil et Neužilová, 2009; Neužilová et Musil, 2010) kladení vajec jedné samice (parazitní) do hnízda druhé (hostitelské), aniž by se aktivně účastnila jejich inkubace a následného vyvedení mláďat (Yom-Tov, 1980).

Mezidruhové rozdíly ve frekvenci hnízdního parazitismu mohou být způsobeny vztahem mezi náklady a prospěchem pro parazitující samici (Sorenson, 1992) a vlivu na reprodukční úspěšnost hostitelské samice (Eadie et al., 1988). U vnitrodruhového v určité míře i příbuzností mezi parazitní a hostitelskou samicí (Andersson et al., 2019).

Ze všech ptačích druhů vykazují nejvyšší frekvenci vnitrodruhového hnízdního parazitismu právě vodní ptáci (Yom-Tov, 2001; Neužilová et Musil, 2010 ex. Kear, 2005).

Samice, jež inklinují k hnízdnímu parazitismu, lze rozlišit podle dvou strategií:

1. samice, která si zatím nezaložila vlastní hnízdo, naklade vejce nejprve do hostitelského hnízda a posléze si založí vlastní, kam naklade další (joint-strategy v de Valpine et Eadie, 2008)
2. samice, jejíž hnízdo bylo zničeno v důsledku nepříznivých povětrnostních podmínek, predace, či neuspěla v konkurenčním boji o hnízdiště, naklade vejce do hostitelského hnízda a má tak šanci, že alespoň část vajec snesených v dané sezóně bude úspěšně vylíhnutá (best-of-a-bad-job v de Valpine et Eadie, 2008)

Studie de Valpine et Eadie (2008) kromě výše uvedených dvou typů samic a jejich strategií uvádí ještě i třetí typ. Jedná se o strategii, kdy samice buď parazituje, nebo zakládá vlastní hnízdo, ale nikdy ne obojí (separate strategy).

Lze očekávat, že joint-strategy samice kladením vajec nejprve do hostitelské a posléze do své vlastní snůšky bude mít reprodukční úspěšnost větší (Åhlund et Andersson, 2001; Andersson et Åhlund, 2012) a proto bude zvýhodněna oproti best-of-a-bad-job strategy samici, která přišla o svou vlastní snůšku a snaží se vykázat aspoň nějakou reprodukční úspěšnost.

Toto může platit i při srovnání samice s joint-strategy a „hostitelskou“ samicí. Joint-strategy samice nejprve do potomstva investuje relativně málo (pouze naklade do již připravené

snůšky a dále se o budoucí potomstvo nestará) až teprve do druhé snůšky investuje stejně jako hostitelská samice (inkubace, vyvedení potomstva) (viz de Valpine et Eadie, 2008). Samozřejmě se může stát, že její vlastní hnízdo může potkat stejný osud jako hnízdo samice s best-of-a-bad-job strategií.

Hnízdní parazitismu má negativní vliv na reprodukční úspěšnost například i opuštěním snůšky samicí, vypadnutím či rozbitím vajec při kladení parazitní samicí do hostitelské snůšky nebo redukce hostitelské snůšky (Sorenson, 1997; Craik et Titman, 2009; Neužilová et Musil, 2010 ex. Kear, 2005) či snížení přežívání kachňat ve větších rodinkách (Neužilová et Musil, 2010).

Ačkoliv se parazitismus zdá být pro hostitelskou samici zcela negativní, může být, v některých případech, i výhodný (Eadie et Lumsden, 1985). Výhoda toho se může projevit ve zvýšené pravděpodobnosti přežití potomstva hostitelské samice díky přítomnosti parazitních mládřat, které mohou padnout za oběť predátorům (Eadie et al., 1988). Eadie et Lumsden (1985) zjistili, že míra přežití kachňat hohola severního byla vyšší v rodinkách parazitovaných morčákem chocholatým (*Lophodytes cucullatus*) než v neparazitovaných. Sorensen (1997) výhodnost přítomnosti parazitních kachňat nepotvrdil, ba naopak zjistil u poláka dlouhozobého, že parazitická kachňata poláků amerických a/nebo dalších poláků dlouhozobých v rodinkách, má negativní vliv na přežití potomstva hostitelské samice.

Obecně lze konstatovat, že vyvedení potomstva snižuje budoucí možnou reprodukci kachen (Milonoff et al., 2004; Hanssen et al., 2005), avšak bez rozlišování na parazitní/hostitelskou samici.

U samic poláka velkého a ani u samic chocholačky není patrně vytvořena antiparazitní strategie jako například u pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) (viz Honza et al., 2007) či lisky americké (*Fulica americana*) (viz Andersson, 2003). A proto nejsou schopné rozpoznat vejce parazitických druhů od svých vlastních (Neužilová et Musil, 2010). Antiparazitní strategie není u těchto (a i jiných) druhů s nidifugními/prekociálními mládřaty vyvinuta, jelikož parazitní kachňata nesnižují úspěšnost hostitelské samice v případě, že jde o mládřata blízké příbuzné kachny, v tomto případě mluvíme o tzv. inkluzivní reprodukční úspěšnosti (inclusive fitness) (Andersson et al., 2019), čí pokud jejich počet nepřesáhne určitou mez (Odell et Eadie, 2010).

Nejméně parazitujícím druhem potápivých kachen je dle výsledků studie Musil et al. (2017) polák chocholačka. Tentýž druh je nejméně parazitovaný (Musil et al., 2017). Je to pravděpodobně kvůli tomu, že polák chocholačka hnízdí nejpozději ze všech kachen (Neužilová et Musil, 2010; Šťastný et Hudec, 2016), a tudíž není vystaven hnízdnímu parazitismu z jejich strany. Naopak nejčastěji parazitujícím a nejvíce parazitovaným druhem

potápivých kachen je zrzohlávka rudozobá a z plovavých kopřivka obecná (Musil et Neužilová, 2009; Musil et al., 2017).

5.2. Predace

5.2.1. Hnízdní predace

Hnízdní predace je hlavním faktorem negativně ovlivňujícím hnízdni úspěšnost ptáků (Gunnarsson et al., 2013; Pöysä et al., 2013; Fox et al., 2016; Lehikoinen et al., 2016). Riziko hnízdni predace během kladení vajec se zvyšuje s velikostí snůšky. Větší snůšky jsou déle ponechány bez přítomnosti samice, a proto jsou náchylnější k predaci (Johnsgard, 1973; Neužilová et Musil, 2010 ex. Kear, 2005). Pravděpodobnost, že samice opustí snůšku se snižuje blíže k poslednímu stádiu inkubace, kdy je vazba samice ke snůšce nejsilnější, a tedy nejnižší riziko, že dojde k nežádoucímu opuštění hnízda (Musil, 2010).

Jak bylo výše zmíněno, predace má bezprostředně negativní vliv na populace kachen. Pro minimalizaci hnízdni predace, krypticky zbarvená samice hnízdí v zákrytu a při střetu s predátorem zůstává na hnízdě (Väänänen, 2000) a tedy minimalizuje odhalení jak sebe, tak i svého hnízda. Pro snížení hnízdni predace, některé druhy hnízdí ve společnosti koloniálních druhů, kteří aktivně a někdy i agresivně brání svá hnízdiště (např. racek chechtavý) nebo dokonce blízko hnízd dravých druhů ptáků (Götmark et Andersson, 1980; Larsen et Grundetjern, 1997). K ochraně mohou poláci využít i rackovité druhy ptáků, jež jim poskytují ochranu před ptačími predátory (např. krkavcovitými) (viz Götmark et Åhlund, 1988; Väänänen, 2000; Väänänen et al., 2016). Agresivní raci a rybáci útočí na predátory a tím chrání kolonii. Ochrana ze strany rackovitých závisí přirozeně na velikosti a struktuře kolonie rackovitých (Väänänen, 2000). V případě, že chceme chránit středoevropské druhy poláků, vyvstává i otázka ochrany rackovitých (např. racka chechtavého) (Pöysä et al. 2019b), kteří, jak se zdá, hrají důležitou roli v ochraně poláků. Avšak je potřeba mít na paměti, že větší druhy racků (např. racek stříbřitý (*Larus argentatus*) mohou být sami predátory potápivých druhů kachen (např. poláka kahaloky (Holopainen et al., 2015)).

Samozřejmě existují i další původní a nepůvodní druhy savců predující hnízda poláků, proti kterým nemusí být rackovité efektivní: mýval (*Procyon lotor*), psík mývalovitý (*Nyctereutes procyonoides*), norek americký (*Neovision vison*), liška obecná (*Vulpes vulpes*) (Amundson et Arnold, 2011) a divoké prase (*Sus scrofa*) (Fox et al., 2016).

Jako nejefektivnější vůči predátorům-savcům (resp. lišce obecné a její příbuzné lišce polární (*Vulpes lagopus*)) se zdá být sovica sněžní (*Bubo scandiacus*) a možná i sokol stěhovavý (*Falco peregrinus*) (Larsen et Grundetjern, 1997).

5.2.2. Predace mláďat

Kromě predace savci a ptáky, byla též zaznamenána predace mláďat hohola severního štikou obecnou (*Esox lucius*) (Holopainen et al., 2015). Štika pravděpodobně preduje i na mláďatech jiných druhů kachen (např. kachna divoká a čírka obecná v Dessborn et al. (2011)). Navzdory neefektivnosti ochrany mláďat před predátorem za přítomnosti parazitických mláďat zjištěnou u poláka dlouhozobého ve studii Sorenson (1997) se může přítomnost parazitických, nejlépe nidifugních/prekociálních, kachňat v rodinkách jevit jako způsob ochrany vlastního potomstva pro ostatní druhy, jelikož parazitická kachňata nemusejí představovat negativní faktor pro parazitovanou samici (viz Andersson et al., 2019). „Naivní“ nidifugní parazitická kachňata díky vrozené schopnosti se hned po vylíhnutí se sama o sebe postarat a nebýt vázaná na samici (Yom-Tov, 2001) mohou padnout za oběť predátora a tím ochránit rodinku před potenciálním predátorem (Eadie et al., 1988).

U nidifugních ptáků na příkladě mláďat kachny divoké lze registrovat tzv. trade-off strategii, kdy se mají rozhodnout mezi uhynutím z vyhladovění a vyhnutím se predaci (viz Dessborn et al., 2012).

Vodním predátorům (např. štika obecná) se vyhýbají odplutím ke břehu (tj. do mělčin). Suchozemským (např. norek americký) naopak odplutím do hlubší části vodní plochy. Před ptačími predátory (např. orel mořský) potopením a roztroušením po vodní ploše.

Reakce na jednotlivé predátory se může lišit jak v rámci jednotlivců, tak i celých rodinek dle míry nebezpečí, kterou dotyční predátoři představují. Na nízký a střední stupeň nebezpečí je reakcí snížená míra využití míst blízko predátora nebo ostražitost, kdežto na vysoký (útok vzdušných a vodních predátorů) je okamžitá jak v případě jednotlivců, tak i rodinek.

5.2.3. Predace dospělců

Predace dospělců nejen, že může mít přímý dopad na početnost (hustotu) populace, ale má i nepřímý dopad, a to například vyhladovění. Vyhladovělí jedinci buď umírají na následky energetického (metabolického) nedostatku (např. umrznutím) a/nebo mají sníženou pozornost a stávají se tak oběťmi predace (Newton, 2007).

Za zvýšenou predací může stát též skutečnost, že v případě neatraktivnosti (tj. snížený přísun potravy, negativní změna prostředí atd.) mají kachny tendenci kolonizovat sousední vodní plochy důsledkem čeho, se potenciální kořist nahromadí na jednom místě a je lépe dohledatelná predátorem (Broyer et al., 2017).

Paradoxní se může zdát, že predace může mít i pozitivní dopad na populační dynamiku ptáků.

Prvním pozitivním dopadem predace je udržení (resp. regulace) početnosti (hustoty) populací.

Populace jsou drženy pod hranicí, kdy by početnost (hustota) byla sama hustotně závisle regulována. Mortalita z predace v tomto případě představuje tzv. kompenzační mortalitu (compensatory mortality). Jednoduše řečeno dojde k mortalitě, ke které by i tak došlo kvůli různým faktorům (např. nedostatek potravy, nedostatek hnízdišť).

Druhým pozitivním dopadem je prevence šíření nemocí uvnitř (i vně) populací.

Díky predátorům jsou odstraněni jedinci, kteří jsou nemocní, a tedy je eliminována hrozba masové nákazy uvnitř (i vně) populací (Newton, 2007).

5.3. Nabídka potravy

Přítomnost zdrojů potravy, potažmo konkurence o ně, jsou důležitými faktory ovlivňující populační dynamiku kachen, jelikož představuje základní stavební kámen pro přežití a reprodukci. Kromě vnitrodruhové konkurence existuje i mezidruhová. Mezidruhovou konkurencí může být konkurence mezi poláky (obecně potápivými druhy kachen) a kaprovitými druhy ryb (nejčastěji kapr obecný (*Cyprinus carpio*)) (Musil, 2006; Haas et al., 2007; Broyer et al., 2017; Broyer et al., 2020). Tato konkurence mimo jiné je brána některými autory (Musil (2006), Pöysä et al. (2013), Fox et al. (2016), Lehikoinen et al. (2016)) jako jedna z možných důvodů poklesu počtů hnízdících poláků velkých a chocholaček. Dlouhou

dobu, však byla interakce mezi rybami a vodními druhy ptáků opomíjeným faktorem při studii faktorů ovlivňujících reprodukční úspěšnost kachen (Elmberg et al., 2010).

Kaprovití nejen že jsou přímí potravní konkurenty potápivých kachen (Draulans, 1982; Giles, 1994; Pykal et Janda, 1994; Winfield et Winfield, 1994; Nummi et al., 2016), ale i mění prostředí (Hass et al., 2007) (chemismus, průhlednost vody (Musil, 2000)), ve kterém potápivé druhy kachen loví/hledají svou potravu. Na zvýšenou turbiditu vody jsou z potápivých druhů kachen citliví například polák velký a polák chocholačka a potápky (potápka roháč (*Podiceps cristatus*) a potápka černokrká (*Podiceps nigricollis*)) (Reif et al., 2006), u kterých se pravděpodobně snižuje úspěšnost ulovení/nalezení potravy, a tudíž rodinky těchto druhů (jmenovitě poláka velkého a poláka chocholačky) vyhledávají především plůdkové rybníky s vyšší průhledností vody (Musil et al., 2002; Kloskowski et al., 2010). Samozřejmě je nesmysl přestat s rybářstvím jen kvůli ochraně potápivých kachen. Vhodným opatřením by tedy mohla být změna hospodaření na rybnících (Broyer et al., 2017), která by spočívala ve snížení hustoty rybí obsádky, popřípadě ve změně jejího složení. Jako vhodná se jeví smíšená obsádka lína obecného (*Tinca tinca*) a štiky obecné (*Esox lucius*) (avšak viz Dessborn et al. (2009) a Holopainen et al. (2015)), okouna říčního (*Perca fluviatilis*) (avšak viz Cox et al. (1998)) nebo candáta obecného (*Sander lucioperca*) (Musil, 2006; Musil et al., 2016).

Úplná absence kaprovité obsádky v rybnících v důsledku přerušení rybářského obhospodařování povede k dočasnému nárustu počtu kachen (viz Gilles (1994)), které nejsou vystaveny konkurenci těchto obsádek (Broyer et al., 2015), avšak po určité době se početnost kachen na opuštěných rybnících sníží, pravděpodobně kvůli snížené přítomnosti betosu, kterému vyhovují mesotrofní vody (Broyer et al., 2017; Broyer et al., 2018).

Přiměřená rybí obsádka je též důležitá jako prevence vůči otravě neurotoxinem botulotoxinem (způsobuje botulismus) produkovaný anaerobními bakteriemi *Clostridium botulinum*. Botulismus se jeví jako jedna z příčin poklesu početnosti kachen v důsledku hromadných úhynů na počátku 80. let 20. století (Pykal, 2015).

Bez ohledu na výrazně sníženou početnost kachen, bylo pozorováno zvýšení podílu nehnízdících kachen. Jejich neschopnost zahrnout by mohlo být způsobeno jednak nedostatečnou kondicí pro zahrnutí v důsledku nedostatku potravy a/nebo poruchami rozmnožování po přežití otravě botulotoxinem (Pykal, 2015).

Nabídka potravy ovlivňuje reprodukční úspěšnost samic obou druhů poláků. Samice, jež jsou větší a mají větší hmotnost, vykazují vyšší reprodukční úspěšnost než menší samice. Větší samice produkují větší mláďata a hnízdí dříve než menší samice

Vliv věku samic na reprodukční úspěšnost se u poláka velkého a poláka chocholačky liší, přičemž výraznější roli hraje u poláka chocholačky (Blums et al., 1997).

5.4. Vliv klimatických podmínek

5.4.1. Časový posun

Nejčastěji zaznamenaným dopadem klimatických změn na ptáky je časové posunutí jarní migrace (Hughes, 2000; Walther et al., 2002; Crick, 2004; Gordo, 2007; Ambrosini et al., 2011; Knudsen et al., 2011). Toto může být důsledkem mírnějších zimních podmínek, jež snižují nároky na termoregulaci a/nebo zvyšují potravní zdroje, umožňující dřív nabrat optimální rezervy, které ptákům dovolí dřívější přilet na hnízdiště (Guillemain et al., 2013).

Skutečné procesy vedoucí k jarní migraci jsou komplikované. Přestože některé druhy dnes odlétají ze zimovišť dříve než v minulosti, ale tráví více času na mezizastávkách na tahu, přilétají na hnízdiště ve stejnou dobu jako v minulosti (Fox et al., 2012).

Dle některých autorů (viz Thomas et al., 2001; Gaston et al., 2009) je největším dopadem globálního oteplování na fenologii hnízdících ptáků zvyšující se riziko porušení synchronizace období líhnutí mláďat a období největší potravní nabídky. Například pro přežívání mláďat se zdá být nezbytná přítomnost bezobratlých tvořící důležitou složku jejich potravy (Danell et Sjöberg, 1977; Cox et al., 1998; Sjöberg et al., 2000). A proto tato tzv. hypotéza neshody (mismatch hypothesis) by v důsledku mohla dramaticky ovlivnit úspěšnost rozmnožování (např. Visser et al., 1998; Thomas et al., 2001; Gaston et al., 2009).

Jak ukázala studie Møller et al. (2008) -evropské druhy v období 1990-2000 vykazující buď stabilní nebo pozitivní populační trend posunuly načasování své jarní migrace, kdežto u druhů početnost, kterých se snižovala, byla odezva na změnu klimatu malá, a dokonce svou jarní migraci přesunuly na pozdější dobu.

Díky občasným masovým výskytům hmyzu (např. pakomárovitých v Danell et Sjöberg (1977)) s výraznými vrcholy, vznikla domněnka, že kachny synchronizují své hnízdní období právě s nadbytkem bezobratlých, a tedy pokud se ptákům nepodaří vypozařovat posun výskytu hmyzu v návaznosti na změnu klimatu, může dojít k výše zmíněné neshodě (Guillemain et al., 2013).

Na druhou stranu Drever et Clark (2007) nenalezli žádný silný důkaz pro tuto hypotézu u kachen hnízdících v kanadské prérii.

Je dost možné, že tato domněnka vznikla kvůli přílišně velkému důrazu kladenému na vrcholy masového výskytu hmyzu, vycházející z výsledků několika studií konajících se v zaplavených mokřadech poblíž arktických oblastí, kde tyto vrcholy jsou jasně patrné (např. Danell et Sjöberg, 1977).

Studie Dessborn et al. (2009) a Sjöberg et al. (2011) pokrývající širší pásmo habitatů, pochybují o obecné platnosti paternitosti masového výskytu hmyzu. I studie de Szalay (2003) v Kalifornii došla k závěru, že nelze mluvit o obecném masovém výskytu hmyzu, jelikož závisí na typu mokřadu.

Skutečnost nedostatku zjevných vrcholů potravní nabídky v mnoha habitatech by mohla být vysvětlením neexistence důkazu pro hypotézu neshody u kachen (Guillemain et al., 2013).

Studie Visser et Both (2005) pokládá za důležitější délku optimálního období výskytu potravy než její vrchol.

Klimatická změna může nést i pozitivní odezvu. Například posunutím příchodu jara dojde k posunutí i načasování různých fází reprodukce, např. dosažení doby vzletnosti, což následně může vést k lepší schopnosti letu v době zahájení lovecké sezóny, a tím i nižší mortalitu v důsledku lovu (Guillemain et al., 2013 ex. Oja et Pöysä, 2005).

5.4.2. Distribuce

Druhým nejlépe zaznamenaným vlivem změny klimatu na ptáky je změna v distribuci (zejména posun oblasti výskytu směrem na sever) (viz Hughes, 2000). V průběhu zimy, kdy jsou mírnější podmínky, mohou migrující ptáci zůstat blízko hnízdišť (viz Knudsen et al., 2011).

Na druhou stranu se Dalby et al. (2013) domnívají, že termoregulace hraje menší roli v zeměpisném rozložení přezimujících kachen v Evropě než velikost jejich těl. Potravní nabídka a jiné faktory mohou mít výraznější vliv než okolní teplota. Nicméně Adam et al. (2015) pokládají drsnost zimy za hlavní faktor ovlivňující rozhodování kachen při výběru zimovišť. Drsnost zimy zřejmě hraje i velkou roli v ročním přežití některých druhů (Guillemain et al., 2013).

Důsledkem globální oteplování kachny začnou přezimovat v místech, kde nikdy v minulosti nebylo jejich přezimování zaznamenáno (Musil et al., 2011; Gunnarsson et al., 2012). Tím pádem, z toho může vyplynout, že ochranná opatření přijatá v oblastech, kde v minulosti ptáci přezívali, ztratí jakýkoli smysl.

Na rozdíl od poláka velkého, odkládá polák chocholačka spolu s jinými kachnami v některých oblastech výskytu dobu podzimní migrace, což by mohlo mít dopad na přežívání dospělých jedinců, kvůli měnící se lovecké a predační zátěži podél migračních tras (Lehikoinen et Jaatinen, 2012). Toto, však neplatí u nás (viz Musil et al., 2016; Šťastný et Hudec, 2016)).

Polák velký i chocholačka reagují na nepříznivé podmínky panující v zimě migrací do více příznivých oblastí s otevřenými vodními plochami (Keller et al., 2009; Gourlay-Larour et al., 2012). Jak se domnívají Brides et al. (2017) migrace může obecně způsobit dodatečnou mortalitu a migrace směrem na jih též zvýšenou mortalitu v důsledku loveckého tlaku, který je v jižních částech areálu intenzivnější.

Klimatické změny nepřímo mohou mít vliv na místní populaci druhů (např. kachen) tím, že dojde ke změně preferencí u predátora z primární kořisti (kachny) na sekundární (menší savci), tj. predátor v případě hojnosti sekundární kořisti může začít více zahrnovat do svého jídelníčku sekundární kořist (Ross et al., 2015) a tím dojde k vyššímu přežívání, a i vyšší reprodukční úspěšnosti druhů, představujících primární kořist.

Může se zdát, že změna klimatu je mírný fenomén, který jednoduše nutí kachny přesunout svoje pásmo výskytu směrem na sever.

Důsledkem klimatické změny, však není pouze zvýšení průměrné teploty, ale například i změna režimu srážek, který těsně souvisí s vodním režimem. Případná změna vodního režimu přivede k dramatickým změnám (zvýšení/snížení) hladiny vody v mokřadech a tím pádem zásadně ovlivní i rozložení kachen jak v zimě (Almaraz et al., 2012) tak i v průběhu hnízdního období (Guillemain et al., 2013).

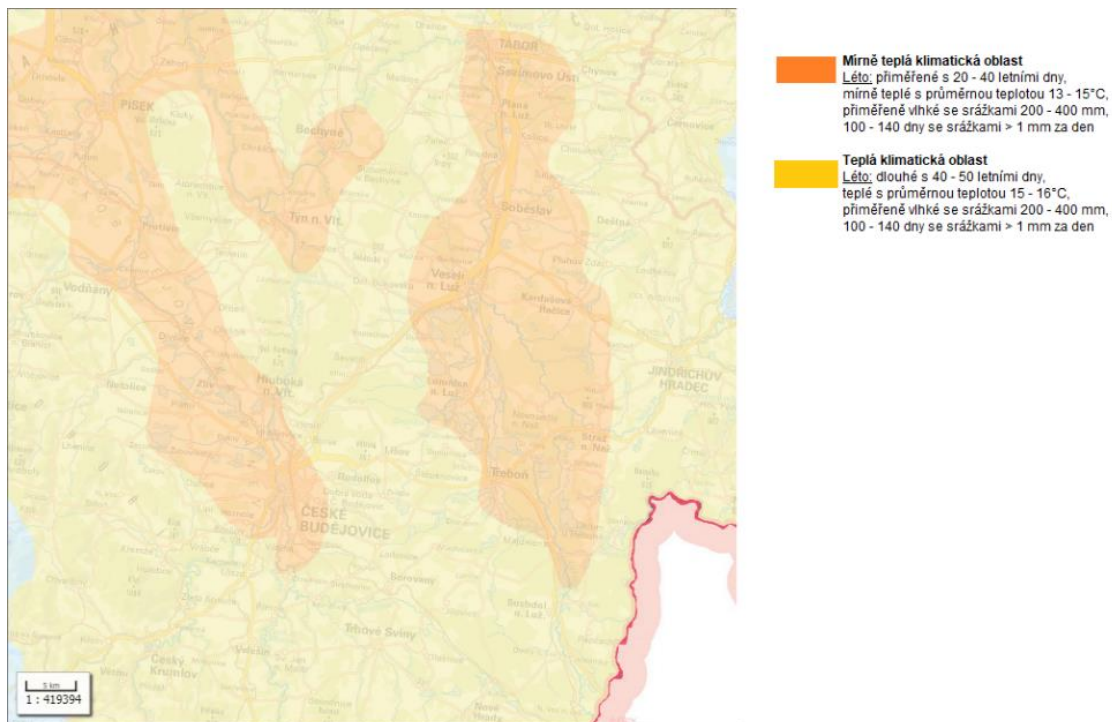
Dále může mít klimatická změna nepřímo vliv na místní populaci druhů (např. kachen) tím, že dojde ke změně preferencí u predátora z primární kořisti (kachny) na sekundární (menší savci), tj. predátor v případě hojnosti sekundární kořisti může začít více zahrnovat do svého jídelníčku sekundární kořist (Ross et al., 2015).

6. Popis sledovaného území

Monitoring hnízdních populací vodních ptáků probíhal v letech 2004 až 2019 na 175 rybnících Třeboňska, Soběslavska a Kardašověčicka (jižní Čechy 48.9685–49.2649° N, 14.6622–14.9007° E) při 9 kontrolách v průběhu hnízdní sezóny (od poloviny dubna do poloviny srpna). Sčítání bylo prováděno z pevně určených bodů, z nichž bylo možno kontrolovat celou vodní hladinu konkrétního rybníka. Celková doba sčítání byla vždy přizpůsobena velikosti rybníka, celkové početnosti vodních ptáků i povětrnostním podmínkám.

Sledované území se nachází v mírně teplé až teplé klimatické oblasti (Obr. 3).

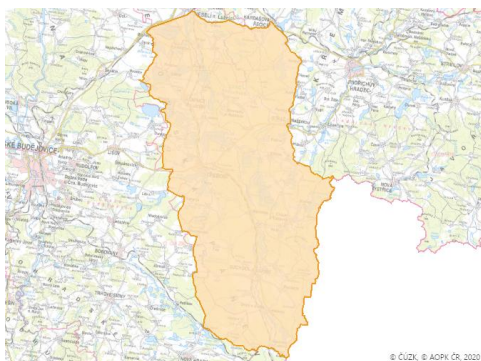
Vodní hladina rybníků se pohybovala v rozmezí 0,21 a 298,00 ha (průměr ± směr. odchylka = 16,97 ± 39,82 ha) a podíl litorální vegetace se pohyboval mezi 0,03 % a 90,0 % (průměr ± směr. odchylka = 21,30 ± 16,26 %). Litorální vegetace je tvořena především rákosem obecným (*Phragmites australis*), orobincem široolistým (*Typha latifolia*), ostřicemi (*Carex* spp.), zblochanem vodním (*Glyceria maxima*) a vrbami (*Salix* spp.) (Čehovská et al., 2019 ex. Janda et al., 1996).



Obr. 3 Klimatické oblasti studované území (URL 3)

6.1. Sledovaná území v širší souvislosti

Sledované území je součástí Chráněné krajinné oblasti Třeboňsko (od roku 1979; Obr. 4) a stejnojmenné biosférické rezervace (od roku 1977; Obr. 4) v rámci programu Člověk a příroda (MaB), která zaujímá část Třeboňské pánve (mezi městy Veselí n. Lužnicí a České Velenice) v jihovýchodní části Jihočeského kraje.

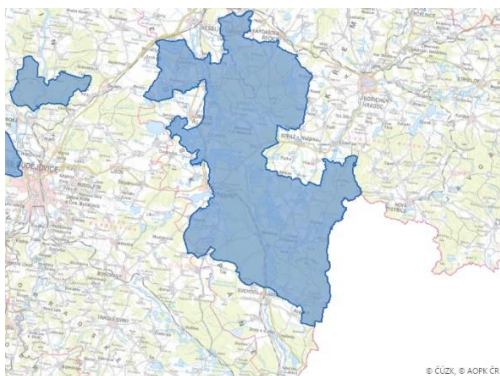


Obr. 4 CHKO a Biosférická rezervace Třeboňsko (URL 4)

Třeboňsko bylo lidskou činností intenzivně přetvářeno (např. za účelem rybníkářství) již od středověku, avšak jsou zde k nalezení i části přírody vykazující ekologickou stabilitu a vysoký stupeň přirozenost.

Rybníky a rybníkářství představovalo důležitou součást rozvoje Třeboňska (zvláště ve středověku), a proto jsou na jeho území k nalezení rozsáhlé sítě rybníčních soustav tvořící více než 10 % z celkové rozlohy CHKO a čítající celkem 465 rybníků o celkové rozloze 7 450 ha. Největším rybníkem v CHKO je Rožmberk (658 ha) (Albrecht et al., 2003).

Pravidelně se zde zdržuje i jeden z nejvýznamnějších druhů ptáků u nás a střední Evropy – orel mořský (*Haliaeetus albicilla*) společně s dalšími druhy (např. ledňáček říční (*Alcedo atthis*), čáp černý (*Ciconia nigra*), luňák hnědý (*Milvus migrans*), chřástal kropenatý (*Porzana porzana*), výr velký (*Bubo bubo*) atd.) pro které bylo Třeboňsko vyhlášeno Ptačí oblastí soustavy chráněných území Natura 2000 (Obr. 5) (AOPK ČR ©2016).



Obr. 5 Ptačí oblast Třeboňsko

7. Metodika sčítání

Monitoring hnízdních populací vodních ptáků probíhal v letech 2004 až 2019 na 175 rybnících Třeboňska, Soběslavska a Kardašověčicka (jižní Čechy 48.9685–49.2649° N, 14.6622–14.9007° E) při 9 kontrolách v průběhu hnízdní sezóny (od poloviny dubna do poloviny srpna). Sčítání bylo prováděno z pevně určených bodů za pomoci binokulárního dalekohledu nebo stativového dalekohledu se stativem., z nichž bylo možno kontrolovat celou vodní hladinu konkrétního rybníka. Celková doba sčítání byla vždy přizpůsobena velikosti rybníka, celkové početnosti vodních ptáků i povětrnostním podmínkám.

Velikost hnízdní populace byla hodnocena na základě počtu samic na zkoumaném území. V případě obou sledovaných druhů, tj. poláka velkého a poláka chocholačky, kdy už je hnízdní populace přítomna na hnízdišti, a začíná inkubace snůšek (blíže viz Čehovská et al., 2019).

Na základě analýzy individuálně značených samic potápivých kachen bylo zjištěno, že zachytitelnost jednotlivých samic se pohybuje mezi 51,4 a 60,3 %, přičemž nejvyšší je před zahájením inkubace (58,8 až 66,7 %) a poté v období vodění mláďat (70,6 až 74,5 %). V období inkubace je zachytitelnost naopak nejnižší, kdy dosahuje jen 14,9 až 23,8 % (blíže viz Čehovská et al., 2019).

Hodnocení relativní produktivity populací vodních ptáků bylo založeno na analýze údajů o počtu zjištěných rodinek a velikost hnízdní populace na počátku hnízdní (viz např. Poláková et al. 2018; Čehovská et al., 2019). Jednotlivé rodinky byly identifikovány podle počtu a stáří mláďat (Čehovská et al., 2019 ex. Gollop et Marshall, 1954; Defos du Rau et al., 2003; Poláková et al., 2018; Čehovská et al., 2019) na základě údajů získaných při opakovaných kontrolách v průběhu hnízdní sezóny (duben až srpen) 2019.

Relativní produktivita byla vypočtena jako poměr počtu rodinek a samic, resp. párů přítomných na počátku hnízdní sezóny na zájmové lokalitě (viz např. Gunnarsson et al., 2013; Poláková et al., 2018).

8. Výsledky

Tab. II. Dlouhodobý trend (n=16) celkové velikosti populace, počtu samic na počátku hnízdní sezóny, počtu rodinek a relativní produktivity (počet rodinek / samice).

V tabulce jsou uvedeny hodnoty korelačních koeficientů a v závorkách hladiny významnosti

Druh	Velikost populace	Počet samic	Počet rodinek	Relativní produktivita
Polák velký	0.642 (0.007)	-0.288 (0.279)	-0.661 (0.005)	-0.423 (0.102)
Polák chocholačka	0.212 (0.431)	-0.438 (0.900)	-0.317 (0.231)	0.037 (0.891)

Statisticky průkazný dlouhodobý nárůst byl prokázán v případě celkové velikosti hnízdní populace, a naopak byl prokázán dlouhodobý pokles počtu rodinek u poláka velkého. Dlouhodobé změny počtu samic a relativní produktivity nebyly u poláka velkého statisticky průkazné. Populační charakteristiky poláka chocholačky nevykazovaly statisticky průkazné změny (Tab. II).

Tab. III. Vztah mezi velikostí populace, poměrem pohlaví a počtem rodinek a relativní produktivitou.

V tabulce jsou uvedeny hodnoty korelačních koeficientů a v závorkách hladiny významnosti

Druh	Velikost populace	Počet rodinek	Relativní produktivita
Polák velký	Celkový počet jedinců	-0.774 (0.000)	-0.755 (0.001)
	Počet samic	0.204 (0.448)	-0.458 (0.074)
Polák chocholačka	Celkový počet jedinců	-0.3545 (0.178)	-0.572 (0.021)
	Počet samic	0.693 (0.003)	-0.101 (0.710)

U poláka velkého byl prokázán negativní vztah mezi celkovým počtem jedinců a počtem rodinek, resp. relativní produktivitou. Počet samic negativně koreloval s relativní produktivitou (Tab III). V uvedených případech tedy při vyšších celkových počtech jedinců nebo vyšších počtech samic, byly zjištěny naopak nižší počty rodinek a nižší hodnoty relativní produktivity.

V případě poláka chocholačky byla prokázána negativní korelace mezi celkovou početností a relativní produktivitou, která však byla méně statisticky průkazná než u poláka velkého.

Naopak byla u poláka chocholačky zjištěna pozitivní korelace mezi celkovým počtem samic a počtem rodinek. V hnízdních sezónách s vyšším počtem samic byl zaznamenán i vyšší počet samic vodících mláďata, tedy rodinek.

Tab. IV. Vztah mezi velikostí populace, poměrem pohlaví a počtem rodinek/páry a počet rodinek.

V tabulce jsou uvedeny hodnoty korelačních koeficientů a v závorkách hladiny významnosti

Druh	Velikost populace	Rodinky/páry	Počet rodinek
Polák velký	Celkový počet jedinců	-0.1535 (0.064)	0.157 (0.058)
	Počet samic	-0.265 (0.001)	0.324 (0.000)
Polák chocholačka	Celkový počet jedinců	-0.088 (0.291)	0.264 (0.001)
	Počet samic	-0.200 (0.016)	0.346 (0.000)

Počet jedinců u obou druhů nesignifikantně záporně ovlivňuje počet rodinek na páry (resp. samic), překvapivě počet samotných samic má signifikantní zápornou korelaci s počtem rodinek na pár (Tab. IV).

Co se týče korelace mezi počtem jedinců a rodinek, tak zde převládá pozitivní signifikantní (polák chocholačka) a pozitivní nesignifikantní korelace (polák velký). Pro počet samic korelující s počtem rodinek platí pozitivní signifikance pro oba zkoumané druhy (Tab. IV).

9. Diskuze

Tato práce je zaměřena na stanovení velikosti populace a reprodukční úspěšnosti dvou typických představitelů jihočeské rybníční avifauny: poláka velkého a poláka chocholačky.

Dle výsledků studia lze konstatovat, že k celkovému růstu populace obou druhů potápivých kachen, evidentně, dochází díky zvyšujícímu se zastoupení samců na úkor samic v populacích. Toto by podporovalo i zjištění studií Owen et Dix (1986), Carbone et Owen (1995), Donald (2007) a Brides et al. (2017) týkající se poláka velkého. Tato skutečnost by mohla částečně vysvětlit, proč celkový počet jedinců má signifikantní (polák velký) a nesignifikantní (polák chocholačka) negativní vliv na počet rodinek a signifikantní negativní vliv na produktivitu (Tab. III.). Samozřejmě to může být i kvůli zvýšené vnitrodruhové konkurenci o potravu mezi samci a samicemi, kterou popsali Choudhury et Black (1991).

Naopak počet samic má, celkem přirozeně, pozitivní vliv na abundanci rodinek (průkazné u poláka chocholačky, ale neprůkazné u poláka velkého), avšak neprůkazný negativní vliv na produktivitu (Tab. III.), pravděpodobně opět kvůli zvyšující se vnitrodruhové konkurenci.

Z výsledků lze vyvodit, že populace poláka velkého není vystavena hustotní závislosti, jelikož vykazuje pozitivní trend růstu, avšak kvůli signifikantní negativní korelaci mezi celkovým počtem jedinců a počtem rodinek, potažmo nesignifikantní negativní korelaci mezi celkovým počtem jedinců a relativní produktivitou, lze (za předpokladu převládající dominance samců na úkor samic) v budoucnu očekávat pokles. I o poláku chocholačce lze konstatovat, sice neprůkazně, že dochází k pozitivnímu růstu. U tohoto druhu převládá signifikantní negativní korelace mezi celkovým počtem jedinců a relativní produktivitou, ale nesignifikantní negativní korelace mezi celkovým počtem jedinců a počtem rodinek.

Pokud by nás zajímaly exogenní faktory, jež mohou ovlivnit populační dynamiku, tak se lze zaměřit na faktory, jako jsou např.: potravní konkurence (nejčastěji s bentofágními druhy ryb (viz Musil, 2006; Broyer et al., 2017)), hnízdní parazitismus (viz de Valpine et Eadie, 2008 (pro vnitrodruhový); Neužilová et Musil, 2010 (pro mezidruhový)), predace a klimatická změna.

Rybí (nejčastěji kaprovité) obsádky mohou být od určité míry limitující pro růst a prosperitu populací potápivých kachen (Musil, 2006; Haas et al., 2007) jelikož je mezi těmito druhy organismů potravní konkurence a dochází ze strany ryb k pozměnění prostředí (např. zvýšená turbidita vody), ve kterém potápivé druhy kachen pobývají (Haas et al., 2007). Největší problém pro potápivé druhy kachen představuje velikost těl ryb v obsádce (Musil, 2006). Avšak na druhou stranu jsou ryby důležité jako prevence vůči přemnožení bakterií

rodu *Clostridium* (Pykal., 2015). Je třeba též zmínit, že rybníkářství je velice důležité pro betofágní druhy kachen a to tím, že vytváří mesotrofní prostředí pro bentos (Broyer et al., 2017), jímž se potápivé kachny krmí a vytvářejí energetické zásoby pro snesení vajec, inkubaci a vyvedení mláďat do vzletnosti.

Dravé druhy ryb (např. štika obecná) představují prediční hrozbu pro mláďata potápivých a s největší pravděpodobností i plovavých druhů kachen (Dessborn et al., 2011). Jinak vliv ostatních druhů predátorů na počet kachňat a rodinek je velice obtížné posoudit. Z lokality jižních Čech existuje pouze jedna studie týkající se hustotní závislosti predátorů na reprodukční úspěšnost samic ve fázi hnízdění (Padyšáková et al., 2010).

Jak již bylo zmíněno, může u ptáků dojít jak k vnitrodruhovému, tak i k mezidruhovému parazitismu. U vnitrodruhového parazitismu, však záleží na předmětu analýzy. Pokud analyzujeme reprodukční úspěšnost celé populace, pak vnitrodruhový parazitismus nijak neovlivní naše výsledky. V případě, že by se analyzovala reprodukční úspěšnost jednotlivých samic, pak by mohla nastat situace, že parazitovaná samice vykáže vyšší reprodukční úspěšnost než parazitující (Åhlund et Andersson, 2001; Andersson et Åhlund, 2012). Avšak ne ve všech případech bude možné vnitrodruhový parazitismus zjistit, a tedy ani s jistotou tvrdit, že k němu vůbec došlo.

Lze se však domnívat že, v případě obou studovaných druhů kachen nebude reakce ani na konspicifiká a ani na heterospicifiká vejce žádná. Nemají totiž vybudovaný obranný mechanismus proti hnízdnímu parazitismu (Neužilová et Musil, 2010).

Zdá se, že fenologie kachen není citlivá na klimatickou změnu (Guillemain et al., 2013). A proto se ornitologové (např. Visser et al., 1998; Thomas et al., 2001; Gaston et al., 2009), pravděpodobně, začali zabývat otázkou, zda globální klimatická změna by neohrozila populace ptáků na celém světě, pokud by nedošlo ke synchronizaci jejich hnízdního období s obdobím hojnosti potravy (např. pakomárovitých u Danell et Sjöberg, 1977), zvláště pro mláďata (Cox et al., 1998). Přestože se dá celkem logicky očekávat, že ptáci budou synchronizovat svá hnízdní období s vrcholy hojnosti potravy, nebyla tato domněnka potvrzena, jelikož neexistuje žádný silný důkaz pro masový výskyt hmyzu (Dessborn et al., 2009; Sjöberg et al., 2011) a ani důkaz pro hypotézu neshody (Drever et Clark, 2007).

Nehledě na migrační data jednotlivých druhů ptáků lze obecně konstatovat, že migrace je nebezpečná a energeticky náročná aktivita, a tedy můžeme očekávat, že ptáci se budou snažit přezimovat co nejbliže ke svým hnízdištím, za účelem omezení zbytečných energetických výdajů stejně jako zachování dobré kondice v průběhu přezimování (Owen et Dix, 1986; Carbone et Owen, 1995).

Přesto přese všechno se kvůli nedostatku informací nedá posoudit, zda kachny vykazují jasné dlouhodobé změny roční fenologie v reakci na oteplování klimatu. V tomto ohledu byly krátkodobé výkyvy počasí studovány častěji. Předtím, než se dá zobecnit dopad klimatické změny na reprodukční úspěšnost, potřebujeme více studií zaměřujících se na vztah mezi potravní fenologií kachen a přežitím mláďat a samic v reprodukčním věku. Co je jisté, je, že nesoulad mezi změnami ve fenologii kachen a kvalitou stanovišť se nezdají být tak důležité jako pro malé terestrické druhy (Guillemain et al., 2013).

Pro posouzení změn rozšíření kachen, jsou potřeba další studie zahrnující pestřejší paletu druhů kachen (Guillemain et al., 2013) a hlavně je třeba více dat, jelikož jediná systematicky sbíraná data pochází od dánských myslivců a sportovních lovců (Christensen et Fox, 2014; Fox et Christensen, 2018) jinak jsou data zahrnující většinu Evropy nedostatečná (Frew et al., 2018).

10. Závěr

Cílem této práce bylo zhodnocení velikosti populace a reprodukční úspěšnosti dvou potápivých druhů kachen tribu *Aythya* Kardašorečicka, Třeboňska a Soběslavska v období 2004–2019. K potvrzení, či vyvrácení dvou hypotéz týkající se reprodukční úspěšnosti a velikosti populací byly využity data z dotyčného období a území.

Cílovými druhy této diplomové práce jsou polák velký a polák chocholačka. Jedná se o dva příbuzné druhy obývající podobné habitaty a vyhledávající ochranu během hnízdního období u agresivně se bránícího racka chechtavého, v jehož koloniích jsou tyto druhy často spatřováni. I přes habitatovou a do určité míry i potravní podobnost jsou řazeni do různých kategorií ohrožení dle Červeného seznamu IUCN: „zranitelný“ (polák velký) a „málo dotčený“ (polák chocholačka).

Dle výsledků je patrné, že populace obou druhů v budoucnosti pravděpodobně budou regulovány hustotní závislostí, kdy s vyšší hustotou (početností) populace dojde k její samoregulaci (tj. zvýšená mortalita/snížená natalita nebo zvýšená emigrace/snížená imigrace). V současnosti sice populace vykazují růst, jenže ten je zajištěn díky převládání v populacích samců, což má negativní vliv na samice. Tato informace může posloužit k vytvoření vhodných managementových opatření, leč nelze s jistotou tvrdit bez dalšího důkladného výzkumu, v čem budou možná opatření spočívat a jakým způsobem budou tato opatření prováděna. Jedním z možných opatření, jak docílit rovnováhy v poměru pohlaví je cílená regulace počtů samců (např. lovem). Avšak jak již bylo zmíněno, nelze k takovému opatření přistoupit bez náležitých znalostí týkajících se populační dynamiky druhů.

11. Literatura a internetové zdroje

Adam M., Musilová Z., Musil P., Zouhar J. et Romportl D., 2015: Long-term changes in habitat selection of wintering waterbirds: high importance of cold weather refuge sites. *Acta Ornithologica* 50: 127-138.

Åhlund M. et Andersson M., 2001: Female ducks can double their reproduction. *Nature* 414: 600-601.

Albrecht J. (ed.), 2003: Českobudějovicko. Ochrana území ČR, svazek VIII. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha.

Almaraz P. et Amat J. A., 2004: Multi-annual spatial and numeric dynamics of the white-headed duck *Oxyura leucocephala*. In southern Europe: seasonality, density dependence and climatic variability. *Journal of Animal Ecology* 73: 1013-1023.

Almaraz P., Green A. J., Aguilera E., Rendón M. A. et Bustamante J., 2012: Estimating partial observability and nonlinear climate effects on stochastic community dynamics of migratory waterfowl. *Journal of Animal Ecology* 81: 1113-1125.

Ambrosini R., Saino N., Rubolini D. et Møller A. P., 2011: Higher degree-days at the time of breeding predict size of second clutches in the barn swallow. *Climate Research* 50: 43-50.

Amundson C. L. et Arnold T. W., 2011: The role of predator removal, density-dependence, and environmental factors on mallard duckling survival in North Dakota. *The Journal of Wildlife Management* 75: 1330-1339.

Andersson M. et Åhlund M., 2012: Don't put all your eggs in one nest: Spread them and cut time at risk. *The American Naturalist* 180: 354-363.

Andersson M., Åhlund M. et Waldeck P., 2019: Brood parasitism, relatedness and sociality: a kinship role in female reproductive tactics. *Biological Review* 94: 307-327.

Bensizerara D. et Chenchouni H., 2019: Are diurnal time-budget and activity patterns density-dependent in Shelduck (*Tadorna tadorna*) wintering in Algeria? An analysis across multiple temporal scales. *Avian Research* 10: 1-15.

Berryman A. A., 2002: Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos* 99: 600-606.

BirdLife International, 2016: *Aythya fuligula*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: 1-13.

BirdLife International, 2019: *Aythya ferina* (amended version of 2017 assessment). The IUCN Red List of Threatened Species 2019: 1-17.

Blums, P., Hepp G. R. et Mednis A., 1997: Age-Specific Reproduction in Three Species of European Ducks. *The Auk* 114: 737-747.

- Brides K., Wood K., Hearn R. et Fijen T., 2017: Changes in sex ratio of the Common Pochard *Aythya ferina* in Europe and North Africa. *Wildfowl* 67: 100-112.
- Broyer J. et Bourguemestre F., 2020: Common pochard *Aythya ferina* breeding density and fishpond management in central France. *Wildlife Biology* 1: 1-7.
- Broyer J., Chavas G. et Chazal R., 2017: The effects of cessation of fish farming on duck breeding in French fishpond systems. *Hydrobiologia* 788: 47-53.
- Broyer J., Bourguemestre F., Chavas G. et Chazal R., 2015: Temporal variation in pond use and breeding success for ducks in French fishpond regions: on possible consequences of a decline in fish farming. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 416: 31.
- Broyer J., Richier S., Renaud C., Riotton-Roux B. et Vad J.-Y., 2018: Consequences of fish farming demise for bird and odonate species richness in French fishponds. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* 73: 462-473.
- Carbone C. et Owen M., 1995: Differential migration of the sexes of Pochard *Aythya ferina*: results from European survey. *Wildfowl* 46: 99-108.
- Cox R. R., Hanson M. A., Roy C. C., Euliss N. H., Johnson D. H. et Butler M. G., 1998: Mallard Duckling Growth and Survival in Relation to Aquatic Invertebrates. *The Journal of Wildlife Management* 62: 124-133.
- Coulson J. C., 1999: Variation in clutch size of the Common Eider: a study based on 41 breeding seasons on Coquet Island, Northumberland, England. *Waterbirds* 22: 225–238.
- Coulson J. C., 2010: A long-term study of population dynamics of Common Eiders *Somateria mollissima*: why do several parameters fluctuate markedly?. *Bird Study* 57: 1-18.
- Coulton D. W., Clark R. G., Howerter D. W., Anderson M. G. et Wassenaar L. I., 2011: Costs and benefits of natal dispersal in yearling mallards *Anas platyrhynchos*. *Journal of Avian Biology* 42:123–133.
- Courchamp F., Berec L. et Gascoigne J., 2008: *Allee Effects in Ecology and Conservation*. New York: Oxford University Press
- Craik S. R. et Titman R. D., 2009: Nesting ecology of red-breasted mergansers in a common tern colony in Eastern New Brinswick. *Waterbirds* 32: 282-292.
- Crick H. Q. P., 2004: The impact of climate change on birds. *Ibis* 146: 48-56.
- Čehovská M., Musil P., Musilová Z., Poláková K. et Zouhar J., 2019: Diving duck census efficiency based on monitoring of individually marked females: the influence of breeding stage and timing of census. *Bird Study* 66: 198-206.
- Dalby L., Fox A. D., Petersen I. K., Delany S., Svenning J.-C. et Pichegru L., 2013: Temperature does not dictate the wintering distributions of European dabbling duck species. *Ibis* 155: 80-88.

Danell K. et Sjöberg K., 1977: Seasonal emergence of chironomids in relation to egg-laying and hatching of ducks in a restored lake (northern Sweden). *Wildfowl* 28: 129-135.

Defos du Rau P., Barbraud C. et Mondain-Monval J.-Y., 2003: Estimating breeding population size of red-crested pochard (*Netta rufina*) in Camargue (southern France) taking into account detection probability: implications for conservation. *Animal Conservation* 6: 379-385.

Dessborn L., Elmberg J. et Englund G., 2011: Pike predation affects breeding success and habitat selection of ducks. *Freshwater Biology* 56: 579-589.

Dessborn L., Englund G., Elmberg J. et Arzél C., 2012: Innate responses of mallard ducklings towards aerial, aquatic and terrestrial predators. *Behaviour* 149: 1299-1317.

Dessborn L., Elmberg J., Nummi P., Pöysä H. et Sjöberg K., 2009: Hatching in dabbling ducks and emergence in chironomids: a case of predator-prey synchrony?. *Hydrobiologia* 636: 319-329.

Donald P. F., 2007: Adult sex ratios in wild bird populations. *Ibis* 149: 671-692.

Draulans D., 1982: Foraging and Size Selection of Mussels by the Tufted Duck, *Aythya fuligula*. *The Journal of Animal Ecology* 51: 943-956.

Drever M. C. et Clark R. G., 2007: Spring temperature, clutch initiation date and duck nest success: a test of the mismatch hypothesis. *Journal of Animal Ecology* 76: 139-148.

Eadie J. M. et Lumsden H. G., 1985: Is nest parasitism always deleterious to Goldeneyes?. *The American Naturalist* 126: 859-866.

Eadie J. M., Kehoe F. P. et Nudds T. D., 1988: Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American *Anatidae*: a review of hypotheses. *Canadian Journal of Zoology* 66: 1709-1721.

Elmberg J., Dessborn L. et Englund G., 2010: Presence of fish affects lake use and breeding success in ducks. *Hydrobiologia* 641: 215-223.

Elmberg J., Nummi P., Pöysä H. et Sjöberg K., 2003: Breeding success of sympatric dabbling ducks in relation to population density and food resources. *Oikos* 100: 333-341.

Elmberg J., Folkesson K., Guillemain M. et Gunnarsson G., 2009: Putting density dependence in perspective: nest density, nesting phenology, and biome, all matter to survival of simulated mallard *Anas platyrhynchos* nests. *Journal of Avian Biology* 40: 317-326.

Elmberg J., Gunnarsson G., Pöysä H., Sjöberg K. et Nummi P., 2005: Within-season sequential density dependence regulates breeding success in mallards *Anas platyrhynchos*. *Oikos* 108: 582-590.

Elmberg J., Nummi P., Pöysä H., Sjöberg K., Gunnarsson G., Clausen P., Guillemain M., Rodrigues D. et Väänänen V. M., 2006: The scientific basis for new and sustainable management of migratory European ducks. *Wildlife Biology* 12: 121-127.

Fox A. D. et Christensen T. K., 2018: Could falling female sex ratios among first-winter northwest European duck populations contribute to skewed adult sex ratios and overall population declines?. *Ibis* 160: 929-935.

Fox A. D., Hugh B. et Walsh A. J., 2012: Earlier spring staging in Iceland amongst Greenland White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris* achieved without cost to refueling rates. *Hydrobiologia* 697: 103-110.

Fox A., Caizergues A., Banik M., Devos K., Dvorak M., Ellermaa M., Folliot B., Green A., Grüneberg C., Guillemain M., Håland A., Hornman M., Keller, V., Koshelev A., Kostiusyn V., Kozulin A., Ławicki Ł., Luiguijõe L., Müller C., Musil P., Musilová Z., Nilsson L., Mischenko A., Pöysä H., Ščiban M., Sjeničić J., Stipnice A., Švažas S. et Wahl J., 2016: Recent changes in the abundance of Common Pochard *Aythya ferina* breeding in Europe. *Wildfowl* 66: 22-40.

Frew R. T., Brides K., Clare T., Maclean L., Rigby D., Tomlinson C. G. et Wood K. A., 2018: Temporal changes in the sex ratio of the Common Pochard *Aythya ferina* compared to four other duck species at Martin Mere, Lancashire, UK. *Wildfowl* 68: 140-154.

Gardarsson A. et Einarsson Á., 2004: Resource limitation of diving ducks at Mývatn: food limits production. *Aquatic Ecology* 38: 285-295.

Gardarsson A., Petersen A. et Einarsson Á., 2008: Population limitation in dabbling ducks at Mývatn, Iceland. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54: 131–143.

Gaston A. J., Gilchrist H. G., Mallory M. L. et Smith P. A., 2009: Changes in Seasonal Events, Peak Food Availability, and Consequent Breeding Adjustment in a Marine Bird: A Case of Progressive Mismatching. *The Condor* 111: 111-119.

Gauthier G. et Smith J. N. M., 1987: Territorial Behaviour, Nest-Site Availability, and Breeding Density Buffleheads. *The Journal of Animal Ecology* 56: 171-184.

Giles N., 1994: Tufted duck (*Aythya fuligula*) habitat use and brood survival increases after fish removal from gravel pit lakes. *Hydrobiologia* 279/280: 387-392.

Gordo O., 2007: Why are bird migration dates shifting? A review of weather and climate effects on avian migratory phenology. *Climate Research* 35: 37-58.

Götmark F., 1989: Costs and Benefits to Eiders Nesting in Gull Colonies: A Field Experiment. *Ornis Scandinavica* 20: 283-288.

Götmark F. et Andersson M., 1980: Breeding Association between Common Gull *Larus canus* and Arctic Skua *Stercorarius parasiticus*. *Ornis Scandinavica* 11: 121-124.

Götmark F. et Åhlund M., 1988: Nest predation and nest site selection among Eiders *Somateria mollissima*: the influence of gulls. *Ibis* 130: 111-123.

Gourlay-Larour M.-L., Schricke V., Sorin C., L'Hostis M. et Caizergues A., 2012: Movements of wintering diving ducks: new insights from nasal saddled individuals. *Bird Study* 59: 266-278.

Guillemain M., Pöysä H., Fox A. D. et al., 2013: Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know?. *Wildlife Biology* 19:404-419.

Gunnarsson G. et Elmberg J., 2008: Density-dependent nest predation-an experiment with simulated mallard nests in contrasting landscapes. *Ibis* 150: 259–269.

Gunnarsson G., Waldenström J. et Fransson T., 2012: Direct and indirect effects of winter harshness on the survival of Mallards *Anas platyrhynchos* in northwest Europe. *Ibis* 154: 307-317.

Gunnarsson G., Elmberg J., Pöysä H., Nummi P., Sjöberg K., Dessborn L. et Arzel C., 2013: Density dependence in ducks: a review of the evidence. *European Journal of Wildlife Research* 59: 305-321.

Hanssen S. A., Hasselquist D., Folstad I. et Erikstad K. E., 2005: Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 1039-1046.

Haas K., Köhler U., Diehl S. et al., 2007: Influence of fish on habitat choice of water birds: A whole system experiment. *Ecology* 88: 2915-2925.

Hixon M. A. et Johnson D. W., 2009: Density dependence and independence. *Encyclopedia of Life Science*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester: 1-6.

Holm T. E. et Clausen P., 2006: Effects of Water Level Management on Autumn Staging Waterbird and Macrophyte Diversity in Three Danish Coastal Lagoons. *Biodiversity and Conservation* 15: 4399-4423.

Holopainen S., Arzel C., Dessborn L., Elmberg J., Gunnarsson G., Nummi P., Pöysä H. et Sjöberg K., 2015: Habitat use in ducks breeding in boreal freshwater wetlands: a review. *European Journal of Wildlife Research* 61: 339-363.

Hughes L., 2000: Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 56-61.

Christensen T. K. et Fox A. D., 2014: Changes in age and sex ratios amongst samples of hunter-shot wings from common duck species in Denmark 1982-2010. *European Journal of Wildlife Research* 60: 303-312.

Choudhury S. et Black J. M., 1991: Testing the behavioural dominance and dispersal hypothesis in Pochard. *Ornis Scandinavia* 22: 155-159.

Johnsgard P. A., 1973: Proximate and ultimate determinants of clutch size in Anatidae. *Wildfowl* 24: 144-149.

Johnsgard P. A., 2010: Ducks, geese, and swans of the World. University of Nebraska press.

Keller I., Korner-Nievergelt F. et Jenni L., 2009: Within-winter movements: a common phenomenon in the Common Pochard *Aythya ferina*. *Journal of Ornithology* 150: 483-494.

Knudsen E., Lindén A., Both C., Jonzén N., Pulido F., Saino N., Sutherland W. J., Bach L. A., Coppack T., Ergon T., Gienapp P., Gill J. A., Gordo O., Hedenström A., Lehikoinen E., Marra P. P., Møller A. P., Nilsson A. L. K., Péron G., Ranta E., Rubolini D., Sparks T. H., Spina F., Studds C. E., Sæther S. A., Tryjanowski P. et Stenseth N. C., 2011: Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. *Biological Reviews* 86: 928-946.

Kloskowski J., Nieoczym M., Polak M. et Pitucha P., 2010: Habitat selection by breeding waterbirds at ponds with size-structured fish populations. *Naturwissenschaften* 97: 673-682.

- Lack P., 2010: The Atlas of Wintering Birds in Britain and Ireland. A & C Black Publishers Ltd., London, UK.
- Larsen T., et Grundetjern S., 1997: Optimal Choice of Neighbour: Predator Protection among Tundra Birds. *Journal of Avian Biology* 28: 303-308.
- Lawrence J. D., Gramacy R. B., Thomas L., Buckland S. T. et Freckleton R., 2013: The importance of prior choice in model selection: a density dependence example. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 25-33.
- Lehikoinen A. et Jaatinen K., 2012: Delayed autumn migration in northern European waterfowl. *Journal of Ornithology* 153: 563-570.
- Lehikoinen A. J., Rintala E. L. et Pöysä H., 2016: Habitat-specific population trajectories in boreal waterbirds: alarming trends and bioindicators for wetlands. *Animal Conservation* 19: 88-95.
- Leito A., Leivits M., Leivits A., Raet J., Ward R., Ott I., Tullus H., Rosenvald R., Kimmel K. et Sepp K., 2016: Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) as a keystone species in the lake bird community in primary forest-mire-lake ecosystem. *Baltic forestry* 22: 34-45.
- Lindström Å., Enemar A., Andersson G., von Proschwitz T. et Nyholm N. E. I., 2005: Density-dependent reproductive output in relation to a drastically varying food supply: getting the density measure right. *Oikos* 110: 155-163.
- Milonoff M., Pöysä H., Runko P. et Ruusila V., 2004: Brood rearing costs affect future reproduction in the precocial common goldeneye *Bucephala clangula*. *Journal of Avian Biology* 35: 344-351.
- Møller A. P., Rubolini D. et Lehikoinen E., 2008: Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 16195-16200.
- Murray D. L., Anderson M. G. et Steury T. D., 2010: Temporal shift in density dependence among North American breeding duck populations. *Ecology* 91: 571-581.
- Musil P., 2000: Rybníky a jejich obhospodařování. *Sylvia* 36: 74-80.
- Musil P., 2006: Effect of intensive fish production on waterbird breeding population: Review of current knowledge. In Boere G. C., Galbraith C. A., Stroud D. A., (eds.). *Waterbirds around the world*. The Stationery Office, Edinburgh, UK: 520–521.
- Musil P., 2010: Individuální značení kachen v České republice a v Evropě. *Aythya* 3: 99–100.
- Musil P. et Neužilová Š., 2009: Long-term changes in duck inter-specific nest parasitism in South Bohemia, Czech Republic. *Wildfowl Special Issue* 2: 176-183.
- Musil P., Musilová Z. et Poláková K., 2017: Facultative heterospecific brood parasitism among the clutches and broods of duck species breeding in South Bohemia, Czech Republic. *Wildfowl* 67: 113-122.

Musil P., Musilová Z., Fuchs R. et Poláková S., 2011: Long-term changes in numbers and distribution of wintering waterbirds in Czech Republic, 1966-2008. *Bird Study* 58: 450-460.

Musil P., Poláková K., Musilová Z., Čehovská M., Kočicová P. et Krejzlarová T., 2016: Význam „alternativní“ rybí obsádky pro populace vodních ptáků: příklad rybníka Rod. *Fórum ochrany přírody*: 19-23.

Musil P., Albrecht T., Cepák J., Fialová Š. et al., 2002: Populační dynamika a preference prostředí poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) a rybnících Třeboňské pánve. In *Zoologické dny-Brno 2002* (Abstrakta referátů z konference 14.-15. února 2002). Brno: 102.

Neužilová Š. et Musil P., 2010: Inter-Specific Egg Recognition Among Two Diving Ducks Species, Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula*. *Acta Ornithologica* 45: 59-65.

Newton I., 2007: Population limitation in birds: the last 100 years. *British Birds* 100: 518-539.

Nummi P., Holopainen S., Rintala J. et Pöysä H., 2015: Mechanisms of density dependence in ducks: importance of space and per capita food. *Oecologia* 177: 679-688.

Odell N. S. et Eadie J. M., 2010: Do wood ducks use the quantity of eggs in a nest as a cue to the nest's value?. *Behavioral Ecology* 21: 794-801.

Owen M. et Black J. M., 1990: *Waterfowl Ecology*. Blackie, Glasgow and London.

Owen M. et Dix M., 1986: Sex ratio in some common British wintering ducks. *Wildfowl* 37: 104-112.

Padyšáková E., Šálek M., Poledník L., Sedláček F. et Albrecht T., 2010: Predation on simulated duck nests in relation to nest density and landscape structure. *Wildlife Research* 37: 597–603.

Péron G., Nicolai C. A. et Koons D., 2012: Demographic response to perturbation: the role of compensatory density dependence in a North American duck under variable harvest regulations and changing habitat. *Journal of Animal Ecology* 81: 960-969.

Poláková K, Musil P., Musilová Z. et Zouhar J., 2018: Density-dependent regulation of breeding success in Red-crested Pochard *Netta rufina*. *Bird Study* 65: 92-97.

Pöysä H. et Pesonen M., 2003: Density dependence, regulation and open closed populations: insights from the wigeon, *Anas penelope*. *Oikos* 102: 358–366.

Pöysä H. et Pöysä S., 2002: Nest-site limitation and density-dependence of reproductive output in the common goldeneye *Bucephala clangula*: implications for the management of cavity-nesting birds. *Journal of Applied Ecology* 39: 502-510.

Pöysä H., Rintala J., Johnson D. H., Kauppinen J., Lammi E., Nudds T. D. et Väänänen V.-M., 2016: Environmental variability and population dynamics: do European and North American ducks play by the same rules?. *Ecology and Evolution* 6: 7004-7014.

Pöysä H., Linkola P. et Paasivaara A., 2019a: Breeding sex ratios in two declining diving duck species: between-year variation and changes over six decades. *Journal of Ornithology* 160: 1015-1023.

- Pöysä H., Lammi E., Pöysä S. et Väänänen V.-M., 2019b: Collapse of a protector species drives secondary endangerment in waterbird communities. *Biological Conservation* 230: 75-81.
- Pykal J., 2015: Vodní ptáci na jihočeských rybnících: vývoj v posledním století. *Ptačí svět* 3: 12-13.
- Pykal J. et Janda J., 1994: Početnost vodních ptáků na jihočeských rybnících ve vztahu k rybničnímu hospodaření. *Sylvia* 30: 3-11.
- Pyahjanov S. V. et Berezovskaja A. O., 2010: Special features of nesting biology of Tufted duck *Aythya fuligula* L., 1758 in stable conditions. *Bajkalskij zoologičeskij žurnal* 1: 56-64. (rusky s anglickým abstraktem)
- Reif J., Voříšek P., Šťastný K. et Bejček V., 2006: Trendy početnosti ptáků v České republice v letech 1982-2005. *Sylvia* 42: 22-37.
- Ross B. E., Hooten M. B., Devink J.-M. et Koons D. N., 2015: Combined effects of climate, predation, and density dependence on Greater and Lesser Scaup population dynamics. *Ecological Applications* 25: 1606-1617.
- Savard J.-P. L., Smith G. E. J. et Smith J. N. M., 1991: Duckling mortality in Barrow's goldeneye and bufflehead broods. *The Auk* 108: 568-577.
- Sæther B.-E., Lillegård M., Grøtan V., Drever M. C., Engen S., Nudds T. D. et Podruzny K. M., 2008: Geographical gradients in the population dynamics of North American prairie ducks. *Journal of Animal Ecology* 77: 869-882.
- Seavy N. E., Reynolds M. H., Link W. A. et Hatfield J. S., 2009: Postcatastrophe population dynamics and density dependence of an endemic island ducks. *Journal of Wildlife Management* 73: 414-418.
- Sjöberg K., Pöysä H., Elmberg J. et Nummi P., 2000: Response of mallard ducklings to variation in habitat quality: an experiment of food limitation. *Ecology* 8: 329-338.
- Sjöberg K., Gunnarsson G., Pöysä H., Elmberg J. et Nummi P., 2011: Born to cope with climate change? Experimentally manipulated hatching time does not affect duckling survival in the mallard *Anas platyrhynchos*. *European Journal of Wildlife Research* 57: 505-516.
- Snow D. W. et Perrins C. M. (eds.), 1998: *The Birds of the Western Palearctic, Concise ed. Vol. 1, Non-Passerines*. Oxford University Press, New York.
- Sorenson M. D., 1992: Comment: Why is conspecific nest parasitism more frequent in waterfowl than in other birds?. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1856-1858.
- Sorenson M. D., 1997: Effects of intra- and interspecific brood parasitism on a precocial host, the canvasback, *Aythya valisineria*. *Behavioral Ecology* 8: 153-161.
- de Szalay F. A., Chantelle Carroll L., Beam J. A. et Resh V. H., 2003: Temporal overlap of nesting duck and aquatic invertebrate abundance in the grasslands ecological area, California, USA. *Wetlands* 23: 739-749.
- Šťastný K. et Hudec K. (eds), 2016: *Fauna ČR. Ptáci 1*. Academia, Praha.

- Thomas D. W., 2001: Energetic and Fitness Costs of Mismatching Resource Supply and Demand in Seasonally Breeding Birds. *Science* 291: 2598-2600.
- Tornberg R. et Haapala S., 2013: The diet of the Marsh Harrier *Circus aeruginosus* breeding on the isle of Hailuoto compared to other raptors in northern Finland. *Ornis Fennica* 90: 103-116.
- de Valpine P. et Eadie J. M., 2008: Conspecific brood parasitism and population dynamics. *The American Naturalist* 172: 547-562.
- 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.
- Väänänen, V.-M., 2001: Numerical and behavioural responses of breeding ducks to hunting and different ecological factors. University of Helsinki, Department of Applied Biology, Helsinki. 1-21. (dissertační práce).
- Väänänen V.-M., Pöysä H. et Runko P., 2016: Nest and brood stage association between ducks and small colonial gulls in boreal wetlands. *Ornis Fennica* 93: 47-54.
- Vickery W. L. et Nudds T. D., 1984: Detection of Density-Dependent Effects in Annual Duck Censuses. *Ecology* 65: 96-104.
- Vīksne J., Janaus M. et Mednis A., 2011: Factors influencing the number of breeding water birds in lake Engure, Latvia. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences Section B* 65: 127-137.
- Viljugrein H., Stenseth N. C., Smith G. W. et Steinbakk G. H., 2005: Density dependence in North American ducks. *Ecology* 86: 245-254.
- Visser M. E. et Both C., 2005: Shifts in phenology due to global climate change: The need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 2561-2569.
- Visser M. E., van Noordwijk A. J., Tinbergen J. M. et Lessells C. M., 1998: Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 265: 1867-1870.
- Walther G.-R., Post E., Convey P. et al., 2002: Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- Wesołowski T. et Tomiałojć L., 2005: Nest sites, nest depredation, and productivity of avian broods in a primeval temperate forest: do the generalisations hold?. *Journal of Avian Biology*. 36: 361–367.
- White T. C. R., 2001: Opposing paradigms: regulation or limitation of populations?. *Oikos* 93: 148-152.
- Winfield D. K. et Winfield I. J., 1994: Possible competitive interactions between overwintering tufted duck *Aythya fuligula* and fish populations of Lough Neagh, Northern Ireland: evidence from diet studies. *Hydrobiologia* 279/280: 377-386.
- 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.

Ziebarth N. L., Abbott K. C. et Ives A. R., 2010: Weak population regulation in ecological time series. *Ecology Letters* 13: 21-31.

Zimpfer N. L. et Conroy M. J., 2006: Models of production rates in American black duck populations. *The Journal of Wildlife Management* 70: 947–954.

Internetové zdroje:

URL 1: Biolib – mezinárodní encyklopedie rostlin, hub a živočichů. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id251465/?taxonid=8469&type=1>

URL 2: Biolib – mezinárodní encyklopedie rostlin, hub a živočichů. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id376369/?taxonid=8471&type=1>

URL 3: Národní geoportál INSPIRE: Mapa klimatických oblastí. Dostupní z: <http://geoportal.gov.cz/web/guest/map>, cit. 24.6.2020

URL 4: Mapomat AOPK ČR: Velkoplošně zvláště chráněné území. Dostupné z: <http://mapy.nature.cz/>, cit. 24.6.2020

URL 5: Mapomat AOPK ČR: Velkoplošně zvláště chráněné území. Dostupné z: <http://mapy.nature.cz/>, cit. 24.6.2020

AOPK ČR, ©2016: Rozbory Chráněné krajinné oblasti Třeboňsko (online) [cit. 2020.04.01.], dostupné z <<http://trebonsko.ochranaprirody.cz/res/archive/382/061975.pdf?seek=1518776284>>.