

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie

Variabilita ve velikosti vajec a snůšek u bahňáků

Variation in clutch size and egg size in shorebirds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. Mgr. Miroslav Šálek, Dr.

Bakalant: Zuzana Košťálová

2014

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Katedra ekologie
Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Košťálová Zuzana

Územní technická a správní služba

Název práce

Variabilita ve velikosti vajec a snůšek u bahňáků

Anglický název

Variation in clutch size and egg size in shorebirds

Cíle práce

PPtačí snůška sestává z různého počtu od jediného po více než dvě desítky vajec podle konkrétního druhu, ale existuje i významná vnitrodruhová variabilita. Snůška představuje významnou investici do reprodukce, kterou se ptáci snaží maximalizovat, avšak tato investice je velmi nákladná a působí proti ní řada selekčních tlaků, jako jsou predace, dostupnost zdrojů a náklady na migraci. Studium variability ve velikosti snůšek a vajec u ptáků a hledání selekčních tlaků, které ji ovlivňují, patří k významným tématům ekologie a evoluční biologie. Bahňáci jsou celosvětově rozšířenou skupinou ptáků. Jsou známí velkou variabilitou v hnízdních systémech a migračních strategiích, avšak velikost jejich snůšek je překvapivě nízká; základem je snůška čtyř vajec, avšak i zde počet kolísá mezi jedním a šesti vejci. Představení této variability a hledání možných příčinných souvislostí je předmětem této bakalářské práce. S využitím bohatých literárních zdrojů (knihy, vědecké články) zhodnotit variabilitu ve velikosti snůšek a vajec u vybraného taxonu bahňáků a posoudit, zda jsou tyto atributy vzájemně korelovány, zda jejich variabilita souvisí s geografickým rozšířením druhů a/nebo velikostí těla a zda s těmito ukazateli souvisí také doba inkubace.

Metodika

Prostudovat příslušnou literaturu (knihy, vědecké články), připravit tabulku s vybranými ukazateli pro cílovou skupinu ptáků a ve spolupráci se školitelem ji adekvátně vyhodnotit, připravit úvodní kapitoly BP řešící problematiku na obecné úrovni a doplnit ji výsledky vlastního šetření včetně jejich stručné diskuse.

Harmonogram zpracování

X. - XII. 2013: Studium obecné literatury, příprava tabulky o bahňácích dle Del Hoyo et al. (1996)

I. - III. 2014: Příprava konceptu BP včetně vlastního vyhodnocení

IV. 2014: Konečná úprava rukopisu BP, odevzdání svázané práce.

Rozsah textové části

cca 30 stran textu vč. obrázků a tabulek + přílohy

Klíčová slova

bahníci Charadriiformes, hnízdění, ptačí vejce, reprodukční ekologie, snůška

Doporučené zdroje informací

Haywood, S. (2013). "Origin of evolutionary change in avian clutch size." *Biological Reviews* 88(4): 895-911.
Maclean, G. L. (1972). "Clutch size and evolution in the Charadrii." *Auk* 89: 299-324.
Martin, T. E., et al. (2006). "Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species." *Evolution* 60(2): 390-398.
Monaghan, P. and R. G. Nager (1997). "Why don't birds lay more eggs?" *Trends in Ecology & Evolution* 12(7): 270-274.
Monaghan, P., et al. (1995). "Egg Production Constraints and the Evolution of Avian Clutch Size." *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 259(1355): 189-191.
Murray, B. G. (2001). "Are ecological and evolutionary theories scientific?" *Biological Reviews* 76(2): 255-289.
Patten, M. A. (2007). "Geographic variation in calcium and clutch size." *Journal of Avian Biology* 38(6): 637-643.
Thomson, D. L., et al. (1998). "The demands of incubation and avian clutch size." *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73(3): 293-304.
Vander Werf, E. (1992). "Lack's Clutch Size Hypothesis: An Examination of the Evidence Using Meta-Analysis." *Ecology* 73(5): 1699-1705.

Vedoucí práce

Šálek Miroslav, prof. Mgr., Dr.

Elektronicky schváleno dne 18.3.2014

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 18.3.2014

prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.

Děkan fakulty

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a pod vedením prof. Mgr. Miroslav Šálka, Dr. Dále prohlašuji, že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze 8. dubna 2014

.....
Podpis

Poděkování

Ráda bych chtěla poděkovat prof. Mgr. Miroslavovi Šálkovi, Dr. za odborné vedení, cenné rady a připomínky při tvorbě této bakalářské práce a za pomoc s vyhledáváním odborné literatury.

Abstrakt

Předložená bakalářská práce se zabývá variabilitou ve velikosti vajec a snůšek u ptáků obecně, následně je pozornost zaměřena na čeledi bahňáků (*Charadriiformes*). Jsou zde rozebírány faktory, které ovlivňují velikosti ptačích snůšek a vajec, například stáří samice, zeměpisná šířka, globální oteplování či predace, což je jeden z nejdůležitějších faktorů. Doplňkově se práce zabývá popisem ptačích hnízd, načasováním hnízdění a hnízdním parazitismem zejména u kukačky obecné (*Cuculus canorus*), která je touto životní strategií proslulá. Poslední část práce předkládá komentář k vlastnímu šetření, zaměřenému na variabilitu velikosti snůšek napříč podřády bahňáků Scolopaci a Charadrii. I přes konzervativní velikost snůšky u bahňáků lze pozorovat náznak trendu ke zmenšování snůšek směrem k rovníku v souladu s predací i potravní hypotézou.

Klíčová slova: bahňáci *Charadriiformes*, hnízdění, ptačí vejce, reprodukční ekologie, snůška

Abstract

This bachelor thesis deals with the variability in egg size and clutch size in birds in general, followed with a focus on families of shorebirds (*Charadriiformes*). The thesis gives a description of the environmental factors influencing eggs size and clutch size. Such as female age, latitude, global warming and predation, which is one of the most important factors. Furthermore, the thesis deals with the description of the bird's nest, the timing of nesting and brood parasitism in connection with the cuckoo (*Cuculus canorus*), which is best known regarding this life strategies. In the last part of this thesis own investigation is given, which deals with the variability of clutches and egg sizes across the shorebirds. Despite conservative clutch size in shorebirds, it can be seen a moderate trend to decrease the clutch size toward the equator in accordance with the food and predation hypotheses.

Keywords: shorebirds *Charadriiformes*, nestling, bird's eggs, reproductive ecology, clutch

Obsah

1.	Úvod.....	8
2.	Cíle práce	9
3.	Literární rešerše	10
3.1	Ptačí hnízda	10
3.2	Atributy hnízdění u ptáků.....	11
3.2.1	Načasování	11
3.2.2	Polygamie.....	12
3.3	Ptačí snůška	12
3.3.1	Hnízdní parazitismus.....	13
3.3.2	Polygynie	14
3.4	Velikost ptačí snůšky.....	14
3.5	Faktory ovlivňující velikost ptačí snůšky.....	17
3.5.1	Stáří samice	17
3.5.2	Potrava a počasí.....	18
3.5.3	Geografické podmínky.....	19
3.5.4	Zeměpisná šířka	19
3.5.5	Predace	20
3.6	Velikost ptačích vajec	21
3.6.1	Parazitické kukačky	22
3.6.2	Prekociální a altriciální ptáci.....	22
3.6.3	Globální oteplování.....	23
3.7	Inkubace vajec	24
3.7.1	Začátek inkubace a inkubační péče.....	24
3.7.2	Teplota inkubace	25
3.7.3	Doba inkubace.....	26
3.7.4	Hnízdní nažiny	27
3.7.5	Asynchronní inkubace.....	27
3.8	Bahňáci jako ekologická skupina	28
3.8.1	Změny tělesné hmotnosti během ročního cyklu.....	29
3.8.1	Velikost snůšky u bahňáků	29
4.	Vlastní šetření	31
5.	Závěr	34
6.	Seznam použité literatury	35
7.	Přílohy.....	45

1. Úvod

Charakteristickým znakem ptáků jsou vejce, plný počet vajec v jednom hnízdě se nazývá velikost snůšky. Její variabilita je zajímavý fenomén, který lze zkoumat z mnoha pohledů – druhy se velmi liší ve velikosti snůšky, ale existuje i velká sezónní variabilita a rozdíly mezi jedinci např. kvůli odlišné kondici. Nejen počet vajec, ale také jejich velikost se vyznačuje velkými výkyvy a není proto divu, že oba jevy jsou předmětem dlouholetého zájmu zoologů a evolučních biologů. Evoluce velikosti snůšky je hlavním problémem v životních historiích. Jedním přetrvávajícím nevyřešeným problémem se zabýval Lack (1947). Ten se týká poměrně specifické velikosti snůšky u bahňáků (čeledi Scolopaidae a Charadriidae), z nich většina má snůšku neměnnou ve velikosti čtyř velkých vajec (Maclean 1972).

Proč různé druhy ptáků snášejí různě velké snůšky? To je otázka, která byla dlouho spojována s faktory dědičnosti a spolu, působením přirozeného výběru (Haywood 2013).

2. Cíle práce

Cílem této práce je s využitím bohatých literárních zdrojů (knihy, vědecké články) shrnout nejvýznamnější poznatky o velikosti vajec a snůšek u ptáků a faktorech, které je ovlivňují a dále detailněji toto téma řešit u vybraného taxonu bahňáků, kteří se vyznačují velmi konzervativní velikostí snůšky čítající obvykle čtyři vejce. Dále je cílem práce posoudit zda velikosti snůšek a vajec u bahňáků souvisejí s geografickým rozšířením druhů v souladu s predační a potravní hypotézou.

3. Literární rešerše

3.1 Ptačí hnízda

Snášení ptačích vajec do hnízd je zvláštností ptačí biologie (Hanzák & Hudec 1963). Ptáci v hnízdech nežijí, ale pouze do nich snášejí vejce a vychovávají mláďata. Někteří ptáci kladou vejce buď na holou zem či do hnízd jiných ptáků, obvykle to jsou hnízda stará nebo opuštěná, ale někdy mohou vyhnat původní majitele (Walters 2007). Pokročilejším typem hnízda je jednoduchý ničím nevystlaný důlek, který je tělem vykroužen například v písku nebo bahně. Takto zbudované hnízdo můžeme vidět u některých dvoukřídlých nebo tučňáků a dalších. Dokonalejší stavitelé, kteří hnízdí na zemi, si vykládají jamky suchou trávou, větvičkami nebo kamínky. Mohou také umisťovat hnízda do skrytých keřů, trsů trav apod. (Hanzák & Hudec 1963). Ptáci si materiál na stavbu hnízda příliš nevybírají, ale záleží na druhu (Walters 2007).

U pěvců je velký rozdíl v příspěvku samce do konstrukce hnízda. U nepěvců jako jsou volavky, holubi, rackové a rybáci, kormoráni, jeřábi, ledňáčci a další, staví hnízdo obvykle obě pohlaví. Alespoň v některých těchto skupinách, samci poskytují významnou investici do přípravy hnízda způsobem, který je jiný od svých protějšků. Například u většiny datlovitých samci přispívají větším úsilím k tvorbě hnízda v dutině stromu než samice (Skutch 1976). Lawrence (1967) zjistila, že dva samci datla chlupatého (*Picoides villosus*) vytvoří dutinu přibližně z 95% a že podobně se chovají i samci datla rudohrdlého (*Sphyrapicus varius*). Skutch (1976) uvádí mnoho dalších příkladů, kdy se samci podílejí na konstrukci hnízda. Role samce ve stavění hnízda se liší druh od druhu, ale samci, kteří se na stavění hnízda podílejí méně než ostatní, jako jsou datlové, pravděpodobně celkově přispívají více do stavění hnízda než samice (Ligon 1999).

Někteří pěvci, jako je např. ťuhík, stavějí hnízda v hustých trnitých keřích. Ťuhýk obecný (*Lanius collurio*) staví hnízdo v keřích šípkové růže, hlohu či trnky. Hnízda nebývají vysoko nad zemí. Hnízdním prostředím ťuhýka šedého (*Lanius excubitor*) jsou biotopy pobřežních porostů nebo skupinky stromů a keřů, nejčastěji staví hnízdo v jejich korunách. Ťuhýku menšímu (*Lanius minor*) vyhovují k hnízdění zejména suché biotopy a teplé lokality s pastvinami, políčky, remízky stromů a keřů či stromořadími a solitérními stromy. Typickými prvky hnízda ťuhýka rudohlavého

(*Lanius senator*) jsou zelené rostliny a pestré peří, kterým zdobí okraje hnízda. Někteří ťuhýci jsou věrní svým hnízdištím a každoročně se na ně vracejí. V Podpol'anie se vyskytuje jedinec ťuhýka menšího na stejném místě již devět let (Čačko 2012).

Bahňáci (*Charadrii*) nejsou nikterak výjimeční od ostatních ptáků, co se týče hnízda, které umisťují na zemi. Vejce do mělkého důlku v písku či hlíně, který není ničím vystlaný, klade například dytík nebo ouhorlík. Mnoho dalších vystylá důlek suchými stébly trávy. Někteří z nich kladou vejce na hnízdech plovoucí po vodní hladině, jako ostnákovití (*Jacanidae*), ti stavějí malá hnízda na listech splývavých rostlin (Hudec & Šťastný 2005).

3.2 Atributy hnízdění u ptáků

3.2.1 Načasování

Walters (2007) uvádí, že většina ptáků hnízdí v období optima potravní nabídky a počasí během přesně určeného období a Hanzák s Hudcem (1963) upřesňují, že v naší zeměpisné šířce je doba hnízdění v období květen až červen. Výjimečně se můžeme potkat s druhy ptáků, u kterých můžeme vidět vejce a ptáčata po celý rok (Hanzák & Hudec 1963). Zpravidla hnízdí v takovém ročním období, ve kterém mají dostatečné množství potravy a nejlepší podmínky vychovávat mláďata. Ptáci na jižní polokouli jako je střední Austrálie, hnízdí podle podmínek bez ohledu na sezonu, protože množství potravy kolísá v období dešťů. V době, kdy se líhnout mláďata je důležité, aby potravní nabídka vrcholila, proto ptáci musí velmi dobře předvídat průběh hnízdění. Se střídáním ročních období souvisí změna délky dne, což slouží jako dobrý ukazatel pro ptáky. Většina ptáků hnízdí pouze jen jednou do roka, kromě malých pěvců. Druhé hnízdění totiž vylučují dlouhé hnízdní cykly. Přirozeně hodně malých ptáků hnízdí dvakrát až třikrát do roka (Walters 2007).

Samice ze sociálně polyandrických druhů bahňáků snášejí dvě či více snůšek za sebou během období rozmnožování. Načasování hnízdění je důležité z hlediska potravní nabídky, aby samice nastřádala zásoby na snášení vajec a následnou inkubaci a výchovu mláďat (Erckmann 1983, Oring 1986).

3.2.2 Polygamie

Také u ptáků se můžeme setkat s polygamií, jedinec se páří během hnízdního cyklu s více partnery. Polygamní svazky pro samce jsou velmi perspektivní, protože mají možnost zvýšit celkový reprodukční úspěch (Parish & Coulson 1998). Poměr pohlaví se zaměřuje většinou k jednomu z pohlaví ve všech formách polygamie (Andersson 1994). Polygynie je svazek, kde samec má několik samic. Mláďata z polygynních druhů mají o něco delší hnízdní období, což nekompensuje to, že chybí krmení od druhého rodiče (Skutch 1949). Ale pokud se samice páří s více samci, taková to forma se nazývá polyandrie (Andersson 1994, Ligon 1994). Každý samec z polyandrických druhů vlastní své hnízdo. Tato vzácná forma párovacího systému se objevuje nejméně u 1% ptačích druhů (Emlen & Oring 1977, Ligon 1993). U polygamních druhů, je důležité pro samice aktivní výběr mezi samci. V některých případech samice vybírají vhodné prostředí pro hnízdění, zohledňují přitom skladbu vegetace a to se stává teritoriem samce. Nicméně obvyklým modelem je, že samice vybírá místo pro hnízdo v rámci teritoria konkrétního samce (e. g. Andersson 1982b). Úspěšné hnízdění u polygamních samic je srovnatelné s úspěšným hnízděním samic monogamních (Zölner 2003).

Polygamie u hnízdních čejek byla prokázána na různých místech Evropy a studiem čejky chocholaté u nás tak polygamii prokázal Šálek (2005). Na sledovaném území jižního Písecka zmapoval v letech 1998-2002 a 2005 celkem 204 hnízdních samic a z toho zjistil u 35,3% sociální status. Bigamní svazky jednoho samce se dvěma samicemi představovalo 41,7% samic a v jediném případě se vyskytl pouze jeden samec se třemi hnízdními samicemi.

3.3 Ptačí snůška

Williams (1997) uvádí, že ptáci snášejí vejce stejně jako jejich plazí předkové, jelikož preferencí bylo uchovat si tuto strategii. Ptáci snášejí vejce do hnízd, která si sami stavějí, protože kdyby se vyvíjela v těle samice a rodila by se živá mláďata, nepochybně by nemohla létat kvůli této zátěži (Williams 1997). Hudec a Hanzák (1963) uvádějí, že ptáci sedí na vejcích a tím je zahřívají vlastním teplem, aby se mohla vylíhnout mláďata. U ptáků je známý fakt, že snášejí většinou vejce v ranních hodinách. Malé druhy snášejí další vajíčka vždy asi za 24 hodin. K tomu, aby pěnka snesla pětikusovou snůšku, potřebuje k tomu pět dní. Sýkora koňadra pro

patnáctikusovou snůšku potřebuje 15 dní. V průměrném intervalu dvou dnů snáší vejce větší ptáci (např. velikosti holuba), průměrný interval u velkých druhů je 3-5 dní (Felix 1978). Ojedinele se můžeme setkat s případem, kdy samice sedí delší dobu na hnízdě před snesením svého prvního vejce, ale obvykle usedá současně až se snesením prvního vajíčka. Výsledkem jsou potom mláďata, která se líhnou asynchronně ve stejném sledu, jak byla jednotlivá vejce snášena. Díky tomu je často značný nepoměr mezi velikostí jednotlivých mláďat. Na dokončené snůšce zasedají například kachny, kurovití a další jiní ptáci. Mláďata mají přibližně stejnou velikost, protože se líhnou v krátkém časovém období. Někteří ptáci zaujímají střední postavení a začínají sedět na vejcích krátce před snesením snůšky, od 3 či 4 vejce (Hanzák & Hudec 1963).

Snůška vajec je celkový počet vajec, která jsou snesena v jednom hnízdě. Je mezi druhy odlišná (Cornell Laboratory of Ornithology 2007). Například kachnička karolínská (*Aix sponsa*) má 9 až 15 vajec, ale čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*) až na výjimky snáší 4 vejce (Bejček & Šťastný 1999). Aby se přínos snůšky každé samice maximalizoval pro další generace, tak se musela během vývoje ustálit na optimální počet (Veselovský & Dungel 2001). Počet snášených vajec je závislý za prvé na úmrtnosti druhu a za druhé na průměrném věku, jakého se ptáci dožívají. Bývá pravidlem, že druhy s poměrně krátkým životem, ale s velkým množstvím přirozených nepřátel, snáší větší počet vajec než druhy, které jsou méně ohrožovány, ale dožívající se velkého věku (Hanzák & Hudec 1963). Výhodou může být menší snůška, jelikož během sezony mohou vícekrát zahnízdit (Slagsvold 1984).

3.3.1 Hnízdní parazitismus

Specifickou životní strategií některých druhů ptáků je hnízdní parazitismus, ptáci nevynaloží energii pro stavbu hnízda a náklady na péči svých mláďat přesunou na svého hostitele. Hnízdní parazité snáší svá vejce do hnízd vlastního druhu nebo do hnízd ostatních ptačích druhů (Davies 2000). Nejčastěji se objevuje u vrubozubých (Anseriformes), pěvců (Passeriformes), hrabavých (Galliformes) a dlouhokřídlých (Charadriiformes) (Yom-Tov 2001). Mezi nejvíce zkoumané mezidruhové hnízdní parazity patří kukačka obecná (*Cuculus canorus*), která snese v průměru až 25 vajec během jedné hnízdní sezony. Američtí vlhovci rodu *Molothrus* snesou až 30 i více vajec. U těchto druhů ptáků je pozoruhodné, že vejce jsou snášena po sériích 5-6

kusů, což se rovná snůšce vlhvců, kteří jsou neparazitičtí. (Moksnes & Roskaft 1995, Veselovský & Dungel 2001). Mládě vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) vyrůstá společně s hostitelovými mládřaty, Kilnerová et al. (2004) tento jev vysvětluje tím, že dojde ke zvýšení frekvence krmení v případě většího počtu mládřat. Naopak kukačka ihned po vylíhnutí vyhazuje hostitelova vejce, protože pokud se vylíhnou i ostatní vejce, měla by kukačka nižší možnosti na přežití (Grim 2010). Dalším příkladem hnízdního parazitismu jsou mládřata některých zebříčků (*Vindua*) (Davies 2000).

3.3.2 Polygynie

Polygynie se u ptáků vyskytuje zcela běžně v různé míře. Ligon (1999) předpokládal, že se polygynie vyskytuje v oblastech, kde jsou bohaté potravní zdroje. Polygynie je nevýhodou pro samice, neboť obstarávají rodičovskou péči částečně nebo plně samy (Šálek 2005). Polygynní párovací systém je možný v důsledku samičí volby, protože samec nevlastní prostředky k donucení samice, aby zahrázila v jeho teritoriu (Ligon 1999).

Skutch (1949) poukázal na to, že u polygynních druhů, v nichž jsou mládřata krmena pouze samicemi, je snůška stejně velká jako u druhů, kde se oba rodiče starají o mládřata. Porovnával polygynní kolibříky s monogamními pěnkavami a zjistil, že ve střední Americe všichni tito ptáci snášejí dvě, výjimečně tři vejce. V rámci amerických lejsků, včetně některých polygynních druhů, ovlivňují velikost snůšky jiné faktory než je množství potravy nashromážděné rodiči, což nepodporuje Lackovu hypotézu o vývoji velikosti snůšky u nidikolních ptáků.

Polygynie se vyskytuje také u některých druhů bahňáků, jako například u jespáka křivozobého (*Calidris ferruginea*), jespáka tundrového (*Calidris fuscicollis*), ale míra u těchto druhů nemusí být nikterak velká (Pitelka et al. 1947). Nejvíce prostudovaná je polygynie u čejky chocholaté. V různých částech Evropy se polygynie u tohoto druhu pohybovala mezi 20 a 54% (Šálek 2005).

3.4 Velikost ptačí snůšky

Přírodní výběr je příčinou, že velikosti snůšky u ptáků se vyvíjí takovým směrem, aby produkce přežívajících potomků byla co největší (Lack 1947, Lack 1948). U mnoha druhů může být velikost snůšky limitována počtem potomků, které rodiče dokážou

krmit (Lack 1968). Někdy je snůška konstantní, jako například u kondorů a albatrosů, kteří kladou jediné vejce. Většina holubů snáší dvě vejce, zatímco kulík zlatý (*Pluvialis apricaria*) má podobně jako většina bahňáků vždy čtyři vejce. Rorýs má snůšku o velikosti 2-4, špačci mají 3-7 a koroptev má 14-20 vajec (Klomp 1970). Velikost ptačí snůšky se dědí jak po samičí linii, tak i po samčí, což ukázala podrobná studie na sýkorkách koňadrách (Veselovský & Dungel 2001). Závisí mimo jiné na kvalitě samice (aby prosadily geny ve své populaci, snášejí více vajec a tím pádem více mláďat odchovávají), na změnách prostředí (pokud je lepší nabídka potravy, mohou snášet větší počty vajec). Optimální velikost ptačí snůšky, která je závislá na vynaložené energii, kterou samice potřebuje na kladení vajec, inkubaci a vychovávání mláďat, je omezena maximálním počtem vajec (Godfray, Partridge & Harvey 1991, VanderWerf 1992, Monaghan & Nager 1997). Pokud má samice větší snůšku, tak se tím zvyšují také její energetické náklady na inkubaci (Thomson et al. 1998).

V průběhu kladení vajec mohou ptáci o snůšku přijít, a proto jsou ptáci schopni ji nahradit. To znamená, že pokud se samici ztratí z plné snůšky vejce, je schopná snůšku zopakovat (Monaghan & Nager 1997). Z tohoto důvodu Lack (1947) předpokládá, že produkce vajec není energeticky náročná a mnoho dalších druhů je schopno lehce snést větší snůšku než obvykle dělají.

Studie, kterou vypracoval Cook et al. (1995) o rozmnožovací strategii migrujících divokých ptáků obecně uznává, že omezení velikosti snůšky může být ve fázi kladení vajec. Monaghan a Nager (1997) kladou důraz na studium optimální velikosti ptačí snůšky za předpokladu všech důležitých fází péče o mláďata.

Velikost snůšky má vliv také na přežití rodičů. Enormní velikost snůšky a počet mláďat výrazně zvyšuje mortalitu rodičů, protože ti vynakládají vysoké množství energie do péče o potomstvo a klesá tak jejich schopnost úspěšně vzdorovat tlaku nepřátel, přežít zimní období, absolvovat kompletní přepelichání či tah do zimoviště. Tyto faktory se tak kombinují, aby byl přírodní výběr ustálené produkce snůšky vajec daného druhu nejvyšší. Aby byl druh úspěšně zachován a přežil, je upřednostňován výběr optimální velikosti snůšky, která na jedné straně není nejvíce produktivní, ale na té druhé je zajištěn nejvyšší počet odchovaných mláďat a přežívajících rodičů (Veselovský & Dungel 2001).

Aby altriciální ptáci (mláďata jsou závislá na rodičovské péči, protože jsou holá, slepá a nejsou schopni obstarávat si potravu apod.) dokázali uživit svá mláďata, investují méně do velikosti snůšky, protože každé další vejce sebou přináší mládě a tím pádem větší investici energie do rodičovské péče (Timbergen & Both 1999).

Na obrázcích č. 1 až č. 4 můžeme vidět, že většina bahňáků má neměnnou snůšku o velikosti 4 vajec, která jsou uspořádána v hnízdě špičkami k sobě (Maclean 1970). Walters (2007) uvádí, že takto uspořádaná vejce zabírají nejméně místa a tím pádem mohou získávat více tepla od inkubujících rodičů.



Obr. 1 vlevo: Hnízdo kulíka zlatého (*Pluvialis apricaria*)

Obr. 2 vpravo: Hnízdo bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*)

Zdroj: Jiří Bohdal, www.naturfoto.cz



Obr. 3 vlevo: Hnízdo kolihy velké (*Numenius arquata*)

Zdroj: Ireneusz Kaluga, <http://ptaki-rolnictwo.bocian.org.pl/kulik-wielki>

Obr. 4 vpravo: Hnízdo čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*). Obrázek reprezentuje typickou snůšku se čtyřmi vejci uspořádanými symetricky a s ostrými póly směřujícími do středu hnízda.

Zdroj: autorka práce

3.5 Faktory ovlivňující velikost ptačí snůšky

Na otázku proč ptáci snášejí různý, ale druhově poměrně specifický počet vajec má Klomp (1970) dvě odlišné hypotézy (proximátní a ultimátní). Proximátní (bezprostřední) faktory, ovlivňující velikost ptačí snůšky, přistupují k analýze mechanismu řízení růstu pomocí folikulů a ovulace ve vaječniku ze strany vnitřních a vnějších faktorů. Do těchto faktorů řadíme například aktivitu vaječníků, vnitřní faktory (stáří samice) a vnější faktory (vlivy potravy, počasí, nadmořské výšky, lokality, hustota populace, sezónní a roční variace velikosti snůšky). Druhá hypotéza se zabývá evolučním problémem vývoje velikosti snůšky tzv. ultimátní faktory. Ty obsahují genetický základ snůšky, kapacitu inkubace, u altriciálních mlád'at dále riziko hladovění v hnízdě a růst mlád'at (Klomp 1970).

3.5.1 Stáří samice

Obecně platí, že ptáci rozmnožující se poprvé začínají snůšku o něco později než starší ptáci (Klomp 1970). Proximátní (bezprostřední) mechanismus, který ovlivňuje velikost snůšky, souvisí s věkem samice. U druhů, kteří snášejí jedno vejce, nemá věk výrazný dopad na velikost snůšky. V prvním roce života nesnášejí žádná vejce, protože mnoho z nich jsou dosud nedospělí (Ashmole 1963, Amadon 1964, Lack 1968). Vliv věku nebyl prokázán například u holuba hřivnáče (*Columba palumbus*), který snáší dvě vejce, a čejky chocholaté. Rozdíly u turpana hnědého (*Melanitta fusca*) jsou rovněž zanedbatelné (Koskimies 1957). Ptáci, kteří se rozmnožují poprvé v prvním či pozdějším období života, mají tendenci mít o něco menší snůšku (Noll 1931). Dle Creutze (1955) u několika druhů pěvců nedošlo k žádné další změně ve velikosti snůšky s růstem věku, ale Stresemann (1927) předložil názor, že u některých dravců, např. u káně lesní (*Buteo buteo*), také velmi staré samice produkují o něco menší snůšku. Tuto hypotézu je ale potřeba ještě ověřit.

Starší samice kladou obecně větší počet vajec než samice mladší. Ale mladé samice mají větší ztráty, co se týče mlád'at, protože většinou neobhájí nekvalitnější teritorium. Navíc zde hraje roli zkušenost, která je u mladších ptáků rovněž nižší. Například samice kosa černého (*Turdus merula*) vychovávají za jednu hnízdní sezonu v průměru 6,3 mlád'at, jednoleté samice pouze 3,4. Mladí kosi hnízdí obvykle za sezonu 2x, ale starší až 3x (Veselovský & Dungal 2001).

Pokud se racek tříprstý (*Rissa tridactyla*) rozmnožuje poprvé, má průměrnou snůšku 1,8 vajec (Coulson & White 1961). Při dalším rozmnožování po druhé nebo po třetí snůšce činí její velikost 1,9 vajec a pokud se rozmnožuje dále po čtvrté, má snůšku o velikosti 2,4 vajec. Morčák prostřední (*Mergus serrator*) snáší 6-8 vajec při prvním rozmnožování, při druhém 8-10 vajec a starší ptáci snášejí 10-13 vajec (Wilhelm 1950).

3.5.2 Potrava a počasí

Pozitivní vztah mezi množstvím potravy a velikostí snůšky byl zjištěn u několika druhů. Vliv množství potravy může být výhodně studován za podmínek, kdy je jeho krátkodobý nedostatek (Klomp 1970). Mebs (1964) uvádí dobrý příklad mezi hustotou populace hraboše polního (*Microtus arvalis*) a velikostí snůšky svého predátora, například káně v jižním Německu. Klomp (1970) se zmiňuje, že nedostatek potravy často přímo souvisí s vlivem počasí, například s extrémními povětrnostními podmínkami. Lack (1956a) ve svém výzkumu ukazuje, že pokud rorýs obecný (*Apus apus*) snáší vejce v neobvykle studeném počasí, tak jednotlivci, kteří začali snůšku, odloží kladení druhého nebo třetího vejci či vůbec třetí vejce nesnášejí. Další druhy, kteří odkládají snůšku v náhlém studeném počasí je například sýkora koňadra (*Parus major*), alespoň když ještě nezačala snášet vejce. Sýkora modřinka (*Parus caeruleus*) se chová stejně jako sýkora koňadra, odkládá začátek snůšky a přerušuje ji, jakmile to začíná (Kluyver 1951).

Avšak není známo, co je příčinou menších snůšek, jako například u rorýse obecného, ale pravděpodobně souvisí s obecnými sezónními poklesy (Klomp 1970). Dobrý příkladem pro vliv extrémního počasí na velikost snůšky je práce Snowa (1958), kde v období 1950-1955 v Oxfordu studoval kosa černého. Během extrémního sucha v dubnu 1954 bylo neobvykle chladné období a v průběhu celého studia byla průměrná velikost snůšky nejnižší, ale vrátila se k normálním hodnotám, jakmile studená vlna skončila, ačkoli přetrvávalo sucho na dalších pět dní. Tento výsledek naznačuje, že v mírných oblastech je nedostatek potravy, když začíná kladení vajec. Perrins (1965) tento výzkum podpořil a ukázal na konkrétním příkladu a prokázal, že je důležitý také vliv ostatních faktorů. Samice sýkory koňadry nezačne snůšku, pokud před tím nemůže najít dostatek potravy, ale počet vajec není přímo ovlivněn množstvím potravy. Potrava sýkory během jara roste exponenciálně, zatímco velikost snůšky klesá během tohoto období. Pokud tento druh začne snůšku a nebude

výjimečně chladné počasí, které výrazně snižuje množství potravy, bude stačit přísun potravy i pro její pokračování (Klomp 1970).

3.5.3 Geografické podmínky

Klomp 1970 se zmiňuje, že byly nalezeny rozdíly v průměrné velikosti ptačí snůšky. Ta je ovlivněna geograficky oddělenou populací stejného druhu, které obývají různé biotopy, a předpokládá se, že tyto rozdíly mají genetický základ. Kluyver (1951) studoval velikost snůšky sýkory koňadry mezi jednotlivými typy stanovišť v Holandsku, kde má také částečně vliv hustota populace. Kluyver (1951) a Lack (1955) zjistili, že sýkora koňadra má relativně velkou snůšku v dutině borovice lesní, částečnou příčinou je nízká hustota populace. Velikost druhé snůšky ovlivňuje, ve srovnání s první, pozvolný pokles borovice lesní v poměru k listnatým stromům. Kluyverova čísla ve studii naznačují, že pozdější druhé snůšky jsou menší u listnatých stromů než u jehličnanů. Průměrná snůška sýkory koňadry byla stejná mezi vedlejšími stanovišti ve stejném lese, který měl pravidelnou cirkulaci jednotlivců, takže vliv genetických rozdílů by se mohl s určitostí vyloučit. V oblastech s vysokými duby či jilmy byla průměrná snůška větší (9,99-10,21) než v oblastech s nižšími a hustšími stromy (8,97-9,28). Tyto rozdíly jsou důsledkem variace věkového složení hnízdících ptáků na různých stanovištích (Perrins 1965).

Dalšími výzkumy se zabýval Creutz (1955), našel malé rozdíly ve velikosti snůšky mezi populací lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) obývajících sady (6,5 vajec), parky (6,3) a smíšené lesy (6,1) ve východním Německu. Vliv biotopu souvisí s určitou formou reakce ptáka na životní prostředí, což ovlivňuje velikost snůšky, ale proximální faktory nejsou známy.

3.5.4 Zeměpisná šířka

Ptáci žijící v temperátní oblasti, která zahrnuje mírný pás severní polokoule, mají většinou větší snůšky než druhy z tropických oblastí. Důsledkem může být prodlužující se délka dne a s tím související shánění potravy pro mláďata (Lack 1947, Ricklefs 1980, Hussell 1997). Pokud tyto ptáci mají k dispozici dostatek potravy, mohou klást větší snůšku. Například severoamerická liduška proměnlivá (*Anthus rubescens*) má poměrně rozsáhlý areál rozšíření od Kalifornie až po Aljašku. V Kalifornii měla liduška velikost snůšky 4,8 vajec a na Aljašce 5,8 (Hendricks 1997). Druhou hypotézu proč k takovému jevu dochází, nastínil Martin et al. 2000.

Jelikož je v tropických oblastech vyšší míra predace, není vhodné pro samici investovat tolik energie do tvorby velkých snůšek.

3.5.5 Predace

Hlavní příčina neúspěšného hnízdění ptáků je predace (Ricklefs 1969, Martin 1995). Několik druhů ptáků neinkubuje, dokud nesnesou poslední vejce a proto větší snůška je delší dobu nehlídaná a může být vystavena predaci (Klomp 1970). Lack (1947) se zabýval tímto principem, který by mohl přispět k omezení maximální velikosti snůšky. Například koroptev klade jedno vejce denně a šance, že predátor nalezne hnízdo, je vyšší než 1:16 za den. Genotypy, které snesou průměrně 15 vajec, produkuje více potomků než ti, kteří snesou 16 vajec. Více než 6% hnízd denně jsou nalezeny a zničeny predátory (Klomp 1970). Lack (1947) se domnívá, že tato hodnota je příliš vysoká. Snůška koroptve je vyšší ve Finsku a Německu, než je tomu v Anglii, neboť hustota predátorů je pravděpodobně vyšší na kontinentu než v Anglii (Klomp 1970).

Predační tlak musí být ještě vyšší u druhů, které mají menší snůšku než koroptev. Například predáční tlak snůšky kajky mořské (*Somateria mollissima*) je omezen na pět vajec. Za den predátoři zničí snůšku z 6-17%. Vysoké procento predáčního tlaku je u kajky mořské na Kent Island, kde 70% z hnízd je nalezeno predátory ještě před vylíhnutím (Paynter 1951).

Lack & Lack 1958 sledovali mlynaříka dlouhoocasého (*Aegithalos caudatus*), kde predátoři zničili tolik hnízd při inkubaci a během kladení vajec, jako v době, kdy byla mláďata krmena. Dostupné údaje naznačují, že predátoři pozorují rodiče mláďat a tím objevují hnízda, ale je možné že větší mláďata, představují vyšší riziko objevení predátory, protože jsou hlučnější. Perrins (1965) tuto teorii pozoroval na sýkoře koňadře a také Newton (1964) dále podpořil tuto teorii studiem pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*). Oba autoři referovali, že větší mláďata jsou obzvláště hlasitější, protože jsou hladovější. Intenzivnější predace může být konečný faktor na ovlivnění velikosti snůšky.

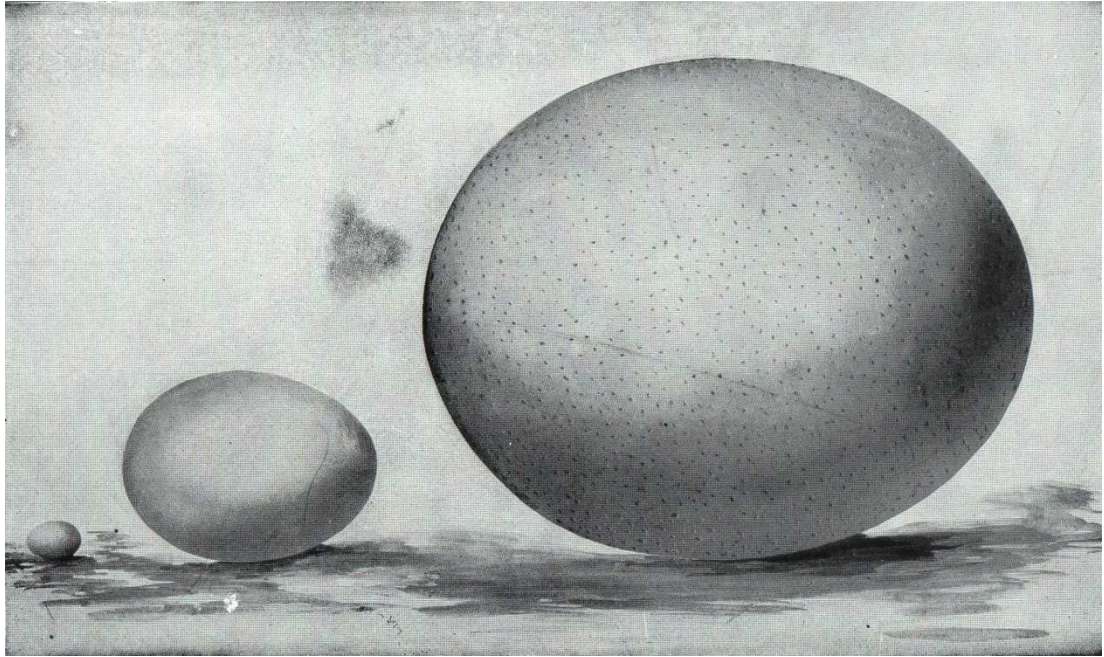
Predace je jeden z hlavních problémů, který ovlivňuje velikost snůšky. Ptáci se tomuto problému přizpůsobili a mohou mít menší snůšku, začít dřívější inkubaci či ji urychlit apod. Například drozd rezavobřichý (*Turdus rufiventris*) má menší snůšku, protože trpí větší predací, než ptáci s menším predáčním tlakem (Ferretti et al. 2005).

Větší snůška představuje velkou energetickou investici do reprodukce a nese sebou možná rizika. Menší snůška je méně energeticky náročná a je lépe schovaná a přináší možnost náhradní snůšky. Dobrou ochranou snůšky proti predátorům je také krypte ptačích hnízd. Například hnízdo čejky chocholaté splývá s otevřenou krajinou s minimem hnízdního materiálu (Cramp 1990).

3.6 Velikost ptačích vajec

Velikost ptačích vajec ukazuje pozoruhodné variace v rámci snůšek u mnoha druhů (Christians 2002). Všeobecně lze říci, že čím je pták větší, tím má i větší vejce. To znamená, že pštros má vejce obrovská a naopak kolibřík, nejmenší žijící pták, klade menší vejce, porovnání velikosti vajec je na obrázku č. 5 (Walters 2007). Pokud jsou vejce menší v poměru k velikosti těla samice a mládě je menší, rodičovská péče bude delší, tzv. trade-off (Dol'nik 2000). Velikost vajec souvisí s mateřskou tělesnou kondicí a dostatkem potravy v období reprodukce vajec (Martin 1987, Galbraith 1988). Pokud je nižší predační riziko, ptáci investují do větší snůšky, ale na úkor velikosti vajec (Martin et al. 2006). Mláďata z větších vajec jsou krátce po vylíhnutí v lepší kondici a většího vzrůstu (Smith et al. 1995). Blomqvist et al. (1997) se domnívá, že taková to mláďata jsou pozitivně ovlivněna k jejich přežívání v hnízdě. Velikost vajec může také souviset s aktuální dostupností potravy pro mláďata. Velikost vajec nemá příliš velký vliv, pokud rodiče jsou schopni obstarat mláďatům dostatek potravy. Pokud je nedostatek potravy, tak lepší šanci na přežití mají mláďata z větších vajec (Smith et al. 1995, Christians 2002).

Velikost jednotlivých vajec ve snůšce dokonce souvisí se zeměpisnou šířkou. Druhy žijící na jižní polokouli či tropické druhy snášejí menší vejce než jejich příbuzní na severní polokouli. U pěvců se velikost vajec a snůšky zvětšuje s velikostí těla samice a větší vejce mají ty samice, které se společně se samce podílejí na rodičovské péči (Martin et al. 2006).



Obr. 5: Porovnání velikosti vajec: zleva vejce kolibříka, slepice a pštrosa

Zrdoj: C. B. Beach (1994)

3.6.1 Parazitické kukačky

Parazitické kukačky kladou jedny z nejmenších vajec, co se týče poměru k tělu samice, protože jedno vejce dosahuje hmotnosti pouze 4% váhy samice (Rahn et al. 1975). Je tomu tak, protože většina z nich parazituje u pěvců. Ti mají menší velikost těla a tím pádem i menší vejce. Kukačky musely omezit velikost svých vajec, aby jejich vejce nebyla tak snadno objevena a náhradní rodiče se o ně postarali. Také existuje řád kukaček (*Cuculiformes*), které se starají o svá mláďata a pokud se vejce porovnají s parazitickými kukačkami, tak mají daleko větší vejce. Nejmenší vejce má kukačka, jejíž mláďata po vylíhnutí vyhodí z hnízda ostatní mláďata. Naopak kukačky, jejichž mláďata vyrůstají společně se svými nevlastními sourozenci, mají o poznání větší vejce, protože kladou svá vejce do hnízd ptáků, kteří jsou podobně velcí, aby mláďata měla větší šanci na přežití mezi nevlastními sourozenci (Krüger & Davies 2004).

3.6.2 Prekociální a altriciální ptáci

U prekociálních mláďat (utíkají z hnízda, jsou schopni se o sebe postarat) samice vynaloží do produkce vajec více energie, aby mláďata úspěšně dokončila vývoj. Kvůli rodičovské investici do péče o mláďata, jsou vejce prekociálních ptáků větší

než vejce altriciálních ptáků (Blackburn 1991, Figuerola & Green 2006). Samice pštrosa dvouprstého (*Struthio camelus*), klade největší vejce vážící až 1500 g. Vejce váží méně než 10% váhy samice, protože váha dospělé samice se pohybuje kolem 100 kg (Jarvis et al. 1985). Zvláštností jsou ptáci roku kivi (*Apteryx*), protože menší samice v poměru k tělu kladou větší vejce než větší samice. Vejce dosahují až 22% celkové tělesné hmotnosti samice, ale samice déle inkubují (Calder 1979). Altriciální samice investují do velikosti vajec méně energie než samice prekonciální, protože musejí pečovat o nedovyvinutá mláďata.

3.6.3 Globální oteplování

Velikost ptačích vajec může být ovlivněna změnou klimatu (Tryjanowski et al. 2004). Pokud fitness ovlivňuje velikost vejce, pak rozdílné velikosti vajec mezi populacemi jsou indikátorem různých tlaků a omezení ptáků. Velikost vajec pozitivně koreluje s okolní teplotou a rostoucí jarní teploty mohou mít vliv na rozmnožování a na velikost ptačí populace. Järvin (1994) prezentoval zajímavou hypotézu, že globální oteplování může mít příznivé účinky na reprodukci ptáků. Tuto hypotézu studoval na lejsku černohlavém, kdy v letech 1975-1993 se zvýšil objem vajec. Tyto výsledky byly převzaty z vědecké komunity a byly prezentovány jako potenciální příklady pozitivního vlivu změny klimatu na ptáky (Walter et al. 2002).

Tryjanowski et al. (2004) studovali velikost vajec ťuhýka obecného (*Lanius collurio*) a potenciální vliv průměrné teploty v období rozmnožování. Na zemědělské krajině jihozápadního Polska poblíž Leszna v období 1971-2002 se objem vajec výrazně snížil, protože se ptáci rozmnožovali podstatně dříve. Důsledkem může být řada faktorů včetně změny teploty a zásobování potravinami. Jedním z možných vysvětlení je, že sezónní změny v průměrné hodnotě velikosti vajec ve snůšce jsou dosaženy mechanismem, který upravuje velikost a složení každého vejce v souladu s individuální dobou snášení.

Vliv náhlých změn počasí (chladné a deštivé období trvající několik dní) má vliv na dostupnost vhodné stravy (hmyz) pro hnízdní přežití (Tryjanowski et al. 2003). Změny počasí v nepředvídatelném krátkém období můžou zvýšit frekvenci v rámci oteplování a to může mít vliv na produkci vajec (McCarthy et al. 2001). Pokud se sníží přísun potravy pro samici, která snáší vejce, ovlivní to její kondici natolik, že se může snížit průměrná velikost vejce (Tryjanowski et al. 2004). Houston et al. (1983)

se ve své práci zmiňuje, že samičí kondici ovlivňuje potenciál životního prostředí a to je důsledkem, že velikost vajec je vyšší opakovaně z objemu vajec během sledovaného období.

Velikost vajec je mezi druhy velmi rozmanitá. Každý ptačí jedinec má svůj životní styl a tomu přizpůsobí velikost vajec. Je tomu tak např. u kukačky, která je nucena snášet menší vejce, aby odpovídala rozměrům hostitelského hnízda. Také je tu souvislost s přísunem potravy, který může být ovlivněn globálním oteplováním, přičemž řada důsledků a dopadů změny klimatu má vliv na pokles objemu vajec.

3.7 Inkubace vajec

Inkubace vajec je další klíčový proces, který je spojen s ptačí reprodukcí (White & Kinney 1974, Deeming 2022a). Pro zárodek je důležité teplo, které potřebuje k vývoji, jelikož ptačí zárodky nejsou schopny si ho vytvářet samy. Zajištění tepla zůstává na rodičích, kteří obvykle na vejcích sedí (Walters 2007). Felix (1978) uvádí, že někteří ptáci svá vejce neinkubují sami, buď je uloží do hnízd jiných ptáků, nebo je zahrabou do hromad či do písku vedle horkých pramenů. Zvláštní způsob hnízdění mají taboni. Ti na vejcích nesedí, ale svá vejce zahrabávají do země, písku a humusu či je snášejí do zahrabaných kup rostlin. Tím pádem vejce nejsou zahřívána rodičem, ale pouze slunečním teplem a pravděpodobně teplem, které vzniká hnitím rostlinných částí (Hanzák & Hudec 1963).

Dvě novější studie zjistily, že bahňáci jsou schopni úspěšné inkubace 5 vajec ve snůšce, aniž by vznikly patrné energetické náklady, dokud se mláďata nevylíhnou (Wallander & Andersson 2002, Larsen, Lislevand & Byrkjedal 2003). Lengyel (2009) ve svém výzkumu podporuje hypotézu, že velikost snůšky u bahňáků může být omezena inkubačními možnostmi rodičů.

3.7.1 Začátek inkubace a inkubační péče

Mnoho ptáků začíná inkubaci po snesení posledního vejce. Je tomu tak například u kachen, pěvců a hrabavých ptáků. Některé druhy, jako jsou sovy či dravci, ale začínají inkubaci, jakmile snesou první vejce a z něho se následně vylíhne mláďe. Ale také lze inkubaci snůšky zahájit dříve, tedy ještě před snesením celé snůšky. Samice si tím může zkrátit hnízdní cyklus a tak sníží predační riziko, alespoň pro dříve vylíhlá mláďata (Hussell 1972, Hussell 1985). Při odložené inkubaci má

samice dostatek času, aby nashromáždila potřebné množství energie, což se vyplatí na začátku hnízdní sezóny, protože okolní teplota je nižší a tím je inkubace energeticky náročnější. Rowe et al. (2009) pozorovali odloženou inkubaci například u drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*), kde samice začaly inkubovat až čtyři dny po snesení posledního vejce.

U některých druhů ptáků inkubuje pouze samice, jsou to například kachny a hrabaví ptáci. V ojedinělých případech je inkubace prováděna výhradně samcem, z evropských druhů je tomu tak u lyskonohů (*Phalaropus sp.*) a částečně také kulíka hnědého (*Charadrius morinellus*). U dalších druhů sdílejí oba rodičové povinnosti týkající se inkubace, jsou to například některé druhy pěvců, datlů, holubů, racků. (Felix 1978).

Při inkubaci u pěvců se obě pohlaví střídají v sezení většinou po necelé hodině, ale mohou mít i několikahodinové intervaly. Ptáci hnízdící na pobřeží, jako jsou rackové a rybáci, se střídají v sezení po několika hodinách. Ptáci, kteří loví potravu na otevřeném moři, jako například buňáci, se střídají až po několika dnech (2-12). Střídání po 2-3 týdnech se vyskytuje u velkých druhů albatrosů (Veselovský & Dungal 2001).

3.7.2 Teplota inkubace

Inkubační teplota je teplota, při které může pokračovat normální vývoj embrya. Obecně platí, že inkubační teplota ptačích vajec je konzervativní a změna v rámci druhu je malá (Deeming & Ferguson 1991). Embryo v druhé polovině inkubace je citlivé spíše na přehřátí než na delší podchlazení. Zárodky mohou být usmrceny přehřátím, pokud je na otevřených hnízdech v mírném pásu sluneční teplo. Mnohá zbarvení, která se dříve pokládala za ochranná, mají dnes význam pro odrážení infračervených paprsků. Ptáci sami zabraňují přehřátí tím, že stíní vlastním tělem či stavějí hnízda ve stínu a větrají vejce. Sedící ptáci se pravidelně koupají před vystřídáním, aby na vejce dosedali s promočeným břišním opeřením, protože inkubace představuje obrovskou energetickou investici rodičů, která se s opakovanými přerušeními inkubace dále zvyšuje (Veselovský & Dungal 2001).

Je zajímavé, že pokud se nepřítel přiblíží k ptákům, kteří sedí na silně sezených vejcích, tak zůstávají vytrvale dál sedět. Z hlediska termoregulačního je tomu tak, protože k silnému nasezení je potřeba obrovská energetická investice rodičů, kterým

se nadto začnou zmenšovat pohlavní žlázy při dlouhotrvajícím sezení (Veselovský & Dungal 2001).

Ptáci zahřívají svou snůšku na teplotu až 37,5°C (Deeming & Ferguson 1991). Optimální teplota inkubace se pohybuje v rozmezí 2-3°C pod normální tělesnou teplotou. Zárodek zahyne, pokud je vyšší teplota, nad 42°C. Pokud je teplota pod 30°C, tak se přestává vyvíjet zárodek. Je zajímavé, že některé ptačí zárodky naopak snášejí chvilkové i velmi nízké teploty. Je tomu tak například u kachen, kdy se kachňata úspěšně vyvíjejí z vajec, která popraskala mrazem (Veselovský & Dungal 2001).

Pro kiviho a trubkonosé jsou typické nízké inkubační teploty. Teploty v kupách tabonů se pohybují v rozmezí 32-35°C. Pokud je ptactvo v umělém odchovu v líhni, může zvýšená teplota zrychlit vývoj zárodku. Doba inkubace se často prodlužuje o více než 50%, pokud zárodek ve vejci odumřel či probíhá sezení na neoplozených vejcích (Veselovský & Dungal 2001).

3.7.3 Doba inkubace

Délka inkubační doby, tj. od doby kdy ptáci sedí na vejcích až po vylíhnutí mláďat, se liší zejména v závislosti na ptačí velikosti. Malé druhy ptáků inkubují od 12 do 15 dnů, u větších ptáků je to kolem 20 – 30 dnů. Například kachny inkubují kolem 26 dnů (Felix 1978). Pokud ptáci snesou větší vejce, doba inkubace bude delší než u vejce menšího (Rahn a Ar 1974). Například krkavec sedí na vejcích 21 až 33 dnů, naopak vrána jen 18 až 20 dnů a sojka 16 až 17 dnů (Hanzák & Hudec 1963). Malé druhy pěvců mají nejkratší dobu inkubace, která trvá od 10-12 dnů, naopak nejdelší dobu sezení mají albatrosi (80-95 dnů). Délka líhnutí u tabonů je závislá na teplotě v jejich líhni, může se protáhnout až na 95 dnů pokud jsou teploty nižší. Kivi také sedí velice dlouho, doba líhnutí je 80-90 dnů, důsledkem může být jeho velmi nízká tělesná teplota (Veselovský & Dungal 2001). Například vejce kolibříka (*Trochilidae*), vážící pouze 0,4 g, je délka inkubační doby pouze 11 dní (Rahn a Ar 1974).

Kratší dobu inkubace mají druhy, jejichž hnízda jsou vystavena většímu predáčnickému tlaku než druhy, jejichž hnízda mají menší predáčnický tlak (Martin 2002). Studie Tombreho & Erikstada (1996), ukázala, že bernešky bělolící (*Branta leucopsis*) měli delší inkubační dobu a tím pádem větší predaci.

3.7.4 Hnízdní nažiny

Záleží především na teple, které rodič předává vyvíjejícím se zárodkům prostřednictvím hnízdních nažin, protože peří je výborný tepelný izolátor (Veselovský & Dungel 2001). Ty se u většiny ptáků vytváří v době hnízdění v místě kontaktu vejce s tělem ptáka. Bývají buď absolutně holé či jsou jen řídce porostlá prachem a v době hnízdění jsou bohatě prokrveny zvýšeným počtem cév. Díky nažině vejce přicházejí do přímého kontaktu s teplým tělem ptáka, který sedí na snůšce a tím ji zahřívá (Hanzák & Hudec 1963, Walters 2007). Pokud se tělesné teplo rodičů přenáší holými plochami, zlepšuje se teplota vajec při inkubaci. Někteří ptáci si peří na břicho vyškubávají sami nebo jim samovolně vypadává působením hormonů při hnízdění. Když začínají ptáci stavět hnízda, tvoří se nažiny působením pohlavních hormonů a prolaktinu. U různých skupin se jejich počet liší. Jedinou hnízdní nažinu uprostřed břicha nalezneme u pěvců a dvě postranní mají bahňáci. Jednu střední a dvě postranní mají kurové. Naopak u tučňáků, veslonohých ptáků a kachen nažiny chybějí, tito ptáci si během hnízdění vytrhávají prachová pera z břicha. Předávání vejcím potřebné teplo velkými plovacími blánami dělá pelikán a kormorán. Holá místa na kůži mohou mít také funkci signální či vyjadřující rozdíly mezi pohlavími (Veselovský & Dungel 2001). Po vyhnízdění peří zase dorůstá. Co se týče anatomické stránky, nerozlišujeme pouze hnízdní nažinu, ale jsou to i ostatní holá místa mezi péřovými poli na těle ptáka (Hanzák & Hudec 1963). Neopeřené plochy na těle ptáků se vyskytují z několika důvodů. Usnadňují pohyb, protože neopeřené plochy poskytují lepší řízení a udržování teploty. Příkladem jsou ptáci v tropických oblastech, protože opeřená kůže se ochlazuje hůře než holá (Veselovský & Dungel 2001).

Pokud sedí na vejcích oba partneři, oběma se vyvíjejí hnízdní nažiny. U těchto druhů sedí pouze samice: u vrubozobých, kurových, většiny dravců, všech sov, zoborožců, kolibříků a z pěvců zejména u rajek, lemčků a lyrochvostů. U polyandrických druhů, jako jsou ostnáci a lyskonozi rodu *Phalaropus*, mají hnízdní nažiny pouze samci, protože jen oni sedí na vejcích (Veselovský & Dungel 2001).

3.7.5 Asynchronní inkubace

S asynchronní inkubací se můžeme setkat u některých druhů ptáků. K tomuto jevu dochází, pokud začne samice inkubovat nekompletní snůšku. Interval mezi

jednotlivými snesenými vejci může být několik hodin až jeden den, díky tomu začne dřívější inkubace a mláďata vylíhla z dříve snesených vajec mají výhodu, že jejich líhnutí a vývoje začne dříve (Clark & Wilson 1981). Jelikož se jednotlivá mláďata nelíhnou najednou, tak mláďata jsou odlišná ve velikosti a stáří (Szöllösi et al. 2007). Poslední narozené mládě má nižší tělesnou hmotnost a může hladovět či být utlačován svými staršími sourozenci, proto často po narození mládě umírá (Hilström & Olsson 1994). Hilström et al. (2000) studovali tento typ líhnutí u racka stříbřitého (*Larus argentatus*), poslední snesené vejce se líhne přibližně o čtyři dny později než předchozí vejce. Asynchronní inkubací vajec již od prvního sneseného vejce se přizpůsobili někteří ptáci nepředvídatelným podmínkám prostředí při rozmnožování. U kormoránů, volavek, dravců, sov, ale i rorýsů je tento jev známý. K úhynu mladších mláďat dochází při zhoršených klimatických podmínkách a nedostatku potravy (Veselovský & Dungal 2001).

3.8 Bahňáci jako ekologická skupina

Bahňáci jsou velmi početnou a ekologicky velmi rozrůzněnou skupinou ptáků (Hanzák & Hudec 1963). Zahrnují několik čeledí, z nichž jsou kulíkovití (Charadriidae) a slukovití (Scolopacidae) největší skupinou. Bahňáci jsou blízce příbuzní rackům, chaluhám, alkám a rybákům (Svensson et al. 2012). Mají menší a poměrně štíhlé tělo (Hanzák & Hudec 1963). Mezi nejmenší u nás hnízdící druhy patří kulík říční (*Charadrius dubius*), který váží kolem 40 g a má rozpětí křídel asi 35 cm. Koliha velká (*Numenius arquata*) patří se svou váhou 800 g a s rozpětím křídel kolem 100 cm mezi největší druhy bahňáků (Hudec & Šťastný 2005). Bahňáci se vyznačují dlouhýma nohama, protože se často pohybují ve vodě. Dlouhý a tenký zobák slouží k vybírání potravy z vody či hlubokého bahna (Hanzák & Hudec 1963, Hudec & Šťastný 2005). Zobák je většinou přímý, ale například břehouš rudý (*Limosa lapponica*), zejména ale tenkozobec opačný (*Recurvirostra avosetta*) mají zobák zahnutý nahoru, naopak srpatkovití (*Ibidorhyncha*), ale taky kolihy aj. mají zobák zahnutý dolů. Zvláštní způsob zahnutí zobáků doprava můžeme vidět například u kulíka křivozobého (*Anarhynchus frontalis*) (Hudec & Šťastný 2005). Bahňáci obvykle žijí podél pobřeží u vody, v bažinách či mokřadech. Sušším biotopům se přizpůsobili jen někteří (Svensson et al. 2012). Příkladem může být čejka běločelá (*Vanellus armatur*) a čejka trnitá (*Vanellus spinosus*), hnízdí na

suchých a otevřených plochách, ale ani tyto plochy nebývají příliš vzdálené od vody (Šťastný & Bejček 1999). Bahňáci se živí červy, měkkýši, hmyzem a koryši, avšak někdy také malými rybkami či rostlinou potravou apod. (Svensson et al. 2012).

V příloze 1 je uvedeno rozdělení dlouhokřídlých (*Charadriiformes*), kam spadají podřády bahňáků (*Charadrii*), racků (*Lari*) a alků (*Alcae*), které jsou dále rozděleny do několika čeledí dle del Hoya et al. (1996).

3.8.1 Změny tělesné hmotnosti během ročního cyklu

V průběhu ročního cyklu bahňáci procházejí významnými změnami v tělesné hmotnosti. Rozdílné hmotnosti byly velmi důkladně prostudovány na zimovištích a migračních cestách. Tyto studie pomáhaly pochopit adaptace bahňáků k dlouhým letům a přežití v zimě (e. g. Johnson 1985, Summers et al. 1987, Ens et al. 1990, Castro et al. 1992, Summers et al. 1992, Lindström & Piersma 1993). Při rozmnožování vykonávají činnosti, které jsou náročné z hlediska energie, jako je například ochrana teritoria, kladení vajec, inkubace a péče o mláďata. Toto vše se odrazí ve změnách jejich tělesné hmotnosti. Produkce energie je obzvláště omezující v drsných klimatických podmínkách Arktidy, kde se mnoho druhů bahňáků rozmnožuje. Předěšlé studie bahňáků byly zaměřeny na hnízdiště na Arktidě v primární době hnízdění (e. g. Morrison & Davidson 1990, Piersma & Morrison 1994). Ovšem tyto studie neposkytly materiál pro meziroční srovnání. Nejnovější studie na poloostrově Tajmyr ukázala, že nejvyšší tělesná hmotnost je v průběhu inkubace ve srovnání s výchovou mláďat v jedné snůšce u jespáka písečného (*Calidris alba*), jespáka malého (*Calidris minuta*) a jespáka křivozobého (*Calidris ferruginea*) (Schekkerman & van Roomen 1995, Soloviev & Tomkovich 1995).

3.8.1 Velikost snůšky u bahňáků

Velikost snůšky u bahňáků je téměř neměnná a její studium má dlouhou a zajímavou historii (Johnsgard 1981). Bahňáci, kteří se pohybují v rozmezí do tropů až k arktickým oblastem, od pobřeží až po vysokohorská stanoviště, od otevřených polopouští do uzavřených boreálních lesů, mají velmi různorodé párovací systémy a strategie rodičovské péče, přesto kladou stejnou snůšku, čtyř vajec, avšak některé druhy mohou mít snůšku o velikost dvou nebo tří vajec (Maclean 1972, Johnsgard 1981, Reynolds & Székely 1997, Székely, Webb & Cuthill 2000). Výjimeční jsou pisily, které snášejí pět vajec. Experimenty o odebrání vajec ze snůšky ukázaly, že

bahňáci jsou schopni klást mnohem více vajec, než jsou 4, což naznačuje, že náklady na produkci vajec nejsou nijak mimořádně vysoké (Kennedy 1991, Haywood 1993, Grønstøl, Blomqvist & Wagner 2006). Jedna z hypotéz ukazuje, že velikost snůšky u bahňáků je limitována schopnostmi rodičů úspěšně inkubovat velké snůšky (Lack 1947).

Dle Lacka (1947) mají bahňáci omezenou inkubační schopnost, která je limitována čtyřmi vejci, protože jejich velké rozměry znesnadňují inkubaci vajec. Později tento názor opustil, protože několik dalších studií ukázalo, že u některých bahňáků je snůška zvětšena na pět vajec (pisily), aniž by snižoval reprodukční úspěch.

Produkce z více snůšek může být energeticky náročná, proto se očekává že, v polyandrii dají samice přednost snižování nákladů, které souvisejí s produkcí jednotlivých snůšek (Ricklefs 1974, 1977). Ross (1979) navrhl ve svém výzkumu tři způsoby, kterými se mohou snížit náklady samice na vícenásobné produkci snůšky. Za prvé by měly samice snášet malé vejce. Za druhé samice mohou rozvíjet velikost těla, čímž se sníží relativní náklady na produkci vajec. Za třetí mohou samice přijmout variabilní chování při páření, které jim umožní využít místně či časově bohaté potraviny, jenž mohou přispět k produkci vajec.

4. Vlastní šetření

Z knihy del Hoyo (1996) jsem vypsala výšku a hmotnost těla ptáka, velikost snůšky, délku inkubační doby, dobu vzletnosti mláďat, oblast hnízdění a celkového výskytu u všech druhů bahňáků (Příloha 2). Z dat zaznamenaných v tabulce jsem zjišťovala, zda bahňáci, mají tendenci měnit velikost snůšky s ohledem na některé z výše popsaných atributů. Soustředila jsem se zejména na velikost snůšek u čeledí Charadriidae a Scolopacidae.

Nejzajímavější diskuse ohledně velikosti snůšky se týká variability v geografickém gradientu a tento jev je spojován se dvěma fenomény – nabídkou potravy (tam kde je jí méně, by měly být snůšky menší) a rizikem predace hnízd (tam, kde je vyšší, by měla být snůšky menší). Jak uvádějí Moreau (1944) a Lack (1947) velikost ptačí snůšky se zvyšuje s rostoucí zeměpisnou šířkou. Vysvětlují to tím, že ptáci rozmnožující se v blízkosti rovníku, mají tendenci mít menší snůšku. Tento jev je způsoben dle Martina (1996), vyšší hnízdní predací v tropických oblastech. Například rybák velkozobý (*Hydroprogne caspia*) a ouhorlík septní (*Glareola pratincola*) snášejí menší snůšky v Africe než v Evropě (Hockey 1997).

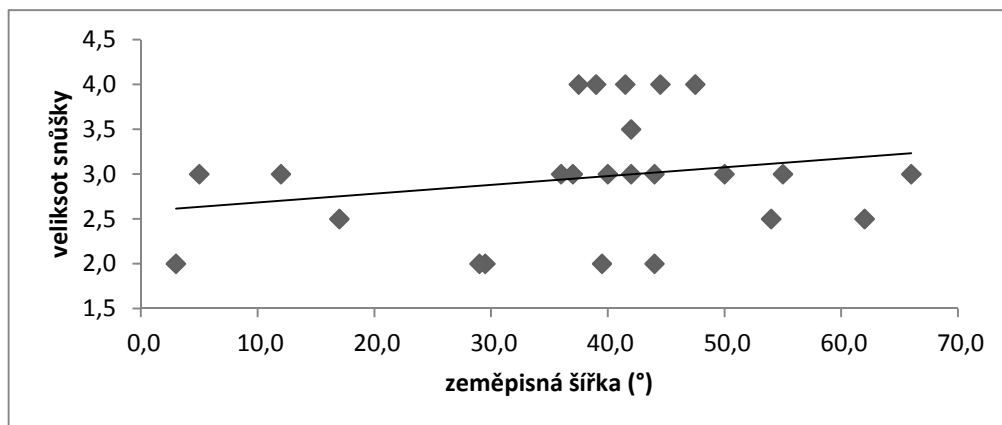
Bahňáci jsou rozšířeni od tropů až po Arktidu a lze proto na nich tuto hypotézu testovat. Jelikož jsou prekonciální, jejich mláďata jsou odkázána na samotný sběr potravy, kdy jsou navíc vystavena velkému riziku predace. Lze proto dále nepřímo testovat nabídku potravy pro mláďata prostřednictvím jejich rychlosti růstu – tam, kde je méně potravy porostou pomaleji, zatímco tam, kde je vyšší predace, porostou rychleji (aby se riziko predace mláďat omezilo na kratší dobu).

Celkem ze 153 druhů čeledí Charadriidae a Scolopacidae má obvykle 4 vejce v plné snůšce 56,2%, je zde ale určitá variabilita. Některé druhy mají 3, popřípadě i 2 vejce ve snůšce. Jde často o druhy hnízdící v tropech nebo subtropích, je to například kulík africký (*Charadrius pecuarius*) a kulík mořský (*Charadrius alexandrinus*). Naopak i druhy severské mohou mít redukované snůšky, jde např. o kulíka hnědého (*Charadrius morinellus*), hnízdícího v sekvenční polyandrii (samice snáší snůšky pro více samců, kteří inkubují). Jde však spíše o výjimky. Jednoznačný trend zde tedy není. Menší velikost snůšek v tropech v porovnání smírným pásmem Skutch (1949) objasňuje tím, že rodiče v tropech nemají dostatek potravy na produkci počtu mláďat, tuto hypotézu doplňuje Lack (1966), který uvádí, že velikost snůšky se

v tropech vyvinula pod vlivem predačního tlaku, jelikož míra predace je v tropech podstatně vyšší než v mírných arktických oblastech. Mezi hlavní predátory v tropech patří hadi (Wagner 1957). Nejvýraznější pokles velikosti snůšky od severních oblastí do tropů zaznamenal Jetz et al. (2008).

Vzhledem k tomu, že u mnoha druhů nebyly k dispozici rozměry vajec, namísto tohoto parametru byla využita doba dospívání mláďat, která je uváděna v kompendiu del Hoyo (1996) využitím pro souhrnnou tabulku u mnohem většího počtu druhů. Je známo, že z větších vajec se líhnou vyspělejší mláďata a tak je ukazatel této periody nepřímým indikátorem velikosti vajec. Navíc lze tento ukazatel využít při testování predační a potravní hypotézy vysvětlující velikost snůšek (viz. níže). Z grafu 1 je patrné, že velikost snůšek čeledi Charadriidae mírně roste od rovníku k pólu, tedy v souladu s predační i potravní hypotézou.

Graf 1: Velikost snůšky Charadriidae



Graf 2 zobrazuje čeleď Scolopacidae, která je v závislosti na velikosti snůšky oproti čeledi Charadriidae poněkud konzervativnější.

5. Závěr

- Velikost vajec je u ptáků velmi variabilní. Například pštrosí vejce, které je největší ptačím vejcem, je několikanásobně větší než vejce kolibříka, které se naopak řadí k nejmenším ptačím vejcím. Velká variabilita je i u ptačích snůšek, kde koroptev polní má ve snůšce 14-20 vajec a rorýs má pouze 2-4 vejce.
- Velikost vajec je obecně ovlivněna tělesnou kondicí samice, dostatkem a dostupností potravy pro mláďata i pro samice, predací, zeměpisnou šířkou
- Velikost snůšky je ovlivněna stáří samicí, dostatkem potravy, zeměpisnou šířkou a hlavně predací
- U bahňáků převažuje konzervativní velikost snůšky, která obsahuje 4 vejce. Ale existují výjimky jako je například sluka tmavá (*Scolopax saturata*), vodoušek temný (*Prosobonia cancellata*),
- ; kteří mají 2 vejce ve snůšce.
- U bahňáků snůška varíruje od rovníku k pólům, kdy se počet vajec ve snůšce může pohybovat v rozmezí od dvou do čtyř vajec. Například čejka chocholatá má snůšku o velikosti 4 vajec, kulík mořský snáší 3 vejce.
- Predační a potravní hypotéza vysvětlují velikosti snůšek u bahňáků v geografickém gradientu. Vlastní šetření poukázalo na nevýrazný trend rostoucí doby do vzletnosti s rostoucí zeměpisnou šířkou, tedy snižující se predace a/nebo klesající potravní nabídky směrem k pólům. Oba trendy jsou v souladu s dříve navrženými hypotézami a zdá se tedy, že i u bahňáků s poměrně konzervativní velikostí snůšky se tyto environmentální faktory uplatňují, zejména pak u čeledi Charadriidae, která se zdá být poněkud více plastická než čeleď Scolopacidae.

6. Seznam použité literatury

- AMADON D., 1964: The evolution of low reproductive rates in birds. *Evolution*: 105-110.
- ANDERSSON M., 1982b: Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 299.5886: 818-820.
- ANDERSSON M. B., 1994: Sexual selection. Princeton University Press, 599 s.
- ASHMOLE N. P., 1963: The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103.3: 458-473.
- BAÑBURA J. & ZIELIŃSKI P., 1998: Temperature and foraging success of great tits *Parus major* hunting for spiders. *Ibis* 126: 33-38.
- BEJČEK V. & ŠŤASTNÝ K., 1999: Encyklopedie ptáků. Čestlice, Rebo productions.
- BLACKBURN T. M., 1991: An interspecific relationship between egg size a clutch size in birds. *The Auk* 108: 973-977.
- BLOMQUIST D., JOHANSSON O. C., GÖTMARK F., 1997: Parental quality and egg size affect Chin survival in a precocial bird, the Lapwing *Vanellus vanellus*. *Oecologia* 110: 18-24.
- CALDER W. A., 1979: The kiwi a egg design: evolution as a package deal. *BioScience* 29:461-467.
- CASTRO G., MYERS J. P., RICKLEFS R. E., 1992: Ecology and Energetics of Sandlerlings Migrating to Four Latitudes. *Ecology*: 833-844.
- CLARK A. B. & WILSON D. S., 1981: Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest silure. *The Quarterly Review of Biology* 56: 253-277.
- CORNELL LABORATORY OF ORNITHOLOGY, 2007: How many eggs does a bird lay?. Online: <http://www.birds.cornell.edu/AllAboutBirds/studying/understanding/clutch>, cit.: 16.2.2014.
- COOKE F., ROCKWELL R. F., LANK D. B., 1995: The snow geese of La Pérouse Bay. Oxford University Press.

- COULSON J. C., WHITE E., 1961: An analysis of the factors influencing the clutch size of the Kittiwake. In: Proceedings of the Zoological Society of London. Blackwell Publishing Ltd: 207-217.
- CRAMP S. (ed), 1994: The birds of Western Palearctic. Vol 8, Oxford University Press, Oxford.
- CREUTZ G., 1955: Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca Pallas*): Eine Populationsstudie. J. Orn 96:241-326.
- DAVIES N. B., 2000: Cuckoos, cowbirds and other Cheats. Poyser, London: 312 s.
- DEEMING D. C. & FERGUSON M. W., 1991: Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptile and birds. Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles: 147-171.
- DEEMING D. C. & FERGUSON M. W., 1991: Incubation a embryonic development in reptiles a birds. In Avian incubation: 3-37.
- DEEMING C., 2002a: Avian incubation: behaviour, environment and evolution. Oxford University Press.
- del HOYO et al., 1996: Handbook of the Birds of the World. Vol. 3. Hoatzin to Auks, Lynx Edicions, Barcelona.
- DE KIRILINE LAWRENCE L. A., 1967: Comparative life-history study of four species of woodpeckers. Ornithological Monographs: 1-156.
- DOL'NIK V. R., 2000: Allometry of reproduction in poikilotherm a homoiotherm vertebrates. Biology Bulletin 27: 591-600.
- EMLEN S. T., ORING L. W., 1977: Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197.4300: 215-223.
- ENS B. J., et al. Homeward bound, 1990: Problems waders face when migrating from the Banc d'Arguin, Mauritania, to their northern breeding grounds in spring. Netherlands Ornithologists' Union, ARDEA.
- ERCKMANN W. J., 1983: The evolution of polyedry in shorebirds: an evaluation of hypotheses. – In: Wasser S. K. (ed.), Social behavior of fiale vertebrates. Academic Press: 113-168.
- FELIX J. & HÍSEK K., 1978: The illustrated book of birds. London: Octopus Books.

- FERRETTI V., LLAMBIAS P. E., MARTIN T. E., 2005: Life-history variation of a neotropical thrush challenges food limitation theory. *Proc. R. Soc. B* 272: 769-773.
- FIGUEROLA J., GREEN A., 2006: A komparative study of egg mass a clutch size in the Anseriformes. *Journal of Ornithology* 147: 57-68.
- GALBRAITH H., 1988: Effects of egg size composition and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chips. *J. Zool. (Lond.)* 214: 383-398.
- GODGRAY H. C. J., PARTRIDGE L., HARVEY P. H., 1991: Clutch size. *Annual Review of Ecology and Systematics*: 409-429.
- GRIM T., 2010: Aristotelova záhada vyřešena: Proč kukaččí mládě vraždí nevlastní sourozence? *Vesmír* 89: 238-241.
- GRØNSTØL G., BLOMQVIST D., WAGNER R. H., 2006: The importance of genetic evidence for identifying intra-specific brood parasitism. *Journal of Avian Biology* 37.2: 197-199.
- HANZÁK J. & HUDEC K., 1963: Světem zvířat. 1. vyd. Ilustrace Antonín Pospíšil. Praha: Státní nakladatelství dětské knihy: 486 s.
- HAYWOOD S., 1993: Sensory and hormonal control of clutch size in birds. *Quarterly Review of Biology* 68.1: 33.
- HAYWOOD S., 2013: Origin of evolutionary change in avian clutch size. *Biological Reviews* 88.4: 895-911.
- HENDRICKS P., 1997: Geographical trends in clutch size: a range-wide relationship with laying date in american pipin. *The Auk* 114: 773-778.
- HOUSTON D. C., JONES P. J., SIBLEY R. M., 1983: The effect of fiale body condition on egg laying in lesser black-backed gull *Larus fuscus*. *J Zool* 200: 509-520.
- HILSTRÖM L. & OLSSON K., 1994: Advantages of hatching synchrony in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology* 25: 205-214.

- HILSTRÖM L., KILPI M., LINSTRÖM K., 2000: Is asynchronous hatching adaptive in herring gull (*Larus argentatus*)? Behavioral Ecology and Sociobiology 47: 92-98.
- HOCKEY P., 1997: How many eggs in one basket? Egg and clutch sizes in birds. Africa-Birds & Birding 1.5: 53-58.
- HUDEC K. & ŠŤASTNÝ V., 2005: Fauna ČR ptáci – Aves, díl II/1. Academia Praha.
- HUSSELL D. J. T., 1972: Factors affecting clutch size in Arctic Passerines. Ecological Monographs 42: 317-364.
- HUSSEL D. J. T., 1985: Clutch size, daylength, a seasonality of resources: comments on Ashmole's hypothesis. The Auk 102: 632-634.
- CHRISTIANS J. K., 2002: Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. Biol. Rev. 77: 7-26.
- JARVIS M. J. F., JARVIS C., KEFFEN R. H., 1985: Breeding seasons and laying patterns of the southern African ostrich *Struthio camelus*. Ibis 127: 442-449.
- JÄRVINEN A., 1994: Global warming and egg size of birds. Ecography 17: 108-110.
- JETZ W., SEKERCIOGLU CH., BÖHNING-GAESE K., 2008: The worldwide variation in avian clutch size: Gross species and space. PLoS Biology 6 (12), e 303. Doi: 10.1371/journal.pbio.0060303.
- JOHNSON Ch., 1985: Patterns of seasonal weight variation in waders on the Wash. Ringing & Migration 6.1: 19-32.
- JOHNSGARD P. A., 1981: The plovers, sandpipers, and snipes of the world. Lincoln: University of Nebraska Press.
- KENNEDY E. D., 1991: Determinate and indeterminate egg-laying patterns: a review. The Condor 93.1: 106-124.
- KILNER R. M., MADDEN J. R., HAUBER M. E., 2004: Brood parasitic cowbird nestlings use host young to procure resources. Science 305.5685: 877-879.
- KLOMP H., 1970: The determination of clutch-size in birds: a review. Brill.

- KLUYVER H. N., 1951: The population ecology of the Great Tit, *Parus m. major* L. Brill.
- KOSKIMIES J., 1957: Polymorphic variability in clutch size and laying date of the Velvet Scoter, *Melanitta fusca* (L.). *Ornis Fenn* 34: 118-128.
- KRÜGER O., DAVIES N. B., 2004: The evolution of egg size in the brood parasitic cuckoos. *Behavioral Ecology* 15: 210-218.
- LACK D., 1947: The significance of clutch-size. *Ibis* 89.2: 302-352.
- LACK D., 1947: The significance of clutch-size. *Ibis* 90: 25-45.
- LACK D., 1955: British tits (*Parus spp.*) in nesting boxes. *Ardea* 43: 50-84.
- LACK D., 1956a: Further notes on the breeding biology of the swift *Apus apus*. *Ibis* 98.4: 606-619.
- LACK D., 1967: The significance of clutch-size in waterfowl. *Wildfowl* 19: 67-69.
- LACK D., 1966: Population studies of birds. Univ. Press, Oxford.
- LACK D., 1968: Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen. London.
- LACK D. & LACK E., 1958: The nesting of the Long-tailed Tit. *Bird Study* 5:1-19.
- LARSEN V. A., LISLEVAND T., BYRKJEDAL I., 2003: Is clutch size limited by incubation ability in northern lapwings?. *Journal of Animal Ecology* 72.5: 784-792.
- LENGYEL S., KISS B., TRACY C. R., 2009: Clutch size determination in shorebirds: revisiting incubation limitation in the pied avocet (*Recurvirostra avosetta*). *Journal of animal ecology* 78.2: 396-405.
- LESSELLS C. M., DINGEMANSE N. J., BOTH C., 2002: Eggs weights, egg component weights, and laying gaps in great tits (*Parus major*) in relation to ambient temperature. *Auk* 119: 1091-1103.
- LIGON J. D., 1993: The role of phylogenetic history in the evolution of contemporary avian mating and parental care systems. In: *Current ornithology*. Springer US: 1-46.
- LIGON J. D., 1999: The evolution of avian breeding systems. New York: Oxford University Press: 504 s.

- LINDSTRÖM Å., PIERSMA T., 1993: Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined. *Ibis* 135.1: 70-78.
- MACLEAN G. L., 1972: Clutch size and evolution in the Charadrii. *The Auk*: 299-324.
- MARTIN T. E., 1987: Food as a limit on breeding birds: a life history perspective. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453-487.
- MARTIN T. E., 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological monographs* 65.1: 101-127.
- MARTIN T. E., 1996: Life-history evolution in tropical and south temperate birds: what do we really know?. *Journal of Avian Biology* 27: 263-272.
- MARTIN T. E., MARTIN P. R., OLSON C. R., HEIDINGER B. J., FONTAINE J. J., 2000: Parental care and clutch size in North and South American birds. *Science* 287: 1482-1485.
- MARTIN T. E., 2002: A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proc. R. Soc. Lond., B. Biol. Sci.* 269: 309-316.
- MARTIN T. E., BASSAR R. D., BASSAR S. K., FONTAINE J. J., LLOYD P., MATHEWSON H. A., NIKLISON A. M., CHALFOUN A., 2006: Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. *Evolution* 60:390-398.
- McCARTHY J. J., CANZIANI O. F., LEARY N. A., DOKKEN D. J., WHITE K. S. (eds), 2001: *Climate change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MEBS Th., 1964: Zur Biologie und Populationsdynamik des Mäusebussards (*Buteo buteo*) (Unter besonderer Berücksichtigung der Abhängigkeit vom Massenwechsel der Feldmaus *Microtus arvalis*). *Journal für Ornithologie* 105.3: 247-306.
- MOKSNES A., ROSKAFT E., 1995: Egg-morphs and host preference in the Common Cuckoo (*Cuculus canorus*): an analysis of cuckoo and host eggs from European museum collections. *Journal of Zoology* 236.4: 625-648.
- MONAGHAN P., NAGER R. G., 1997: Why don't birds lay more eggs?. *Trends in Ecology & Evolution* 12.7: 270-274.

- MOREAU R. E., 1944: Clutch-size: a comparative study, with special reference to African birds. *Ibis* 86: 286-347.
- MORRISON R. I. G., DAVIDSON N. C., 1990: Migration, body condition and behaviour of shorebirds during spring migration at Alert, Ellesmere Island, NWT. *Canada's missing dimension: science and history in the Canadian arctic islands 2*: 544-567.
- NEWTON I., 1964: The breeding biology of the Chaffinch. *Bird Study* 11: 47-68.
- NOLL H., 1931: Neue biologische Beobachtungen an Lachmöven (*Larus argentatus*). *Beitr. Fortpfl. Vogel* 7: 7-9.
- OBHLÍDAL F., 1981: Ornitologická příručka. 2. vyd. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, Příroda sv. 7.: 304 s.
- ORING L. W., 1986: Avian polyedry. – In: Johnstone R. F. (ed.), *Current ornitology*, Vol. 3. Plenum Press: 309-351.
- PARISH D. M. B. & COULSON J. C., 1998: Parental investment, reproductive Access and polygyny in the Lapwing, *Vanellus vanellus*. *Anim. Behav.* 56:1161-1167.
- PAYNTER R. A., 1951: Clutch-size and egg mortality of Kent Island Eider. *Ecology* 32: 497-507.
- PERRINS C. M., 1965: Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *The Journal of Animal Ecology*: 601-647.
- PIERSMA T., MORRISON R. I. G., 1994: Energy expenditure and water turnover of incubating ruddy turnstones: high costs under high arctic climatic conditions. *Auk*: 111 s.
- PITELKA F. A., HOLMES R. T., MACLEAN S. F. (Jr.), 1974: Ecology an Evolution of Social Organization in Arctic Sandpipers. *American Zoologist* 14: 185-204.
- RAHN H. & AR A., 1974: The avian egg: incubation time a water loss. *The Condor* 76: 147-152.
- RAHN H., PAGANELLI C. V., AR A., 1975: Relation of avian egg weight to body weight. *The Auk* 92: 750-706.

- REYNOLDS J. D., 1987: mating system and nestling biology of the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus*: does it constrain polyandry? – *Ibis* 129: 225-242.
- REYNOLDS J. D., SZÉKELY T., 1997: The evolution of parental care in shorebirds: life histories, ecology, and sexual selection. *Behavioral Ecology* 8.2: 126-134.
- RICKLEFS R. E., 1969: An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contrib. Zool.* 9:1-48.
- RICKLEFS R. E., 1974: Energetics of reproduction in birds. – In: Paynter R. E. (ed.), *Symposium on avian energetics*. Publ. Nuttall Ornithol. Club, no. 15: 152-292.
- RICKLEFS R. E., 1977. Composition of eggs of several bird species. – *Auk* 94: 350–356.
- RICKLEFS R. E., 1980: Geographical variation in clutch size among Passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk* 97: 38-49.
- ROSS H. A., 1979. Multiple clutches and shorebird egg and body weight. – *Am. Nat.* 113: 618–622.
- ROWE K. M. C. & WEATHERHEAD P. J., 2009: A third incubation tactic: delayed incubation by American robins (*Turdus migratorius*). *The Auk* 126 (1): 141-146.
- SCHEKKERMAN H., VAN ROOMEN M., 1995: Breeding waders at Pronchishcheva Lake, Northeastern Taimyr, Siberia, in 1991. Stichting WIWO.
- SKUTCH A. F., 1949: Do tropical birds rear as many young as they can nourish. *Ibis* 91.3: 430-458.
- SKUTCH A. F. et al., 1976: *Parent birds and their young*. Austin: University of Texas Press.
- SLAGSVOLD T., 1984: Clutch size variation of birds in relation to nest predation: On the cost of reproduction. *Journal of Animal Ecology* 53: 945-953.
- SMITH H. G., OHLSSON T., WETTERMARK K. J., 1995: Adaptive significance of egg size in the European Starling: experimental tests. *Ecology* 76: 1-7.
- SNOW D. W., 1958: The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. *Ibis* 100.1: 1-30.

- SOLOVIEV M. Y., TOMKOVICH P. S., 1995: Biometrics of Sanderlings *Calidris alba* from the Taimyr. *Ringling & Migration* 16.2: 91-99.
- STRESEMANN E., 1927: *Handbuch der Zoologie*. Bd. VII. Zweite Hälfte, Walter de Gruyter, Berlin.
- SUMMERS R. W. et al., 1987: Population, biometrics and movements of the Sanderling *Calidris alba* in southern Africa. *Ostrich* 58.1: 24-39.
- SUMMERS R. W. et al. Seasonal, size and age related patterns in body mass and composition of Purple Sandpipers *Calidris maritima* in Britain. *Ibis* 134.4: 346-354.
- SVENSSON L., c2012: *Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu*. 2., opr. a rozš. vyd. Překlad Robert Doležal. Ilustrace Killian Mullarney, Dan Zetterström. Plzeň: Ševčík.
- SZÉKELY T., WEBB J. N., CUTHILL I. C., 2000: Mating patterns, sexual selection and parental care: an integrative approach. *Vertebrate mating systems*. World Scientific, Singapore: 159-185.
- SZÖLÖSI E., ROSIVALL B., TÖRÖK J., 2007: Is hatching synchrony beneficial for the brood? *Behavioral Ecology* 18: 420-426.
- ŠÁLEK M., 2005: Polygamní hnízdění čejek chocholatých (*Vanellus vanellus*) na Písecku v jižních Čechách. *Sylvia* 41: 72-82.
- THOMSON D. L., MONAGHAN P., FURNESS R. W., 1998: The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews* 73.3: 293-304.
- TINBERGEN J. M. & BOTH C., 1999: Is clutch size individually optimized? *Behavioral Ecology* 10: 504-509.
- TRYJANOWSKI P., KARG M. K., KARG J., 2003: Diet composition and prey choice by the red-backed shrike *Lanius collurio* in western Poland. *Belg J Zool* 133: 157-162.
- TRYJANOWSKI P., SPARKS T. H., KUCZYŃSKI L., KUŹNIAK S., 2004: Should avian egg size increase as a reset of global warming? A case study using the red-backed shrike (*Lanius collurio*). *J Ornithol* 145: 264-268.

- VANDERWERF E., 1992: Lack's clutch size hypothesis: An examination of the evidence using meta-analysis. *Ecology* 73.5: 1699-1705.
- VESELOVSKÝ Z. & DUNGEL J., 2001: *Obecná ornitologie*. 1. vyd. Praha: Academia.
- WAGNER H. O., 1957: Variation in clech-size at different latitudes. *Auk* 74: 243-250.
- WALLANDER J., ANDERSSON M., 2002: Clutch size limitation in waders: experimental test in redshank *Tringa totanus*. *Oecologia* 130.3: 391-395.
- WALTHER G-R., POST E., CONVEY P., MENZEL A., PARMESAN C., BEEBEE T. J. C., FROMENTIN J-M, HOEGH-GULDBERG O., BAIRLEIN F., 2002: Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389-395.
- WALTERS M., 2007: *Ptačí vejce*. Vyd. 1. V Praze: Knižní klub, Příroda v kostce.
- WHITE F. N., KINNEY J. L., 1974: Avian incubation. *Science* 186:107-115.
- WILHJELM O., 1938: Vore ynglende skalleslugerarter. *Dansk Ornith Foren Tidskrift* 32: 101-153.
- YOM-TOV Y., 2001: An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds. *Ibis* 143.1: 133-143.
- ZÖLLNER T., 2003: Paarsysteme beim Kiebitz *Vanellus vanellus* und deren Auswirkungen auf die Brutpartner und ihre Gelege. *Vogelwelt* 124: 35-44.

7. Přílohy

Příloha 1: Rozdělení *Charadriiformes*

Zdroj: del Hoyo (1996)

