

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



**Dlouhodobé změny v tělesné kondici potápivých kachen a jejich vliv  
na reprodukci**

Long-term changes in body condition of diving ducks and its effect on  
reproduction

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: doc. RNDr. Petr Musil, PhD.

Diplomant: Bc. Dorota Gajdošová

2021

# ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Dorota Gajdošová

Inženýrská ekologie  
Ochrana přírody

Název práce

**Dlouhodobé změny v tělesné kondici potápivých kachen a jejich vliv na reprodukci**

Název anglicky

**Long-term changes in body condition of diving ducks and its effect on reproduction**

---

### Cíle práce

Tělesná kondice je jedním se základních faktorů ovlivňujících přežívání i reprodukční úspěšnost jedinců.

Práce bude zaměřena na:

- (1) Shromáždění poznatků o vlivu faktorů prostředí na tělesnou kondici potápivých kachen a vlivu tělesné kondice na parametry reprodukce.
- (2) Analýzu vlivu vybraných faktorů na tělesnou kondici hnízdících samic poláka velkého a poláka chocholačky.
- (3) Analýzu vlivu tělesné kondice hnízdících samic poláka velkého a poláka chocholačky na parametry reprodukce.

### Metodika

Předpokladem práce je zpracování literární rešerše shrnující dosavadní poznatky o faktorech prostředí ovlivňujících tělesnou kondici hnízdících potápivých kachen, a dále o vlivu tělesné kondice na reprodukční úspěšnost. Práce bude založena na vlastním sběru dat v terénu v roce 2020 ve spolupráci se školitelem, dalšími studenty a spolupracovníky z řad pracovníků FŽP ČZU: vyhledávání a kontroly hnízd, sledování individuálně značených samic, získávání údajů o podmínkách prostředí hnízdního habitatu. Dále budou využity srovnávací údaje shromážděné školitelem, jeho spolupracovníky a autorkou (pro účely bakalářské práce), v předchozích letech na rybnících Třeboňska, Soběslavska a Jindřichohradecka.

Pro statistické analýzy budou využity kontinuální data za období let 2004 až 2020. U jednotlivých nalezených hnízd budou zaznamenávány údaje o načasování hnízdění, počtu snesených vajec, rozměrech vajec a úspěšnosti líhnutí snůšek. Jako indikátory tělesné kondice hnízdících samic budou použity tělesné rozměry a hmotnosti, a jejich vzájemné interakce (tzv. kondiční indexy).

Harmonogram:

- leden–říjen 2020: zpracování literární rešerše
- duben–srpen 2020: terénní práce

- září 2020–leden 2021: analýza dat
- prosinec 2020–březen 2021: příprava textové části diplomové práce



**Doporučený rozsah práce**

min. 40 stran

**Klíčová slova**

potápivé kachny, faktory prostředí, tělesná kondice, kondiční indexy, reprodukční úspěšnost

---

**Doporučené zdroje informací**

- Blums P., Hepp G. R., & Mednis A. 1997: Age-specific reproduction in three species of European ducks. *The Auk* 114: 737-747.
- Folliot B., Caizergues A., Barbotin A., & Guillemain M. 2017: Environmental and individual correlates of common pochard (*Aythya ferina*) nesting success. *European journal of wildlife research* 63: 69.
- Folliot, B., Souchay, G., Champagnon, J., Guillemain, M., Durham, M., Hearn, R., Hofer J., Leasser J. Sorin C., & Caizergues, A. 2020: When survival matters: is decreasing survival underlying the decline of common pochard in western Europe?. *Wildlife Biology*, 2020 (doi: 10.2981/wlb.00682).
- Kear J., & Hulme M. 2005: Ducks, geese and swans. Vol. 1, General chapters. Special accounts (Anhima to Salvadorina). Oxford University Press.
- Kokko H., Gunnarsson T.G., Morrell L.J. & Gill J.A. 2006: Why do female migratory birds arrive later than males? *Journal of Animal Ecology* 75: 1293–1303.
- Owen, M. & Black, J.M. 1990: *Waterfowl ecology*. Blackie. Glasgow and London.
- Rohwer, F. C. & Anderson, M. G. 1988: Female-Biased Philopatry, Monogamy, and the Timing of Pair Formation in Migratory Waterfowl. In: Johnston, R. F. (ed), *Current Ornithology*. Springer US, pp. 187–221.
- Tomás, G. 2015: Hatching date vs laying date: what should we look at to study avian optimal timing of reproduction? *Journal of Avian Biology* 46: 107-112.
- 

**Předběžný termín obhajoby**

2020/21 LS – FŽP

**Vedoucí práce**

doc. RNDr. Petr Musil, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra ekologie

**Konzultant**

Mgr. Zuzana Musilová, PhD

Elektronicky schváleno dne 29. 3. 2021

**prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 29. 3. 2021

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 29. 03. 2021

---

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: *Dlouhodobé změny v tělesné kondici potápivých kachen a jejich vliv na reprodukci* vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědoma, 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 vědoma, 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

---

Bc. Dorota Gajdošová

## **Poděkování**

Ráda bych na tomto místě poděkovala především vedoucímu mé diplomové práce doc. RNDr. Petru Musilovi, PhD. a konzultantce Mgr. Zuzaně Musilové, PhD. za dlouhodobou spolupráci v průběhu studia, odborné rady při psaní této práce a příjemný čas strávený v terénu na Třeboňsku. Dále děkuji ostatním členům týmu včetně všech dobrovolníků, kteří se podíleli na sběru dat pro mou diplomovou práci, a také mockrát děkuji doc. Ing. Janu Zouharovi, Ph.D. za pomoc se statistickou analýzou. Nakonec bych chtěla vyjádřit obrovský dík mé rodině a nejbližším za podporu po celou dobu mého studia.

## Abstrakt

Tělesná kondice je individuální charakteristika zahrnující údaje o fyziologickém stavu organismu v úzkém vztahu k jeho přežívání a fitness. Předkládaná diplomová práce se zabývá dlouhodobým vývojem a zhodnocením vlivu faktorů prostředí na tělesnou kondici potápivých kachen a posouzením vlivu tělesné kondice na významné reprodukční parametry.

Rešeršní část práce je věnována popisu faktorů prostředí a parametrů reprodukce v interakci s tělesnou kondicí potápivých kachen. V analytické části práce, zpracované v podobě manuskriptu připravovaného článku, byly statisticky zhodnoceny vybrané vztahy mezi tělesnou kondicí a prostředím a vliv tělesné kondice na reprodukci poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačky (*Aythya fuligula*) hnízdících v Jižních Čechách v letech 2004 až 2020. Tělesná kondice hnízdících samic byla vyjádřena indexy tělesné kondice využívajících délku křídla a tarsus.

Datová analýza prokázala signifikantní dlouhodobý nárůst tělesné kondice u obou ze studovaných druhů. Další průkazné výsledky přineslo zhodnocení vlivu tělesné kondice na parametry reprodukce. Tělesná kondice pozitivně ovlivňovala průměrnou velikost vajec a úspěšnost líhnutí snůšky u obou ze studovaných druhů. Bylo také prokázáno, že polák velký začíná hnízdit dlouhodobě později v sezóně a polák chocholačka má dlouhodobě nižší úspěšnost líhnutí, přestože se jeho snůšky dlouhodobě zvětšují.

**klíčová slova: potápivé kachny, faktory prostředí, tělesná kondice, kondiční indexy, reprodukční úspěšnost**

## **Abstract**

Body condition is an individual characteristics that describes physiological traits of an organism and consequently leads its survival and fitness. The aim of this work is to evaluate long-term trends in body condition and reproductive performance of diving ducks in interactions with environment.

The literature review summarizes environmental factors and reproductive parameters with consequences to body condition of diving ducks. In analytical part, there is included prepared manuscript of paper aimed at pattern in body condition of Tufted Duck and Common Pochard. The body condition was estimated using body condition indices for length wing and tarsus. Furthermore, effect of environmental variables on body condition and then influence of body condition on reproductive parameters were analysed using data from individual females breeding in South Bohemia between 2004 and 2020.

Statistical analyses confirmed long-term significant increase in body condition of both studied species. Moreover, females in better body condition laid larger eggs and hatched eggs with higher probability. Finally, long-term delay in egg laying occurred in Common Pochard and hatching success declined in Tufted Duck, however laid larger clutches.

**key words: diving ducks, environmental variables, body condition, body condition indices, breeding success**



# Obsah

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1 Úvod</b> .....   | <b>1</b>  |
| <b>2 Cíle</b> .....   | <b>2</b>  |
| <b>3 Charakteristika studovaných druhů</b> .....  | <b>3</b>  |
| 3.1 Polák chocholačka ( <i>Aythya fuligula</i> ).....                                       | 3         |
| 3.2 Polák velký ( <i>Aythya ferina</i> ).....   | 4         |
| <b>Literární řešerše</b> .....  | <b>5</b>  |
| <b>4 Faktory ovlivňující individuální tělesnou kondici potápivých kachen</b> .....          | <b>5</b>  |
| 4.1 Průhlednost vody na hnízdišti .....   | 6         |
| 4.2 Vyrovnanost trofie a dostupnost potravy .....   | 7         |
| 4.3 Klimatické podmínky .....   | 9         |
| 4.4 Individualita samice – hnízdní zkušenost a hnízdní úspěšnost v minulých letech .....    | 11        |
| <b>5 Vliv individuální tělesné kondice na reprodukční parametry potápivých kachen</b> ..... | <b>13</b> |
| 5.1 Načasování hnízdění.....  | 15        |
| 5.2 Velikost snůšky .....   | 17        |
| 5.2.1 Vlastní vejce .....   | 17        |
| 5.2.2 Parazitická vejce .....   | 18        |
| 5.3 Průměrná velikost vejce ve snůšce .....   | 20        |
| 5.4 Úspěšnost přežívání mláďat .....  | 22        |
| <b>6 Manuscript</b> .....   | <b>24</b> |
| <b>7 Závěr a přínos práce</b> .....   | <b>55</b> |
| <b>8 Seznam příloh</b> .....  | <b>56</b> |
| <b>9 Přílohy</b> .....  | <b>57</b> |
| <b>10 Přehled literatury a použitých zdrojů</b> .....                                       | <b>61</b> |

# 1 Úvod

Znalosti o tělesné kondici ptáků a dlouhodobých změnách reprodukční úspěšnosti jsou klíčové pro studium populační dynamiky a schopnosti druhů přizpůsobit se změnám prostředí (Blums et al., 2005; Guillemain et al., 2010; English et al., 2018). V kontextu měnícího se klimatu je tělesná kondice významnou charakteristikou odrážející zdraví a fyziologický stav organismů, změny v migraci a zimování, potravní nabídce, mezidruhové i vnitrodruhové konkurenci a v odolnosti vůči chorobám. Globální oteplování vede ke změnám v podmínkách na hnízdištích a zimovištích; zimy jsou mírnější, potrava se stává dostupnější a ptáci proto migrují na kratší vzdálenost, než v minulosti (Hüppop & Hüppop, 2003; Podhrazský et al., 2017).

Vliv změn klimatu na tělesnou kondici potápivých kachen a následný vliv těchto změn na úspěšnost reprodukce však dosud nejsou dostatečně známy. Důvodem může být nejednotná metodika odchyty kachen a stanovení jejich tělesné kondice jako důsledek tradice lovu, kdy se autoři výzkumných studií dlouhodobě spokojili se vzorkem střelených exemplářů (Blums et al., 1996; Guillemain et al., 2010). Tento postup vzdálený etickým hodnotám v ochraně přírody navíc znemožňuje posoudit meziroční změny v tělesné kondici a vyvodit jejich souvislosti s reprodukcí. Pro účely deskriptivních ekologických studií autoři stanovují kondiční indexy k vyjádření celkové velikosti těla jedince na základě jeho hmotnosti a tělesných rozměrů (Pieg & Green, 2009; Labocha et al., 2014)

Kondiční indexy mohou být použity jako proměnné charakterizující unikátní hodnotu tělesné kondice jedince v populaci, a jejich použití umožňuje další zkoumání životních projevů a strategií na úrovni druhu, včetně dlouhodobých trendů. Údaje o dlouhodobém vývoji tělesné kondice potápivých kachen a vlivu na jejich reprodukční úspěšnost (načasování hnízdění, velikost vajec a snůšky, úspěšnost líhnutí) jsou podstatným přínosem pro ochranářské strategie a mohou být podkladem pro management vodních ploch, které v intenzifikované krajině postupně ztrácí svou cennou ekologickou a hydrobiologickou hodnotu (Brune et al., 2003; Unglaub et al., 2018).

## 2 Cíle

Diplomová práce pojednává o dlouhodobých změnách v individuální tělesné kondici potápivých kachen a jejich vlivu na reprodukci. Datová analýza je zaměřena na vybrané zástupce potápivých kachen – poláka velkého (*Aythya ferina*) a poláka chocholačku (*Aythya fuligula*) hnízdící v Jižních Čechách v letech 2004–2020.

Práce rozvádí tyto cíle:

1. Charakteristika studovaných druhů potápivých kachen – poláka velkého a poláka chocholačky.
2. Zpracování literární rešerše faktorů ovlivňujících individuální tělesnou kondici potápivých kachen a parametrů reprodukce, na které může mít individuální tělesná kondice vliv.
3. Manuscript připravovaného článku, *Long-term trends and drivers of female body condition – implication for reproductive success in Common Pochard (Aythya ferina) and Tufted Duck (Aythya fuligula)*, s datovou analýzou (1) vybraných faktorů působících na tělesnou kondici poláka velkého a poláka chocholačky (2) vlivu individuální tělesné kondice na významné parametry jejich reprodukce (3) dlouhodobých (2004–2020) trendů ve vývoji jejich kondice a zkoumaných reprodukčních parametrů.

## 3 Charakteristika studovaných druhů

### 3.1 Polák chocholačka (*Aythya fuligula*)

Polák chocholačka (*Aythya fuligula*; Linnaeus, 1758) je taxonomicky řazen do řádu vrubozobých (*Anseriformes*), čeledi kachnovitých (*Anatidae*) tribu potápivé kachny (*Aythini*) a rodu *Aythya*. Jeho geografické rozšíření spadá do oblasti Palearktidy, kde je monotypickým druhem. (Hudec, 1994; Snow & Perrins, 1998). Druh obsadil v 19. a 20. století většinu evropských pevninských i ostrovních oblastí včetně Faerských a Britských ostrovů a Norska. V Asii sahá jeho výskyt až po východní Sibiř (Bent, 1951; BirdLife International, 2011)

Polák chocholačka je menší potápivá kachna původem ze severní a severovýchodní Evropy, dnes hojná i v západní a střední Evropě. Samci (průměrná délka těla 44 cm) jsou ve srovnání se samicemi (průměrná délka těla 40 cm) větší (Cleeves, 2002; Robinson, 2005). Samce a samice je možné rozlišit na základě nápadného pohlavního dimorfismu. Od 19. století začal polák chocholačka obsazovat umělé vodní plochy, což způsobilo posun jeho areálu ještě více na jihozápad Eurasie (Scott & Rose, 1996). V severní Evropě a severní Asii hnízdí vedle poláka chocholačky ještě příbuzný druh – polák kaholka (*Aythya marila*). V Severní Americe hnízdí polákovi chocholačce dva blízké příbuzné druhy – polák proužkozobý (*Aythya collaris*) a polák vlnkovaný (*Aythya affinis*). Na Novém Zélandu hnízdí příbuzný endemický druh – polák tmavý (*Aythya novaeseelandiae*).

V našich podmínkách hnízdí nejčastěji od června do července na eutrofních, rozlohou menších rybnících s vyšší pokryvností litorální vegetace (Hudec, 1994). V hnízdní době preferuje mělké stojaté vody s hloubkou do pěti metrů (Bent, 1951). Mimo vnitrozemí hnízdí v přímořských oblastech v blízkosti brakických a mořských vod. Snůšky o velikostech mezi 5 a 14 vejci inkubují samice 24-26 dní (Felix, 1986; Cramp & Simmons, 1977; Snow & Perrins, 1998). Evropskou hnízdní populaci tvoří téměř 900 tis. párů. Početnost evropské populace od období v letech 1985-1989 poklesla o 20 % (Šťastný & Hudec, 2016). V současné době je však mimo ohrožení významným poklesem a na druh se nevztahuje zvláštní ochrana. Ochrannářský status poláka chocholačky podle červeného seznamu světového svazu ochránců přírody je málo dotčený (IUCN, 2020).

### 3.2 Polák velký (*Aythya ferina*)

Polák velký (*Aythya ferina*; Linnaeus, 1758) je rovněž taxonomicky řazen do řádu vrubozobých (*Anseriformes*), čeledi kachnovitých (*Anatidae*) tribu potápivé kachny (*Aythini*) a rodu *Aythya*.

Je středně velkou potápivou kachnou (samec: průměrná délka těla 46 cm, samice: průměrná délka těla 42 cm), v porovnání s polákem chocholačkou tělesně robustnější, s nápadným pohlavním dimorfismem (Felix, 1986). Hnízdo staví v hustých porostech vegetace poblíž vody (Perrins & Snow, 1998). Snůšky o velikostech 5-11 vajec inkubují samice 23-26 dnů (Felix 1986). Polák velký je monotypický druh východní, střední i severozápadní Evropy. V Severní Americe hnízdí dva jemu příbuzné druhy – polák americký (*Aythya americana*) a polák dlouhozobý (*Aythya valisineria*) (Hudec, 1994).

Původně hnízdil polák velký ve stepních biotopech severovýchodní Eurasie s přítomností brakických a slaných vod, od poloviny 19. století rozšiřuje svůj areál západním směrem a kolonizuje oligotrofní a eutrofní jezera (Hagemeijer & Blair; 1997). S rozvojem a intezifikací rybníkářství v Evropě začal k hnízdění hojně využívat také uměle vytvořené vodní nádrže a rybníky (Broyer & Bourguemestre 2020).

V České republice hnízdí od dubna do začátku července (Šťastný & Hudec 2016). Početnost poláka velkého v Evropě od 80. let minulého století klesá (Fox et al., 2016; Broyer, 2019) (viz přílohu č.1). V posledních letech se na několika lokalitách významně snížily i počty zimujících jedinců (Schricke, 2002; Nagy et al., 2014). Tento pokles je alarmující pro další vývoj evropské populace poláka velkého, který stále zůstává ve většině evropských států (včetně ČR) legálně loveným druhem, přestože byl v červeném seznamu světového svazu ochránců přírody zařazen mezi druhy ohrožené (IUCN, 2020; Kitowski, 2020).

## Literární rešerše

### 4 Faktory ovlivňující individuální tělesnou kondici potápivých kachen

Potápivé kachny jsou výbornými indikátory kvality mnoha typů vodních ekosystémů. Vnitrodruhová variabilita v jejich tělesné kondici v průřezu hnízdních sezón může indikovat důsledky klimatické změny, kvalitu potravní nabídky na hnízdišti nebo zimovišti, ale také environmentální stochasticitu v průběhu jarní a podzimní migrace.

Klimaticky nepříznivé, mrazivé zimy s nedostatkem potravy přežijí především jedinci v dobré tělesné kondici (Haramis et al., 1986). Tělesná kondice potápivých kachen je proto důležitým determinantem jejich dlouhodobého přežívání. (Hepp et al., 1986; Pollock et al., 1989; Blums et al., 1996). V kontextu celých populací může tělesná kondice vzorku jedinců vypovídat o selekčním tlaku na méně zdatné jedince, kteří častěji podléhají predaci nebo infekcím, které jsou většinou pro kachny letální.

Faktory, které působí na tělesnou kondici potápivých kachen a významně ji v dlouhodobém horizontu ovlivňují jsou poměrně málo popsány. Velmi pravděpodobně se jedná o kombinaci vlivů biotických, abiotických, druhově specifických a individuálních.

Pro účely předkládané práce byly shromážděny literární poznatky o níže vybraných faktorech:

- 1. Průhlednost vody na hnízdišti*
- 2. Vyrovnanost trofie a dostupnost potravy*
- 3. Klimatické podmínky*
- 4. Individualita samice – hnízdní zkušenost a hnízdní úspěšnost v minulých letech*

## 4.1 Průhlednost vody na hnízdišti

Potápivé kachny získávají potravu potápěním z hladiny ke dnu (Giles et al., 1990; Winfield & Winfield, 1994). Pro jejich dospívání a přežívání je proto nezanedbatelným faktorem prostředí vysoká průhlednost vody, která indikuje vhodné potravní podmínky – abundanci bezobratlých – larev hmyzu a měkkýšů, kteří tvoří významnou část potravy poláka velkého a poláka chocholačky (Owen & Black, 1990; Kear, 2005).

Ve druhé polovině 20. století došlo v České republice a velké části Evropy k radikálním změnám v chemismu rybníčních ekosystémů od oligotrofie a mezotrofie k eutrofii až hypertrofii v důsledku intenzivního hnojení a splachu živin ze zemědělské půdy (Musil & Cepák, 2004). Vysoká míra eutrofizace vypovídá o vysokém zatížení živinami (Portielje & Van der Molen, 1999), které v kombinaci s vysokou obsádkou ryb nemohou být vytěženy metabolickými přeměnami ostatních vodních organismů, v důsledku čehož dochází ke skokovému rozvoji planktonních řas a poklesu průhlednosti vody (Blindow et al., 1993; Moss et al., 2004).

Snížená průhlednost vody kachnám znesnadňuje orientaci pod hladinou při hledání potravy. Nejvíce zhoršená průhlednost vody na Třeboňsku doprovází vrchol hnízdní sezóny v letech s vysokými teplotami a vysokou obsádkou ryb (Musil, 2006) (viz kap. 4.2). Přetrvávající snížená průhlednost vody v průběhu hnízdní sezóny může zapříčinit výrazné zhoršení tělesné kondice a následně úspěšnosti hnízdní populace potápivých kachen, které nejsou schopny získat dostatek potravy pro udržení energetických zásob potřebných pro inkubaci snůšky (Hanson & Butler, 1994; Sendek & Aynalem, 2020).

Průhlednost vody také vypovídá o dalším důležitém stratifikačním údaji vodní nádrže, a sice o poměrném zastoupení afotické (bez přístupu světla) a eufotické (s přístupem světla) vrstvy. Pokud světlo z důvodu vysokého vegetačního zákalu neproniká do hloubky rybníka, není umožněn ani dostatečný rozvoj submerzní vegetace (např. rdestu (*Potamogeton spp.*), parožnatky (*Chara spp.*), stolítku (*Myriophyllum spp.*) (Olney, 1968; Cramp & Simmons, 1977) aj., které jednak tvoří rostlinnou složku potravy některých potápivých kachen (Olney, 1963), ale především plní důležitou funkci fotosyntézy a vytváří mikrohabitaty

pro mnoho skupin vodních bezobratlých (Broyer & Curtet, 2011), kteří v potravě studovaných druhů kachen převažují.

Úspěšné hnízdění potápivých kachen na českých rybnících pravděpodobně nejvíce znesnadňují mnohonásobně předimenzované obsádky kapra obecného (*Carpinus carpio*, Linnaeus, 1758), v jehož produkci Česká republika v evropském měřítku drží prim. Jeho až neúměrné vysazované populační hustoty přispívají v kombinaci s vysokými letními teplotami v posledních letech k rapidnímu snížení průhlednosti vody a mění rybníky s relativně dobrou průhledností, dominancí submerzní vegetace a vysokou diverzitou bentických organismů (Snow & Perrins, 1998) v rybníky zanesené dnovým segmentem, s kyslíkovým deficitem a s dominancí fytoplanktonu (Adámek & Maršálek, 2013).

## 4.2 Vyrovnanost trofie a dostupnost potravy

Studované potápivé kachny – polák chocholačka a polák velký patří mezi bentofágní<sup>1</sup> druhy. Jejich potravní požadavky, jak již bylo zmíněno, jsou v hnízdním období orientovány převážně na vodní bezobratlé organismy. Složení přijímané potravy potápivých kachen se však mění v závislosti na dynamice migračního cyklu – potrava se mírně liší na hnízdišti, zimovišti, nebo v době tahu v závislosti na charakteru přeletového habitatu (Webster et al., 2002).

Zvláště environmentální stochasticita<sup>2</sup> v Severských státech nebo ve vyšších nadmořských výškách může zapříčinit nedostatek na lipidy bohatých zdrojů potravy při brzké jarní migraci kachen na hnízdiště (Woodin & Swanson, 1989). Jako potravní suplement pak mohou kachnám posloužit drobná semena, oddenky a další části mokřadních rostlin bohaté na sacharidy, které slouží jako substrát pro syntézu tuků k doplnění úbytku tukových zásob po jarní migraci (Hoffman, 1983).

---

<sup>1</sup> bentofág – organismus živící se bentosem (druhy žijícími u dna)

<sup>2</sup> environmentální stochasticita – náhodné změny v prostředí



Jak již bylo nastíněno výše, potápivé kachny začaly v podmínkách střední Evropy ve větší míře hnízdit na rybnících a rybničních soustavách (Scott & Rose, 1996). Trofické postavení vodních ptáků v potravní pyramidě intenzivně obhospodařovaného rybníka je však srovnatelné s postavením rybí obsádky s několikanásobně vyšší populační hustotou a kachnám, zvláště pak jejich mládřatům, se mnohdy nedaří v důsledku vysoké potravní konkurence ryb nalézt dostatek potravy. Některé studie konkrétně dokazují vysokou kompetici a překryv potravních nik<sup>3</sup> mezi potápivými kachnami a rybami (Wagner & Hansson, 1998; Haas et al., 2007).

Změny v abundanci a disperzi bentických bezobratlých se mohou odrazit v produkci daného vodního ekosystému a jeho fyzikálně-chemických podmínkách (Carter et al., 2006; Scheffer et al., 2006), navíc vyžírací tlak ryb negativně působí také na rozvoj makrofyt, což ještě více zhoršuje kvalitu hnízdního habitatu pro kachnovité (Lougheed et al., 1998; Broyer & Curtet, 2011). Tento negativní vliv rybí obsádky je možné zmírnit nastavením udržitelnějšího managementu rybníka. Příkladem mohou být studie z Francie (Broyer et al., 2016; Broyer & Bourguemestre, 2020) zabývající se vývojem početnosti poláka velkého při změně obhospodařování rybníka (nižší rybí obsádky, změna složení rybí obsádky). Při nižších rybích obsádkách byla početnost párů poláka velkého zpravidla vyšší, protože se pro ně lokalita stala potravně atraktivnější. Totéž se podařilo zjistit i na lokalitě Lolland v Dánsku (Fox et al., 2019), kde redukce obsádky fytofágních<sup>4</sup> ryb (*Abramis brama*, *Rutilus rutilus*) a vysazení dravé štiky (*Esox lucius*) vedla k pozorovanému zvýšení početnosti poláků.

Z prostředí České republiky hodnotí Gregušová (2015) společenstva vodních bezobratlých jako hlavní ekologický gradient jihomoravských rybničních ekosystémů, přičemž dodává, že početnost vodních ptáků rostla především s abundancí bentických organismů. V roce 2020 proběhl na Nadějské soustavě v CHKO Třeboňsko v týmu doc. Musila (Katedra ekologie, FŽP ČZU)

---

<sup>3</sup> potravní nika – nároky organismu na potravu

<sup>4</sup> fytofág – organismus živící se výhradně rostlinnou potravou

experimentální výzkum potravní nabídky pro kachnovité za použití tzv. „funnel active invertebrate traps“ (Elmberg et al., 1992; Nummi & Pöysä, 1993; Hyvönen & Nummi, 2000). Bylo analyzováno přes 72 tis. jedinců a zjištěno 28 taxonomických skupin vodních bezobratlých. Mezi nejpočetnější skupiny patřily: perloočky (*Cladocera*), buchanky (*Cyclopoida*), polokřídlí (*Hemiptera*), znakoplavkovití (*Notonectida*), vodule (*Hydracarina*) a lasturnatky (*Ostracoda*). Ze srovnání výsledků se studií Hrbáčka et al. (1961), vypovídá vysoká abundance perlooček o nízké populaci ryb a také snížené populaci planktonních řas, což se projevilo vyšší průhledností vody i v pokročilé hnízdní sezóně (červenec). Je však nutno podotknout, že experimentální plochy zahrnovaly pouze rybníky v CHKO Třeboňsko s různě pestrou rybí obsádkou. V Jižních Čechách mimo chráněná území však v posledních patnácti letech dochází spíše k opačnému scénáři a průhlednost vody na rybnících se výrazně snižuje již v červnu (Musil, 2006, Musil et al., 2016, Musil in litt.).

### 4.3 Klimatické podmínky

Klimatologická data dostupná z evropských hnízdišť a zimovišť významně poukazují na trendy související s globálním oteplováním. Mírné zimy, vyšší teploty a dřívější nástup jara v našich klimatických podmínkách mají vliv na načasování jarní migrace a ptáci přilétají na svá hnízdiště o několik dní dříve než v minulosti (Vähätalo et al., 2004; Jonzén et al., 2006).

Ve studiích kachnovitých ptáků hodnotí autoři převážně vlivy tradičních klimatologických charakteristik, kterými jsou teplota ovzduší a srážkový úhrn (Hammond & Johnson, 1984; Conroy et al., 1989; Moon et al., 2017). Při nízkých zimních teplotách se zvyšují metabolické nároky na makroživiny a energii potřebnou pro termoregulaci (Ben-Ezra & Burness, 2017), což může u kachen vyvolat změny v tělesné kondici. K výraznějším výkyvům v tělesné kondici může docházet také v době hnízdění při nízkých teplotách ovzduší, protože samice musí pro úspěšné vyhnízdění vynaložit mnohem více energie do inkubace snůšek a zahřívání mláďat (Newton, 1998). Srovnatelně negativně může na tělesnou kondici inkubující samice působit dlouhodobé zhoršení počasí charakterizované větším množstvím srážek

a rychlostí větru, které je potřeba posuzovat s teplotou komplexně (Folliot et al., 2017).

S přihlédnutím ke složitým životní cyklům a migraci kachen a jejich fenologie<sup>5</sup> lze za mnohem lepším indikátor aktuální klimatické situace považovat tzv. Index Severoatlantické oscilace – NAO index (poprvé popsán G. Walkerem r. 1924). Jedná se o ucelený systém klimatických jevů, které vysvětlují proměny počasí na severní polokouli, charakterizované změnami tlaku vzduchu mezi Ponta Delgada na Azorských ostrovech a Stykkisholmuru na Islandu. (Troup, 1965; Hurrell et al., 2003). Menší tlakový rozdíl pak přináší méně bouřek nad oceán, přičemž nad střední Evropou a často také nad mediteránem se důsledkem tohoto rozdílu tlaku vytváří studený a vlhký vzduch (Hubálek, 2003).

V přírodě vnímáme meziroční rozdíly v hodnotách zimního NAO indexu jako posuny v dataci tání ledů na vodních plochách, nebo v době trvání sněhové pokrývky (Oja & Pöysä, 2007; Drever et al., 2012), které určují načasování dostupnosti a potravní vybavenosti hnízdních ploch pro kachny přilétající ze zimovišť.

Pro druhy studované v této práci prozatím nebyly publikovány studie, které by dokazovaly signifikantní vliv NAO indexu na jejich tělesnou kondici (Møller et al., 2011). Studie Hubálka (2003) však popisuje, že ptáci migrující na krátkou vzdálenost, mezi které patří i potápivé kachny, se vraceli ze svých zimovišť dříve, pokud byla hodnota NAO indexu pozitivní – což značilo mírnou zimu. Dřívější přilet na hnízdiště se pak projevuje, jak popisuje kap. 5.1, jako strategie výhodná pro vylepšení tělesné kondice v předhnízdni době. Další výsledky z Finska potvrzují, že z 81 druhů ptáků přilétalo téměř 80 % z nich dříve po mírných zimách s pozitivním NAO indexem (Hüppop & Hüppop, 2003). U druhů studovaných v této práci je příklad dřívějšího přiletu na hnízdiště při pozitivním NAO indexu možné potvrdit u poláka chocholačky, u kterého Žalakevičius et al. (2009) na lokalitách v Litvě prokázal v letech 1966-2000 posun data přiletu na hnízdiště o 0,75 dne za rok.

---

<sup>5</sup> fenologie - dlouhodobý průběh životních projevů

Globální oteplování tedy může mít pozitivní vliv na dlouhodobý vývoj tělesné kondice kachen, vzhledem k tomu, že se potrava stává dostupnější i v období zimy a migrace, čímž se snižují živinové nároky na udržení dobré předhnízdni tělesné kondice a termoregulaci. V neposlední řadě je vhodné zmínit, že ptáci reagují na měnící se klima posunem zimovišť více na severo-východ a obecně dochází ke zkracování vzdáleností mezi jejich hnízdištěm a zimovištěm (Ward et al., 2009; Lehikoinen et al., 2013; Podhrázký et al., 2017).

#### **4.4 Individualita samice – hnízdní zkušenost a hnízdní úspěšnost v minulých letech**

Individualita hnízdících kachen je podstatný a poměrně řídko zohledňovaný faktor ovlivňující reprodukci. První důležitou charakteristikou, která vytváří v hnízdní populaci individuální odlišnosti je věková struktura. U potápivých kachen je však velmi obtížné určit přesný věk hnízdících samic. Pokud ptáci přepeří z šatu juvenilního<sup>6</sup> do adultního<sup>7</sup>, fenotypově se již příliš nemění, přestože samice juvenilní a adultní ještě vykazují minimální vizuální odlišnosti, např. ve zbarvení a zakřivení koncových částí ručních a loketních letek a ve zbarvení krycího peří na trupu (viz přílohu č.4). Hrubý odhad věku se u samic potápivých kachen většinou zjišťuje nej přesněji z kroužkovacích dat u střelených exemplářů (Blums et al., 1996; Guillemain et al., 2010). Pro přesnější odhady věku je vhodnější použití sofistikovanějších molekulárních metod a zkoumání např. zkracování telomer<sup>8</sup> chromozomů (Juola et al., 2006; Vedder et al., 2021) nebo měření hodnoty pentosidinu<sup>9</sup> z odběrů kožní tkáně (Chaney et al., 2003; Dorr et al., 2017).

Pokud však samice přežijí zimu a úspěšně se na hnízdiště vrací opakovaně, je možné místo věku na základě dlouhodobého monitoringu hnízdní populace a značení

---

<sup>6</sup> juvenilní – nedospělý, zcela nevyvinutý jedinec

<sup>7</sup> adultní – pohlavně dospělý jedinec

<sup>8</sup> telomery – koncové části chromozomů

<sup>9</sup> pentosidin – konečný produkt glykosylace; jeden z markerů stárnutí

jedinců pracovat s jejich individuální zkušeností s hnízděním (Musil in litt.). Tyto údaje pak umožňují vyvodit souvislosti s tělesnou kondicí také na základě hnízdní úspěšnosti v minulosti. Zkušenost samic s hnízděním v předchozích sezónách totiž přináší průkazný benefit pro jejich úspěšnost v následujících letech (Blums et al., 1997a). Navíc prokázaná hnízdní fidelita<sup>10</sup> (Dow & Fredga, 1983; Musil et al., 2016) dokládá, že samice úspěšně vodící mláďata se vrací na své původní hnízdiště po několik sezón.

Mechanismus tohoto úspěchu spočívá v tom, že zkušenější samice přilétají na hnízdiště dříve, dříve zahnízdí (Gauthier, 1989) a mívají větší snůšky (Birkhead et al., 1983; Devries et al., 2008). Časný přilet tedy umožňuje zkušenějším samicím, které již v hnízdní lokalitě v předchozích sezónách zahnízdily, a dobře se orientují, časovou výhodu oproti nezkušeným samicím (Hohman, 1986). Lepší tělesná kondice se dodatečně projeví u zkušenějších samic díky delším, tzv. pre-breeding periodám – doba od přiletu na hnízdiště do snesení prvního vejce. Zkušenější samice tedy setrvávají na lokalitě o několik dní déle v rámci pre-breeding period, během kterých získávají potravu a kondičně se připravují na hnízdění. Je tedy zřejmé, že si mohou vytvořit lepší nutriční zásoby pro inkubaci snůšky (Alisauskas & Ankney 1992), než nezkušené samice. U zkušenějších samic, které již přiletí na hnízdiště v lepší tělesné kondici, než nezkušené tedy pravděpodobně dochází i k vyššímu dennímu přírůstku hmotnosti v období před zahnízděním, čímž se nasčítá jejich celková kondice na ještě vyšší hodnotu metodicky zjišťovanou po odchytu na hnízdě (Rowe et al., 1994).

---

<sup>10</sup> hnízdní fidelita – věrnost k hnízdišti

## 5 Vliv individuální tělesné kondice na reprodukční parametry potápivých kachen

Individuální tělesná kondice se v ekologii používá k popisu fyziologického stavu jedince (English et al., 2018). K jejímu stanovení se u kachnovitých využívají a v minulosti využívaly jak invazivní metody – nejčastěji jateční analýzy (Reinecke et al., 1982; Klimas et al., 2020), které jsou sice přesné, ale z etického hlediska nevhodné; tak neinvazivní metody – např. *fat scoring* (McCabe, 1943; Labocha & Hayes, 2012), kdy je měřena míra podkožního tuku na základě škálované stupnice, nebo *profiling*, při které je porovnávána tělesná konstituce jedince s referenčním jedincem podle jeho celkového tělesného profilu (Bowler, 1994).

Pokrok ve stanovení tělesné kondice se projevil v rozšířeném používání matematicky vypočítaných kondičních indexů, které autoři zhruba od začátku milénia implementují do metodik svých výzkumných prací. Tyto kondiční indexy zahrnují převážně kombinace lineárních tělesných rozměrů a hmotnosti zjišťované u odchycených jedinců (Lens et al. 1999; Peig & Green 2009).

Dokázat správně popsat a spočítat tělesnou kondici u potápivých kachen může být výhodné k posouzení aktuálního stavu kondice celé lokálně hnízdící populace, což může být zároveň návodným parametrem k vyhodnocení vývoje stavu habitatu (Drever et al., 2012) a potravní nabídky (Haas et al., 2007; Fox et al., 2016) v oblastech, kde ptáci opakovaně hnízdí, vodí mláďata, pelichají a zimují.

Zjištění vlivu faktorů prostředí na kondici hnízdících samic se může projevit i sekundárně, a sice změnami na úrovni snůšky a životaschopnosti nově vylíhnutých mláďat. Tyto projevy je možné v závislosti na variabilitě v reprodukci v průběhu hnízdních sezón rozdělit do několika důležitých reprodukčních parametrů, blíže komentovaných v této kapitole. Na základě literární rešerše hnízdní biologie kachen a zkušeností z terénu byly vybrány tyto hnízdní parametry:

1. *Načasování hnízdění*
2. *Velikost snůšky*
3. *Průměrná velikost vejce ve snůšce*
4. *Úspěšnost přežívání mláďat*



## 5.1 Načasování hnízdění

Načasování hnízdění je druhově specifické a může být do určité míry vnitrodruhově synchronizované (Peters et al., 2003; Hofer et al., 2009). Mezdruhové rozdíly v načasování hnízdění mohou být způsobeny vlastními mechanismy druhu, dlouhodobými změnami počasí, případně vzdáleností mezi hnízděním a zimovištěm (Both et al. 2010).

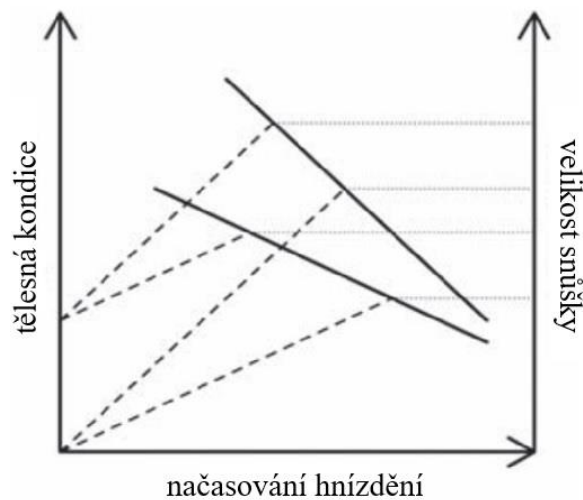
Potápivé kachny se snaží načasovat hnízdění do období nejlepší potravní dostupnosti (Danell & Sjöberg, 1977; Both et al., 2005; Reséndiz-Infante & Gauthier, 2020). Správné načasování migrace a brzký přilet na hnízděním jsou důležitými parametry pro vytvoření dostatečné energetické zásoby před zahájením (Klaassen et al., 2006). Pokud jsou samice v dobré tělesné kondici, většinou hnízdí dříve, protože již přijaly dostatek živin, hlavně tuků, potřebných pro inkubaci snůšky, kdy omezují čas strávený získáváním potravy na minimum. Nedostatečná kondice pak může vést k pozdějšímu zahájení (Öst et al., 2011), kdy je však již na lokalitě vysoká hnízdění hustota a samice konkurující o prostor mohou mít nižší relativní úspěšnost reprodukce (Pöysä & Pöysä, 2002).

Existují však i strategie, kdy samice záměrně zahájení odkládají (Afton, 1980). Tento odklad může být z individuálního hlediska velmi výhodný. Pokud samice zdrží iniciaci hnízdění do období lepší potravní dostupnosti, vylepší si na hnízděním svou tělesnou kondici a následně mohou mít lepší předpoklady pro větší snůšky (Drent & Daan, 1980). Úskalím tohoto odkladu je však právě zmíněná vysoká hnízdění hustota v pozdní sezóně. Obsazenost hnízděních ploch konkurenčně schopnějšími samicemi vytváří selekční tlak na ostatní samice, které si ještě nestačily vylepšit tělesnou kondici, aby mohly iniciovat své snůšky. Pozdně hnízdící druhy (typicky polák chocholačka) jsou v posledních letech navíc vystavovány extrémním klimatickým podmínkám vrcholu léta. Při vysokých letních teplotách a příliš velkém suchu jsou snůšky na exponovaných stanovištích pod teplotním stresem a je vysoce pravděpodobné, že samice nedokončí inkubaci a snůšku opustí (Salzman, 1982; Walsberg, 1985).



Nicméně, rozhodnutí samic o době zahnízdění je velmi individuálním výsledkem trade-off<sup>11</sup> mezi odkladem hnízdění do pozdější fáze sezóny za účelem vylepšení tělesné kondice pro potenciálně větší snůšku, nebo dřívějšího zahnízdění v horší tělesné kondici, ale se ziskem menšího počtu mláďat, ale zato lépe přežívajících (Drent & Daan 1980).

Teorie o tomto fenoménu načasování hnízdění byla popsána Rowem et al. (1994) jako *cost-of-delay hypothesis* (viz Graf 1). Tučné křivky v grafu vyznačují načasování hnízdění vzhledem k tělesné kondici a velikosti snůšky (resp. průsečíky s vertikální osou), přerušované čáry pak značí relativní přírůst kondice, který samice mohou získat z odkladu hnízdění. Vyšší relativní přírůsty tělesné kondice v populaci při odkladu hnízdění pak mohou ovlivňovat snůšky (1) pozitivně – snůšky budou větší, ale zároveň (2) negativně – bude docházet ke strmějšímu sezónnímu poklesu velikosti snůšek v populaci (Warren et al., 2013).



Graf 1: Cost-of-delay hypothesis (Warren et al., 2013)

---

<sup>11</sup> trade off – kompromis; obě ze dvou možností volby mohou mít pozitivní i negativní důsledek

## 5.2 Velikost snůšky

Velikost snůšky je parametr zahrnující celkový počet vajec ve snůšce. Průměrná snůška poláka velkého podle dostupné literatury tvoří 5-11 vajec, poláka chocholačky 6-12 vajec (Felix, 1986; Kear, 2005). V přírodě se ale u těchto druhů setkáváme se snůškami, které mohou být až dvakrát větší, než jsou uváděné průměry (Musil et al., 2017).

Počet vajec ve snůšce potápivých kachen může být totiž navýšen hnízdním parazitismem. Ten je v případě koloniálně hnízdících kachen jednou z alternativních reprodukčních strategií a byl potvrzen u obou ze studovaných druhů poláků (Newton & Campbell, 1975; Cramp & Perrins, 1977; Neužilová, 2015). Parazitující samice tímto reprodukčním chováním snižují investici do inkubace vlastní snůšky a péče o mláďata a tím šetří vlastní energii (Owen & Black, 1990). Z níže specifikovaných důvodů je nutné při studiu souvislosti tělesné kondice a velikosti snůšky rozlišovat vlastní a paraziticky snášená vejce.

### 5.2.1 Vlastní vejce

Samice potápivých kachen se snaží zakládat snůšky v době vysoké potravní nabídky, aby sladily datum líhnutí s vrcholem početnosti vodních organismů, tvořících potravu jejich mláďat - např. larvy pakomárů (*Chironomidae*), chrostíků (*Trichoptera*), drobní vodní plži (*Gastropoda*) a mlži (*Bivalvia*) (Devries et al., 2008).

Je velmi obtížné vyjádřit přesné živinové nároky na formaci snůšky kachen, tedy až na některé výjimky. Například kajka mořská (*Somateria mollissima*) během inkubace snůšky zcela hladoví a tráví většinu času na hnízdě. Tato extrémní inkubační strategie vznikla pravděpodobně jako adaptace na vysokou predaci snůšek (Milne, 1976). Tělesná kondice ve formě živin alokovaných do snůšky je tedy u těchto druhů poměrně přesně měřitelná (Parker & Holm, 1990). Většina potápivých kachen však své snůšky v průběhu inkubace v určitých časových intervalech opouští a krmí se. Jejich inkubační chování proto neumožňuje odlišit, jak velký podíl ze samičích uložených nutričních rezerv je využito do snášení vajec a na druhou

stranu, kolik je jich využito k vlastním požadavkům samice na udržení tělesné kondice (Hobson et al., 2004).

Studie zabývající se vlivem tělesné kondice na velikost snůšky u kachnovitých popisují jako limitní makronutrienty pro velikost snůšky uložené lipidy (více kap. 5.3). Katabolismus endogenních lipidů představoval v přepočtu 30% energetických požadavků na tvorbu snůšky v semnácti studiích u čtrnácti druhů vodních ptáků (Afton & Paulus, in litt).

Časně hnízdící samice potápivých kachen však mívají obecně větší snůšky (Klomp, 1970; Warren et al. 2013), a bylo zjištěno, že velikost snůšek kontinuálně klesá s postupující hnízdní sezónou (Afton, 1984; Esler et al., 2001; Brook 2002), podobně se také snižuje kondice odchycených inkubujících samic, což podporuje závislost, že lepší tělesná kondice samic je předpokladem pro větší a časnější snůšky (Rowe et al., 1994).

### 5.2.2 Parazitická vejce

Samice studovaných druhů využívají benefitů hnízdění v racích koloniích (viz přílohu č. 2). Tyto kolonie, přestože plní důležitou funkci tzv. antipredačního deštníku<sup>12</sup>, jsou zatíženy vysokou hnízdní hustotou, a tudíž i konkurencí o prostor. Tato skutečnost nejspíš v minulosti vedla k evolučním změnám v hnízdní biologii kachen a k vytvoření alternativní reprodukční strategie – tzv. hnízdního parazitismu, proslaveného kukačkou obecnou (*Cuculus canorus*), ale popsáno také u vysokého podílu druhů s prekociálními<sup>13</sup> mláďaty (Krakauer & Kimball, 2009; Poysä et al., 2014). Parazitická vejce ve snůšce potápivých kachen jsou taková, která do hnízda snese jiná samice než ta, která hnízdo zakládá. Podle morfologie vejce je možné jednoduše rozlišit parazitismus mezidruhový (heterospecifický), jehož determinace je snadná z důvodu významné odlišnosti v barvě, tvaru a pigmentaci (Møller, 1987; MacWhirter, 1989).

---

<sup>12</sup> antipredační deštník – ochrana před vzdušnými predátory vysokou populační hustotou jiného druhu

<sup>13</sup> prekociální mládě – mládě přicházející na svět plně vyvinuté nezávislé na rodičovské péči; synonymem u ptáků je mládě nidifugní (nekrmivé)

Avšak v případě, že se jedná o vnitrodruhový (konspecifický) parazitismus a vejce snesená více samicemi vypadají na první pohled identicky, je jeho odhalení v přírodě složitější. Za parazitická vejce jsou pak považována ta, která jsou v hnízdě zjištěná v kratším než jednodenním intervalu po zahájení snášení, před dostavěním hnízda nebo po zjištění ukončení snášení a začátku inkubace (Blums et al., 1996). Pokud není metodologicky možné sledovat průběh inkubace zájmových druhů, je nutné přistoupit k molekulárním metodám. Pro detekci vnitrodruhového hnízdního parazitismu se využívá např. metoda proteinového fingerprintu (Andersson & Åhlund, 2001).

Příklad vnitrodruhového hnízdního parazitismu zjišťovaného metodou proteinového fingerprintu byl v rámci studovaných druhů v České republice potvrzen ve vysoké míře u poláka velkého. Ve studii Šťovíčka (2013) bylo 89 % z celkového počtu hnízd parazitováno jinou samicí téhož druhu a ve studii Petrželkové a kol. (2013) dokonce 93 % hnízd.

Samice, které jsou ve vynikající kondici, mohou kladení části vajec do cizích hnízd využívat ke zvýšení fitness (Sorenson, 1991) nebo v případě geneticky blízké příbuzných jedinců mohou zvyšovat inkluzivní fitness (Hamilton, 1964). Příčin, proč se kachny rozhodují k parazitickému snášení, může být podle dostupné literatury několik:

- zvýšení fekundity<sup>14</sup> (Kendra et al., 1988) a fitness<sup>15</sup> (Sorenson, 1991)
- ztráta vlastní snůšky v důsledku predace nebo přírodní destrukce (McRae, 1997a)
- výborná kondice a výhodné načasování vlastní snůšky (Yom-Tov, 1980)
- nízký věk a nízká reprodukční kvalita jedince (Sorenson, 1993; Semel & Sherman, 2001)
- vysoká hnízdní hustota a nízká konkurenceschopnost pro iniciaci vlastní snůšky (Eadie & Fryxell, 1992; Davies, 2000)

---

<sup>14</sup> fekundita – plodnost

<sup>15</sup> fitness – biologická zdatnost; schopnost jedince předávat geny do další generace

Je tedy na místě předpokládat, že parazitická vejce mohou ovlivňovat, případně uměle navyšovat nejen celkovou velikost snůšky, ale i průměrnou velikost vejce ve snůšce (viz kap. 5.3).

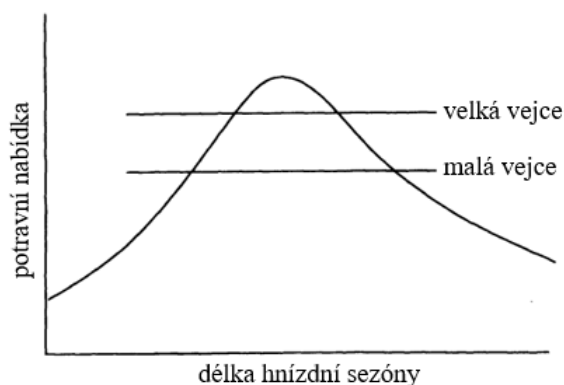
### 5.3 Průměrná velikost vejce ve snůšce

U vodních ptáků, včetně potápivých kachen, pozorujeme značnou rozmanitost a variabilitu tělesných forem, která se odráží také ve velikosti jejich vajec a celkové velikosti snůšky. Tělesně menší druhy kachen například kladou méně vajec než větší druhy, což je možné pozorovat i u rodu poláků (*Aythya*) (Veselovský, 2001; Kear, 2005).

Po dostavění hnízda zahajují samice prekociálních potápivých kachen snášení. Kachny snáší obvykle jedno vejce za den a zahajují inkubaci snůšky po nebo krátce před snesením posledního vejce. Doba snášení se tedy odvíjí od velikosti snůšky. Vzhledem k synchronizovanému líhnutí u prekociálních druhů je možné předpokládat, že mláďata vylíhnutá z vajec snesených později mají inkubační nevýhodu oproti mláďatům, která se líhnou z vajec snášených v pořadí dříve (Williams et al., 1993). Variabilita velikosti vajec může být vnímána také jako adaptace na potravní podmínky dané sezóny. Při nižší potravní dostupnosti se samice mohou touto adaptací snažit redukovat velikost snůšky s cílem vylíhnutí životaschopnějších mláďat, která budou lépe čelit přežívání při snížené potravní nabídce (Friedl, 1993).

Rozměry jednotlivých vajec ve snůšce jsou různě variabilní, vždy jsou mezi nimi měřitelné určité odchylky, které mohou více či méně napovídat o tělesné kondici samice a jejích aktuálních nutričních rezervách (Bennett & Owens, 2002; Johnson et al., 2013). Lack (1967) formuloval pravidlo vysvětlující, že velikost snůšky je limitována dostupnými zdroji živin v hnízdní oblasti.

Záhy na to dodal ve své další studii, že abundance potravy vrcholí v době snášení a samice, které inkubují menší vejce mohou zastupovat v populaci delší inkubační periody (Lack, 1968a). Tuto závislost poté vysvětlil nižší živinovou náročností na snesení v průměru menších vajec, která umožňuje samicím efektivně hospodařit s endogenní ztrátou živin po delší dobu (viz Graf 2).



**Graf 2: Variabilita velikosti vajec v průběhu hnízdní sezóny (Rohwer, 1988)**

Závislost mezi tělesnou kondicí samice a průměrnou velikostí vejce ve snůšce je druhově specifická, a navíc ovlivněna mnoha faktory prostředí (Hanssen et al., 2002; Pelayo & Clark, 2002). Autoři studující parametry snůšek se však poměrně jednoznačně shodují, že mezi esenciálními zdroji, které jsou u ptáků, ale i dalších vejcorodých obratlovců limitní pro tvorbu vajec patří lipidy a proteiny (Drobney & Fredrickson, 1985; Arnold & Rohwer, 1991). Na základě tohoto zjištění byly ve starších studiích formulovány hypotézy; *protein-limitation hypothesis* (dále jen PLH) (Drobney & Fredrickson, 1985) a *lipid-limitation hypothesis* (dále jen LLH) (Ankney & Afton, 1991).

Podle LLH hypotézy, která dle autorů platí pro většinu druhů kachen hnízdících v temperátní zóně jsou tukové zásoby pro tvorbu snůšky omezeny schopností samice tuk ukládat. PLH hypotéza byla vytvořena primárně pro kachničku karolínskou (*Aix sponsa*) ze Severní Ameriky, která ale podobně jako studované druhy poláků snáší obvykle jedno vejce za den. Kachnička karolínská produkuje relativně velké snůšky s velkou průměrnou velikostí vejce. Pro tvorbu vajec v takto krátkém intervalu snášení využívají samice jak endogenní<sup>16</sup>, tak exogenní<sup>17</sup> zdroje lipidů. Během syntézy vajec doplňují samice lipidy převážně z rostlinné složky potravy. Snášení je pravděpodobně ukončeno, právě tehdy, když

<sup>16</sup> endogenní zdroje živin – dlouhodobě uložené

<sup>17</sup> exogenní zdroje živin – bezprostředně přijímané z potravy

jsou vyčerpány endogenní zásoby lipidů. Průměrná velikost vajec ve snůšce potom může přímo odrážet lipidové zásoby zjištěné z hmotnosti individuální samice, vzhledem k tomu, že bylo prokázáno, že obsah tělesného tuku u ptáků silně koreluje s celkovou tělesnou hmotností (Blem, 1976; Jacobs et al., 2012).

Interpretace PLH hypotézy je mnohem obtížnější a autoři, kteří zkoumají vliv proteinů přijímaných z konzumace bezobratlých organismů a vodních larev pro tvorbu ovariálních folikulů<sup>18</sup> (Korschgen, 1977; Thompson, 1996; Hobson et al., 2005) kriticky hodnotí, že je PLH hypotéza v přírodě omezena pouze na studie carnivodních druhů a převážně chybí studie pro herbivorní druhy, pro které by se podobné závislosti daly zkoumat spíše za předpokladu aplikace suplementačních krmiv v experimentálních podmínkách (Ankney et al., 1991).

Dawson & Clark (1996) studovali variabilitu velikosti vajec u poláka vlnovaného (*Aythya affinis*), severoamerického druhu blízce příbuzného polákovi chocholačce. Jejich studie potvrdila předpoklad, že z větších vajec se líhly větší mlád'ata s lepší živinovou vybaveností. Tělesná kondice inkubující samice se tedy odráží nejen ve velikosti vajec, ale má také vliv na velikost a pravděpodobně i přežívání mlád'at (Nager et al., 2000; Lessells et al., 2002; Pelayo & Clark, 2002).

#### **5.4 Úspěšnost přežívání mlád'at**

Přežívání mlád'at je naprosto klíčovým faktorem pro vývoj hnízdních populací potápivých kachen (Schmidt et al., 2006), jejichž mlád'ata se líhnou ze snůšky synchronizovaně, jsou zcela vyvinutá a schopná okamžité lokomoce. Proces líhnutí a opuštění hnízda tudíž hned od prvních okamžiků kachního života provází nejistota přežití při vystavení nepřízni životního prostředí v podobě přítomných predátorů a omezených potravních zdrojů (Leonard et al., 1996; Kauhala, 2004).

---

<sup>18</sup> ovariální folikul – vaječný váček

Na rozdíl od mláďat altriciálních<sup>19</sup> se kachňata krmí sama a dospělé samice v jejich vývoji od vylíhnutí do vzletnosti plní převážně funkci ochrany před predátory a průvodců po potravně bohatých stanovištích (Boyd, 1953; Black & Owen, 1989; Sedinger & Raveling, 1990; Bustnes & Erikstad, 1991).

Hnízdící kachny, zvláště ty zkušené, se na hnízdišti dobře orientují a svá mláďata vodí na místa s nejlepší potravní dostupností. V tomto ohledu je pro nové kachní rodinky důležité, jak vypadá bezprostřední okolí hnízdiště. Například bylo zjištěno, že přežívání mláďat se zvyšuje v prostředí, které je méně fragmentováno antropogenními vlivy a mírou antropogenních disturbancí (např. urbanistickou zástavbou a zemědělskou činností) (Korschgen & Dahlgren, 1992). Výsledky několika studií míry a četnosti přesunů kachních rodinek dokazují negativní korelaci mezi délkou přesunu a přežíváním mláďat (Mauser et al., 1994; Bloom et al., 2012) z důvodu vyššího vystavení predaci a vyhladovění.

Samice, které jsou zkušenější, mají předpoklady pro vyšší nutriční zásoby a inkubaci větších vajec, ze kterých se líhnou větší mláďata schopnější lépe přežívat (Lepacge et al., 2000; Blums et al., 2002). Zároveň tyto samice hnízdí dříve a doba líhnutí jejich snůšek je proto více korelována s lepší potravní nabídkou, kdy není na rodinky vyvíjen tlak nutnosti přesunů v heterogenním prostředí, které jsou častou příčinou předčasně mortality mláďat (Verboven & Visser, 1998; Blums et al., 2002).

Nejideálnější scénář přežívání mláďat je velmi pravděpodobně fúzí většiny v této práci již zmíněných přímých a nepřímých závislostí mezi podmínkami prostředí a individualitou hnízdící samice. Na prvním místě však vždy stojí dobrá dostupnost potravy na hnízdišti. Pokud je samice v dobré tělesné kondici, vodí a ochraňuje mláďata až do doby, kdy dorostou téměř do velikosti dospělého. Pokud by však samice kondičně strádala, mohla by mláďata opustit dříve, což by pravděpodobně snížilo šance na jejich přežití (Sedinger & Raveling, 1986; Paasivaara & Pöysä, 2007).

---

<sup>19</sup> altriciální mládě – mládě přicházející na svět plně závislé na rodičovské péči; synonymem u ptáků je mládě nidikolní (krmivé)



## 6 Manuscript

### Title

Long-term trends and drivers of female body condition – implication for reproductive success in Common Pochard (*Aythya ferina*) and Tufted Duck (*Aythya fuligula*)

### Authors

Dorota Gajdošová

Petr Musil, Jan Zouhar, Zuzana Musilová, Šárka Nežžilová

### Address

Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha – Suchbátka, CZ-165 21, Czech Republic

\* corresponding author e-mail: [gajdosova.dorota@seznam.cz](mailto:gajdosova.dorota@seznam.cz)

### Abstract

Body condition is an important variable affecting survival and consequent fitness of individual birds. The long-term changes in body condition could be affected by climatic and environmental changes and they can result in changes in population dynamic of the species. The recent studies did not confirmed evidence that decreased survival is the cause of the population decline reported in Common Pochards (*Aythya ferina*). In this term, we analysed the long-term pattern in body condition of breeding females of Common Pochard and sympatric Tufted Duck (*Aythya fuligula*). We use two measurements of body condition based on residual from relationship of body mass and on two different linear skeletal dimensions (i.e. wing length or the tarsus

length, and including incubation stage as additional predictor) in aim to explain the factors affecting body condition and consequently assess the effect of body condition on breeding performance. We analysed the data from 166 females of Common Pochard and 293 females of Tufted Duck breeding on fishponds in South Bohemia, Czech Republic between 2004 and 2020. The long-term increase in body condition was confirmed of Common Pochard and particularly also in Tufted Duck. There were no significant effects of weather conditions in previous winter (NAO Index), water transparency, coloniality gradient and reproductive investment on body condition. The body condition of females of both species affected mean egg mass and hatching probability in both species. Females in better condition laid larger eggs with higher hatching success. Our results did not provide evidence for decreasing hatching success in studied species, which can be affected by loss in body condition of breeding females. The above mentioned population changes (esp. decreasing population size in Common Pochard) is likely related to changes in duckling survival, closely connected to limited food availability. This relationship seems to be important issue in further study and analysis.

### **Key words**

**body condition index, diving ducks, climate change, breeding performance**

### **Introduction**

Study of drivers shaping female body condition and subsequent long-term relationships of body condition to reproductive success is essential for understanding the population dynamics of the species and/or species ability to face changing environment (Blums et al., 2005; Guillemain et al., 2010; English et al., 2018). This

knowledge is highly relevant in declining species in aim to evaluate causes and consequences of the decline and to design subsequent conservation measures.

Body condition is considered combinations of factors describing the health and physiological properties of an individual (Schluter & Gustafsson, 1993; Klimas et al., 2020). Food supply (Delnicki & Reinecke, 1986; Anteau & Afton, 2008), parasitic and infectious diseases (Arsnoe, 2011), reproduction, predation pressure, inter and intraspecific competition, disturbance and/or weather are considered the most important factors shaping the body condition (Birkhead et al., 1983; Devries et al., 2008). Through their effects on body condition, food condition at one part of the year can affect the performance of the birds at a later time, i.e., conditions in the period of wintering can influence subsequent breeding success and summer conditions can influence subsequent survival. These carry-over effects can be described on the level of the individual as well as the entire population (Devries et al. 2008; Guillemain et al., 2008; Newton, 2013; Podhrázký et al., 2017).

The climate warming considerably change the availability of wetlands suitable for wintering waterbirds by shifting the zero-degree isotherm, i.e. average aerial temperature of 0°C in January (Maclean et al., 2008; Thomas et al., 2012; Pavón-Jordán et al., 2015; Musilová et al., 2018; Pavón-Jordán et al., 2019). Some species are fastly responding to this phenomenon by altering their behaviour (Sauter et al., 2010; Gunnarsson et al., 2012; Adam et al., 2015) and reducing the high mortality risk and energetic cost of a long migration (Newton, 2007) in their effort to winter away from the January zero-degree isotherm to reduce energy expenditure for thermoregulation at the wintering areas (Ridgill & Fox, 1990; Dalby et al., 2013). As a consequence of these changes, the long-term increase in waterbird body condition is largely expected. Besides, long-term climate warming (Hurrell & Deser,

2010) affect arrival from wintering grounds (Hüppop & Hüppop, 2003; Podhrázský et al., 2017), laying dates, and most current research prove an extended length of breeding seasons (Lv et al., 2020; Halupka et al., 2021). Earlier arrival then provides energy benefits for birds to acquire higher amount of nutrients for clutch formation (Drent & Daan, 1980; Bêty et al., 2003). Nevertheless, besides climate - driven changes intensive fishpond management in Europe lead to changes in food web structure in ponds considered an important breeding habitat for diving ducks, which affected female body condition and consequently final reproductive output (Eriksson, 1979; Giles, 1994; Musil, 2006; Haas, et al. 2007; Fox et al., 2016; Broyer & Bourguemestre, 2020).

Body condition means a qualitative assessment of the bird that has direct effect on its fitness. Poor body condition of breeding duck females may prolong timing of breeding (Öst et al., 2011), impaired food availability for ducklings (Anderson, 1981) and shorten female care period of rearing ducklings (Sedinger & Raveling, 1986; Paasivaara & Pöysä, 2007) due to lack of nutrients (such as lipids and proteins) allocated to reproduction (Drobney & Fredrickson, 1985; Ankney & Afton, 1988; Descamps, et al. 2011). Among waterfowl, strong correlation between body condition, the timing of reproduction and clutch size indicate that females in inadequate body condition are incapable to breed early enough (Devries et al., 2008) to successfully hatch ducklings in time of peaked food resource (Both et al., 2005; Reséndiz-Infante et al., 2020) important for their early development and later survival. In this context, ducks represent a relevant group for studying alteration in body condition due to large body size, easy observation and marking possibilities in compare to other birds such as passerine species. Although, the comparative studies on diving ducks body condition and reproductive success remain scarce in Palearctic

in comparison to Nearctic. Mentionaly, in globally declining duck species (such as Common Pochard) only little is known about body condition phenomenon throughout breeding areas in Europe (Blums et al., 2005; Fox & King, 2011; Fox et al., 2016).

The aim of this paper is to evaluate the pattern in female body condition of two diving duck species Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula* and the long-term effect of female body condition on breeding performance (laying date, egg mass, hatching success and clutch size). These sympatric diving duck species are precocial benthofagous while feed primarily on invertebrates during the breeding season (Snow & Perrins, 1998; Kear, 2005; Šťastný & Hudec, 2016), inhabit the same breeding habitat but differ in body size, timing of breeding, egg and clutch size (Kear, 2005).

Here, we evaluated two body condition indices – body mass index (wing) and body condition index (tarsus), defined an environmental and individual body condition drivers (NAO index of the previous winter, water transparency indicating food supply, coloniality gradient indicating competition and reproductive investment indicating female effort to lay eggs and incubate clutch) and tested potential influence on body condition of breeding females prior to and upon of nesting in aim to distinguish the effect of the non-breeding conditions and the breeding performance.

Based on current knowledge about changing environment and drivers of female body condition in birds we suggested following predictions and hypotheses: (1) We expect long-term increase of female body condition due to long-term climate warming (Hurrell & Deser, 2010) and lower energetic costs of wintering in recent decades (Sauter et al., 2010; Gunnarsson et al., 2012; Adam et al., 2015). In terms of

favorable wintering conditions, we expect higher body condition after milder winters (expressed by the NAO index). In addition, increasing winter values of NAO index in recent years lead to shifts in spring phenology and therefore enhanced food availability on breeding grounds could significantly influence body condition of studied species. Therefore (2) we suggest that mean water transparency of breeding area in breeding season before female catching (mean values May and June) is an appropriate predictor of a food availability (Hanson & Butler, 1994; Sendek & Aynalem, 2020) and would manifest in improved body condition of nesting females. (3) The pattern in distribution of most analyzed nests ranged from single nest on individual island up to large aggregations often within Black-headed Gull *Chroicocephalus ridibundus* colonies. We hence predict an effect of body condition when more competitive females tend to breed in aggregation where risk of female and clutch predation is on average lower. (4) Given the high cost of the reproduction (Owen & Black, 1990), we expect lower body condition after higher reproductive investment (expressed by loss of body condition as nutritional investment in clutch formation and egg incubation).

Female body condition is considered an important fitness-related trait affecting reproduction end/or breeding performance in many bird species (Bêty et al., 2003; Matthew et al., 2018) while females with higher values of body condition tend to breed earlier in the season (Blums et al., 2005; Devries et al., 2008). We therefore expect that (5) timing of nesting (expressed in laying date) would be influenced with female body condition. According to widely studied but often failed to revealed trade-off between clutch size and egg mass within several waterfowl species (Rohwer, 1988; Blums et al., 2005; Hořák et al., 2007; Devries et al., 2008) we would test an influence of body condition on clutch parameters, took into account

intraspecific variability. We predict that (6) higher values of body condition would manifest in laying larger eggs (expressed with mean egg mass) and/or in (7) laying larger clutches (expressed with total clutch size/non-parasitised clutch size). Our suggestion corresponds to allocation of stored body nutrition limiting clutch formation (Bengtson, 1971; Pehrsson 1991; Eichholz & Sedinger, 1999). Females indicated with higher values of body condition are then predicted to incubate more relatively massive eggs.

## **Methods**

### **Study area**

Study site consists of up to 170 fishponds in the Třeboň Biosphere Reserve and surrounding area in South Bohemia, Czech Republic (48.97–49.26°N, 14.66–14.97°E). Data were sampled from 2004 to 2020 inclusive. The water surface area of the fishponds varied between 0.21 and 298.00 ha (mean  $\pm$  sd = 16.97  $\pm$  39.82 ha) and proportion of cover of emergent vegetation varied between 1.03% and 90.0% (mean  $\pm$  sd = 21.30  $\pm$  16.26%). Most emergent vegetation was located along shorelines or in the shallow water centres of fishponds, and was mostly Common Reed *Phragmites australis*, Cattail *Typha latifolia*, sedges *Carex* spp., Great Manna Grass *Glyceria maxima* and willows *Salix* spp. (Janda et al., 1996, Čehovská et al., 2019).

### **Clutch and breeding female's data**

Nest surveys were performed on islands and in the littoral stands of fishponds. Each noticed nest was marked with a specifically coded flag tied on the surrounding vegetation. All eggs in each observed nest were numbered, measured in length and width to the nearest 0.1 mm using digital calliper and their colour and shape were

recorded (to exclude parasitic eggs). Incubation stages of clutches were estimated using a flotation technique (Westerskov, 1950) and candling (Weller, 1959). Breeding females of Common Pochard and Tufted Duck were caught on nests in late incubation stage using drop door traps (Weller, 1957). Each captured female was transported in cloth bag to the shore of a pond where female was weighed while settled in cloth bag using spring weight scale. Immediately after removal from bag, linear body measurements (tarsus length and wing length) of each female were subtracted using steel rule and digital caliper. Additionally, uniquely combined color rings were applied on right and left tarsus of every individual (Hořák et al., 2002; Rodriguez et al., 2006; Guillemain et al., 2007; Čehovská et al., 2019). Female was released immediately after marking, weighing and measuring.

### **Environmental variables**

We selected biotic and abiotic variables that could potentially directly influence female body condition and/or indirectly through drivers of habitat quality in wintering and breeding grounds. First, we used *NAO index* (North Atlantic Oscillation indices – [www.cru.uea.ac.uk](http://www.cru.uea.ac.uk); Hurrell 1995) as a broad estimate of climatic condition across Europe in winter (December – February) ahead of breeding season. Next, we used *water transparency* as a transparency of water measured with a Secchi disk as an arithmetic mean of values obtained from controls (May and June) for studied area in a given breeding season. Finally, we used *coloniality gradient* as a nest space distribution – total number of nests of one species recorded for one pond in a given year.



## **Reproductive characteristics**

Alike to drivers of female body condition we have chosen important parameters of bird's reproduction that could be influenced with body condition. First, *laying date* was backwards calculated from the clutch incubation stage and the clutch size (see also Lack, 1947) expresses a day when first egg in the nest of a given female was laid. Two variables for clutch size (i.e. number of eggs) of a given female had to be differentiated in view of the fact that nests could be of a high rate of interspecific parasitism. Then, *total clutch size* is an explicit maximum of eggs recorded in the nest of a given female prior to hatching and *non-parasitised clutch size* is a resulting number of eggs in the clutch after subtracting the number of parasite eggs. A parasite egg was identified by its different shape, size and color. We took into account conspecific parasitism when the egg accretion rates were greater than one per day and staggered incubation stages among eggs within a clutch were unambiguous (Dugger & Blums, 2001). *Mean egg mass* was calculated as the arithmetic average of approximate egg mass for non-parasite eggs, obtained according to Rowher (1988) as  $EM = L \times W^2 \times 0.555$ ; where  $W$  = egg width (mm),  $L$  = egg length (mm) and  $EM$  = egg mass ( $mm^3$ ). Next, *hatching success* indicates a proportion of eggs recorded as successfully hatched from the total number of eggs in the clutch. Finally, we used *reproductive investment* computed as number of eggs  $\times$  mean egg mass, this variable expressing nutritional investment in clutch formation and egg incubation of a given female at the moment of capture on the nest.

## **Statistical methods**

Our analysis proceeded in three stages. First, we obtained two alternative measures of a female's body condition (body condition indices). Second, we assessed the

effect of environmental characteristics on body condition. Finally, we studied the effect of body condition on the female's reproductive parameters.

In descriptive studies of ducks, an oft-used proxy of body condition is based on the residuals from the regression of (log-transformed) body mass on a (log-transformed) linear measurement of body size (Pieg & Green, 2009). A proxy based on this simple bivariate relationship is, however, severely compromised by ignoring the continual decline in body mass during egg laying and clutch incubation (Gloutney, 1989; Owen & Black, 1990). Therefore, our definition of the body condition indices includes incubation stage (number of days before hatching) as an additional predictor of body mass.

Our *body condition indices (BCI)* differ in their selection of the linear skeletal dimension employed in the calculation: we use either the wing length (*BCI<sub>W</sub>*) or the tarsus length (*BCI<sub>T</sub>*). The BCIs were obtained as the residuals from the regression of the log of mass (g) on (i) the log of wing/tarsus length (cm) and (ii) the incubation stage (number of days before hatching); data were pooled across all years in this calculation (see also Blums et al., 2005). The values of the indices approximate relative deviation of the overall body mass of a given female from the average body mass of a female with the given wing/tarsus length and at the given stage of incubation. Negative BCI values indicate females with a lower-than-average mass, positive values indicate the opposite.

In the second stage of the statistical analyses, we assessed the effect of environmental variables on body condition in a regression setting. In particular, we ran a mixed-effects linear regression with a female-specific random effect of the body condition index on *NAO index*, *water transparency*, *coloniality gradient* and

*reproductive investment*; moreover, to account for the potential long-term trend, we included year as another explanatory variable.

Finally, we studied the effect of the body condition indices on reproductive parameters. For the reproductive parameters that can be plausibly modelled as continuous variables (*laying date*, *mean egg mass*, *hatching date*), we again applied linear regressions with female-specific random effects; for clutch sizes (*total clutch size* and *non-parasitised clutch size*), we opted for mixed-effects Poisson regressions (with female-specific random effects) instead. In all regressions, we again included year as a control variable. Multicollinearity was assessed using variance inflation factors (VIFs); in all regressions, all VIFs were below 2.5, indicating little collinearity (Allison, 1999). All statistical analyses were carried out in Stata version 16 (StataCorp LP, College Station, TX, USA).

## **Results**

### **Drivers of female body condition (BCI\_W, BCI\_T)**

In Common Pochard, we found a significant long-term increase in both body condition indices (Table 1, Figure 1, 2, year,  $p = 0.033$  for BCI\_W,  $p = 0.045$  for BCI\_T); the regression coefficients imply that with each year, the body condition indices grew by app. 0.002. Over the 16-year span of the study period, this corresponds to a change in body mass by app. 3 per cent, with the body size and incubation stage being held constant. A similar trend was found in Tufted Duck as well, although it is only found significant for the tarsus-based body condition index (Table 1, Figure 1, 2, year,  $p = 0.207$  for BCI\_W,  $p = 0.033$  for BCI\_T).

The effects of weather conditions in previous winter (NAO Index), water transparency, coloniality gradient and reproductive investment were not confirmed as significant in either of species.

### **Parameters of reproduction**

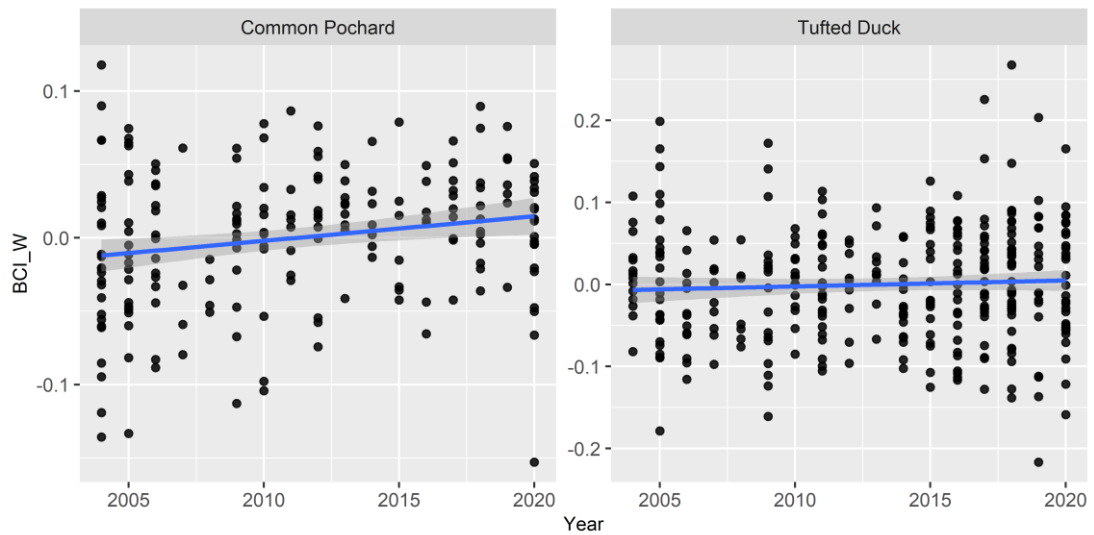
Tables 2 and 3 present the results of the regressions assessing the effect of body condition indices on reproductive parameters for Common Pochard. Both body condition indices significantly affected mean egg mass (Figure 3, 4,  $p = 0.024$  for BCI\_W,  $p = 0.016$  for BCI\_T) and hatching success ( $p = 0.006$  for BCI\_W,  $p = 0.004$  for BCI\_T). Females of this species with higher values of body condition indices (both BCI\_W and BCI\_T) laid larger eggs and a higher proportion of them successfully hatched. Moreover, we found a significant long-term increase ( $p = 0.021$  for BCI\_W,  $p = 0.023$  for BCI\_T) in laying date in this species; concretely, the laying date is delayed by 0.35 days on average each year.

Analogous analyses for Tufted duck are presented in Tables 4 and 5. Body condition indices significantly affected mean egg mass ( $p < 0.001$  for both BCI\_W and BCI\_T), when larger females laid larger eggs. Like in Common Pochard, coefficient estimates point towards a positive effect of body condition on hatching success, but the results are just short of being significant ( $p = 0.100$  for BCI\_W,  $p = 0.062$  for BCI\_T) in Tufted Duck. Moreover, we found a significant long-term decrease in hatching success ( $p < 0.001$  for both BCI\_W and BCI\_T) and a long-term increase in total clutch size ( $p = 0.025$  for BCI\_W,  $p = 0.028$  for BCI\_T).

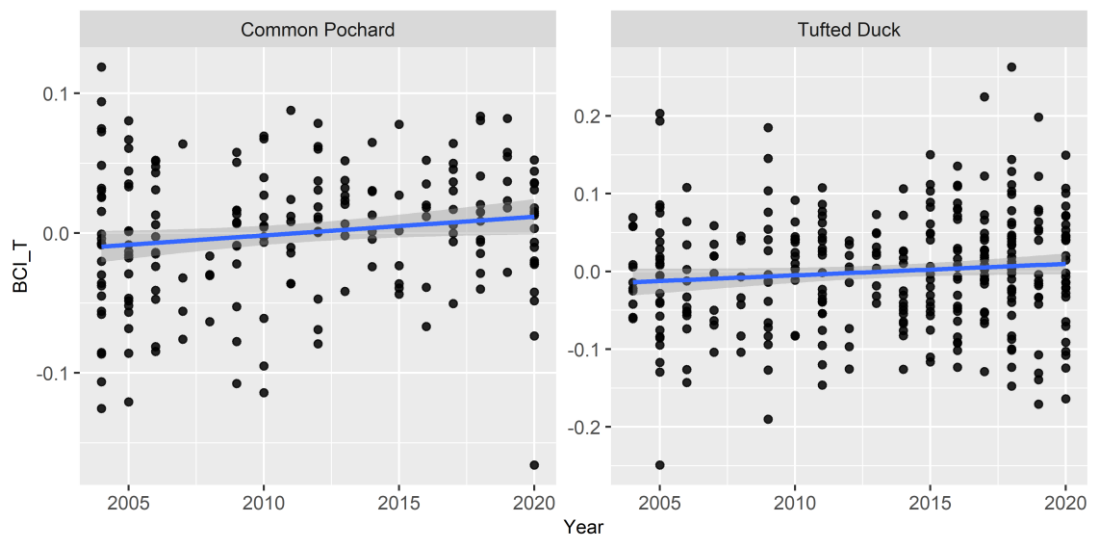
**Table 1.** Results for the mixed-effects regressions of wing- and tarsus-based condition indices (BCI\_W and BCI\_T) on environmental characteristics.

| Variable                       | Common Pochard                  |                                 | Tufted Duck       |                                 |
|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|-------------------|---------------------------------|
|                                | BCI_W                           | BCI_T                           | BCI_W             | BCI_T                           |
| Year                           | <b>1.919*</b><br><b>(0.898)</b> | <b>1.834*</b><br><b>(0.914)</b> | 1.400<br>(1.111)  | <b>2.503*</b><br><b>(1.173)</b> |
| NAO index<br>(previous winter) | -3.246<br>(2.633)               | -3.238<br>(2.664)               | -3.723<br>(3.196) | -5.435<br>(3.313)               |
| Water<br>transparency          | -0.065<br>(0.272)               | -0.147<br>(0.276)               | -0.011<br>(0.314) | 0.046<br>(0.330)                |
| Coloniality gradient           | -0.143<br>(0.201)               | -0.193<br>(0.204)               | 0.305<br>(0.265)  | 0.350<br>(0.277)                |
| Reproductive investment        | 0.007<br>(0.017)                | -0.009<br>(0.017)               | -0.013<br>(0.022) | -0.004<br>(0.023)               |
| Observations                   | 166                             | 166                             | 293               | 293                             |
| R-squared                      | 0.006                           | 0.009                           | 0.010             | 0.021                           |
| Maximum VIF                    | 1.657                           | 1.657                           | 1.620             | 1.5960                          |
| Mean VIF                       | 1.278                           | 1.278                           | 1.277             | 1.269                           |
| AICc                           | 1746.688                        | 1758.312                        | 3312.480          | 33152.873                       |
| Overall p                      | 0.408                           | 0.406                           | 0.572             | 0.189                           |
| p (female random eff.)         | 0.244                           | 0.181                           | 0.001             | < 0.001                         |

Coefficients and standard errors (in parentheses) have been multiplied by 1000 to enhance readability and are printed with a precision of three significant digits. R-squared was obtained as the square of Pearson's correlation of actual and fitted values (only the fixed-effect estimates were used in the calculation of fitted values). \*\_P < 0.05, \*\*\_P < 0.01.



**Figure 1.** Effect of year on BCI\_W (95% CI) of 166 individuals (black circles) in Common Pochard and 293 individuals in Tufted Duck based on model outputs (Table 1).

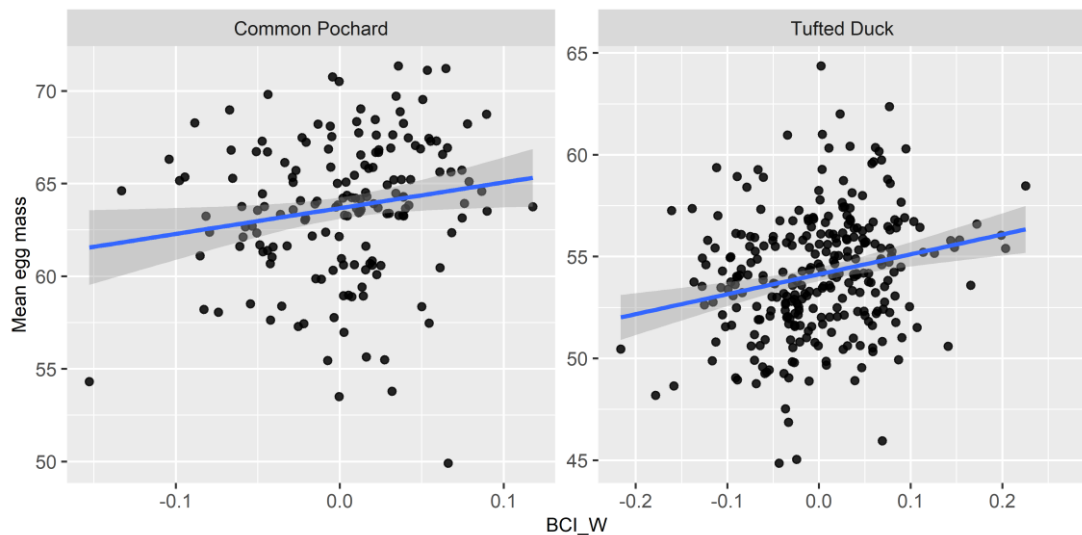


**Figure 2.** Effect of year on BCI\_T (95% CI) of 166 individuals (black circles) in Common Pochard and 293 individuals in Tufted Duck based on model outputs (Table 1).

**Table 2.** Results for the regressions of reproductive parameters of Common Pochard on the wing-based body condition index (BCI\_W) and year (mixed-effects linear regressions for laying date, mean egg mass and hatching success; mixed-effects Poisson regressions for total clutch size and non-parasitised clutch size).

| Variable                    | Laying date              | Mean egg mass             | Hatching success          | Total clutch size | Non-parasitised clutch size |
|-----------------------------|--------------------------|---------------------------|---------------------------|-------------------|-----------------------------|
| Body condition index (wing) | -10.970<br>(16.760)      | <b>14.250*</b><br>(6.314) | <b>1.737**</b><br>(0.630) | 0.082<br>(0.524)  | -0.031<br>(0.532)           |
| Year                        | <b>0.354*</b><br>(0.153) | -0.070<br>(0.058)         | -0.004<br>(0.006)         | 0.005<br>(0.005)  | 0.004<br>(0.005)            |
| Observations                | 194                      | 166                       | 194                       | 194               | 194                         |
| R-squared                   | 0.006                    | 0.029                     | 0.035                     | 0.563             | 0.536                       |
| Maximum VIF                 | 1.061                    | 1.022                     | 1.039                     | 1.039             | 1.039                       |
| Mean VIF                    | 1.061                    | 1.022                     | 1.039                     | 1.039             | 1.039                       |
| AICc                        | 1482.236                 | 914.450                   | 210.344                   | 1015.725          | 994.423                     |
| Overall p                   | 0.014                    | 0.056                     | 0.011                     | 0.585             | 0.714                       |
| p (female random eff.)      | 0.013                    | 0.050                     | 0.101                     | 0.042             | 0.068                       |

Coefficients and standard errors (in parentheses) are printed with a precision of three significant digits. R-squared was obtained as the square of Pearson's correlation of actual and fitted values (only the fixed-effect estimates were used in the calculation of fitted values). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001.

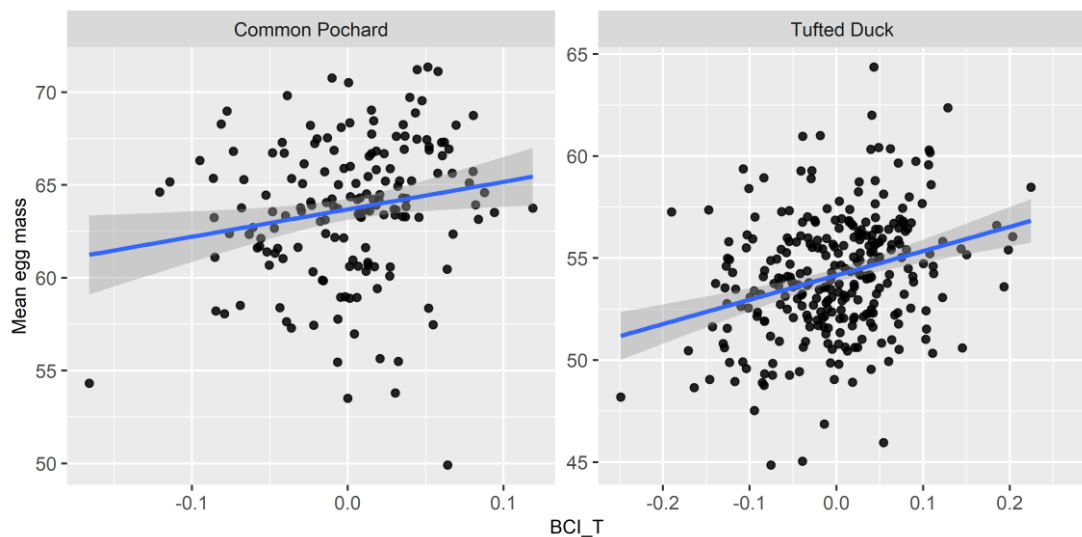


**Figure 3.** Effect of BCI\_W on mean egg mass (95% CI) for 166 nests (black circles) in Common Pochard and 293 nests in Tufted Duck based on model outputs (Table 2 and 4).

**Table 3.** Results for the regressions of reproductive parameters of Common Pochard on the tarsus-based body condition index (BCI\_T) and year (mixed-effects linear regressions for laying date, mean egg mass and hatching success; mixed-effects Poisson regressions for total clutch size and non-parasitised clutch size).

| Variable                      | Laying date                     | Mean egg mass                     | Hatching success                 | Total clutch size | Non-parasitised clutch size |
|-------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|-------------------|-----------------------------|
| Body condition index (tarsus) | -8.396<br>(16.540)              | <b>14.950 *</b><br><b>(6.193)</b> | <b>1.776**</b><br><b>(0.621)</b> | 0.193<br>(0.518)  | 0.004<br>(0.525)            |
| Year                          | <b>0.347*</b><br><b>(0.152)</b> | -0.063<br>(0.057)                 | -0.009<br>(0.006)                | 0.004<br>(0.005)  | 0.004<br>(0.005)            |
| Observations                  | 194                             | 166                               | 194                              | 194               | 194                         |
| R-squared                     | 0.009                           | 0.035                             | 0.032                            | 0.547             | 0.537                       |
| Maximum VIF                   | 1.024                           | 1.018                             | 1.024                            | 1.024             | 1.024                       |
| Mean VIF                      | 1.024                           | 1.018                             | 1.024                            | 1.024             | 1.024                       |
| AICc                          | 1482.406                        | 913.758                           | 209.741                          | 1015.610          | 994.426                     |
| Overall p                     | 0.073                           | 0.039                             | 0.008                            | 0.552             | 0.715                       |
| p (female random eff.)        | 0.014                           | 0.054                             | 0.095                            | 0.041             | 0.067                       |

Coefficients and standard errors (in parentheses) are printed with a precision of three significant digits. R-squared was obtained as the square of Pearson's correlation of actual and fitted values (only the fixed-effect estimates were used in the calculation of fitted values). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001.



**Figure 4.** Effect of BCI\_T on mean egg mass (95% CI) for 166 nests (black circles) in Common Pochard and 293 nests in Tufted Duck based on model outputs (Table 3 and 5).



**Table 4.** Results for the regressions of reproductive parameters of Tufted duck on the wing-based body condition index (BCI\_W) and year (mixed-effects linear regressions for laying date, mean egg mass and hatching success; mixed-effects Poisson regressions for total clutch size and non-parasitised clutch size).

| Variable                    | Laying date       | Mean egg mass                     | Hatching success                   | Total clutch size               | Non-parasitised clutch size |
|-----------------------------|-------------------|-----------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|
| Body condition index (wing) | 9.389<br>(10.670) | <b>8.816***</b><br><b>(2.448)</b> | 0.490<br>(0.298)                   | -0.210<br>(0.275)               | -0.250<br>(0.269)           |
| Year                        | -0.124<br>(0.151) | 0.047<br>(0.036)                  | <b>-0.025***</b><br><b>(0.004)</b> | <b>0.009*</b><br><b>(0.004)</b> | 0.006<br>(0.004)            |
| Observations                | 322               | 293                               | 322                                | 322                             | 322                         |
| R-squared                   | 0.003             | 0.006                             | 0.056                              | 0.576                           | 0.521                       |
| Maximum VIF                 | 1.003             | 1.003                             | 1.003                              | 1.003                           | 1.003                       |
| Mean VIF                    | 1.003             | 1.003                             | 1.003                              | 1.003                           | 1.003                       |
| AICc                        | 2588.309          | 1452.651                          | 291.394                            | 1730.436                        | 1691.814                    |
| Overall p                   | 0.502             | 0.001                             | < 0.001                            | 0.066                           | 0.239                       |
| p (female random eff.)      | 0.013             | < 0.001                           | 0.453                              | < 0.001                         | 0.011                       |

Coefficients and standard errors (in parentheses) are printed with a precision of three significant digits. R-squared was obtained as the square of Pearson's correlation of actual and fitted values (only the fixed-effect estimates were used in the calculation of fitted values). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001.

**Table 5.** Results for the regressions of reproductive parameters of Tufted Duck on the tarsus-based body condition index (BCI\_T) and year (mixed-effects linear regressions for laying date, mean egg mass and hatching success; mixed-effects Poisson regressions for total clutch size and non-parasitised clutch size).

| Variable                      | Laying date       | Mean egg mass                      | Hatching success                   | Total clutch size               | Non-parasitised clutch size |
|-------------------------------|-------------------|------------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|-----------------------------|
| Body condition index (tarsus) | 6.689<br>(10.290) | <b>10.890***</b><br><b>(2.306)</b> | 0.537<br>(0.287)                   | -0.118<br>(0.266)               | -0.153<br>(1.000)           |
| Year                          | -0.083<br>(0.155) | 0.027<br>(0.036)                   | <b>-0.025***</b><br><b>(0.005)</b> | <b>0.009*</b><br><b>(0.004)</b> | 0.005<br>(0.015)            |
| Observations                  | 322               | 293                                | 322                                | 322                             | 322                         |
| R-squared                     | 0.004             | 0.015                              | 0.056                              | 0.580                           | 0.543                       |
| Maximum VIF                   | 1.010             | 1.0128                             | 1.010                              | 1.010                           | 1.010                       |
| Mean VIF                      | 1.0105            | 1.012                              | 1.010                              | 1.010                           | 1.010                       |
| AICc                          | 2564.539          | 143.861                            | 290.465                            | 1715.701                        | 1678.884                    |
| Overall p                     | 0.726             | < 0.001                            | < 0.001                            | 0.086                           | 0.361                       |
| p (female random eff.)        | 0.014             | < 0.001                            | 0.454                              | < 0.001                         | 0.010                       |

Coefficients and standard errors (in parentheses) are printed with a precision of three significant digits. R-squared was obtained as the square of Pearson's correlation of actual and fitted values (only the fixed-effect estimates were used in the calculation of fitted values). \* P < 0.05, \*\* P < 0.01, \*\*\* P < 0.001.

## **Discussion**

### ***Long-term trends in female body condition***

The understanding of the long-term trends in body condition is essential for understanding the population dynamics of the species (Blums et al., 2005; Guillemain et al., 2010; Newton, 2013; English et al., 2018). Here, we found out significant long-term increase of body condition in breeding females of Common Pochard. This finding has a major implication in conservation context for this species, nowadays considered as a globally declining (IUCN, 2020; Kitowski, 2020). For instance, Fox et al. (2016) described the Pochard decline over the 30 years in a wide range of Europe and highlighted the urgent need to study key factors affecting his survival and breeding success.

Our results provided increased values in both body condition indices in Common Pochard and supported direct evidence, that Czech breeding Pochards do not suffer from reduced body condition within last two decades. Our study, as the first in Europe highlight that decline in numbers and/or proportion of females in Common Pochard Western Palearctics Populations (Frew et al., 2018) is likely not caused by reduced body condition.

In Tufted Duck was also confirm long-term increase in body condition (BCI\_T respectively) which is relevant explanation that females in either species are in higher body conditions when, due to climate warming, breed and winter in more conditionally suitable habitats and/or are better survivals (Devries et al., 2008; Guillemain M., et al., 2008; Newton, 2013; Podhrázský et al., 2017). Increased body condition could be beneficial in annual survival as suggested by Haramis et al., (1986), above that, females in poor body condition are more likely to be selected from populations. In contrast with relatively fixed opening dates of hunting seasons

in many European countries, advanced breeding seasons in suitable food and weather conditions result in greater body condition of females in the end of breeding season and hence better ability to avoid hunting pressure and reduce mortality (Oja & Pöysä, 2005). Above that, poor body condition individuals could be more susceptible to latent infections (Anteau & Afton, 2004; Flint & Franson, 2008) and could suffer from parasitic load (Garbus et al., 2018) or contaminant burdens (Heinz & Fitzgerald, 1993; Hughes et al., 2019).

### *Environmental variables*

As a result of earlier spring phenology (Solomon et al., 2007) and long-term climate warming (Hurrell & Deser, 2010), we expected that increasing winter NAO index values would be positively correlated with body condition indices, however, we found no evidence of this relationship neither in Common Pochard, nor in Tufted Duck. The explanation could more probably mirror the environmental stochasticity of winter/early spring weather conditions throughout European wintering habitats described with local habitat conditions substantially contribute to female body condition rather than large scale climatic characteristics such as NAO index (Drever et al., 2012).

Similarly, mean water transparency in the breeding area did not occur as directly influencing either body condition indices in either species. Studied ducks, as mentioned above, are invertivorous during the breeding season and feed on small groups of invertebrates (Snow & Perrins 1998; Kear, 2005; Št'astný & Hudec, 2016). Density of benthophagous organisms should underlie food supply for breeding females especially in pre-breeding periods, important for acquiring nutrients after arriving from wintering grounds (Alisauskas & Ankney, 1992).

On the basis of non- randomly distributed nests and preference of higher quality habitats, we tested whether coloniality gradient could prove an obvious trend in female body condition. Nevertheless, we did not find any relationship between colonial gradient and female body condition, we also did not confirm any significant effect of reproductive investment on body condition of incubating female.

### ***Effect of body condition on parameters of reproduction***

#### *Common Pochard*

According to our results, there was confirmed the long-term increase in body condition of breeding females of Common Pochard in our study area. Furthermore, the long-term delay in egg laying was recorded, whereas it was not affected by body condition (both BCI\_W, BCI\_T). Common Pochard is relatively early nesting species (esp. in comparison with Tufted Duck). Early nesting provides advantageous for ducklings which hatch in the peak of chironomid abundance (Street, 1977; Hill et al., 1984), and provides sufficient food supply.

Environmental and individual correlations of Common Pochard showed strong relationship between laying date and female breeding success, as seems to be important for assessment of population trends (Folliot et al., 2016), when nest success was higher in years when laying began earlier in the season. Hence, we looked closer to response of body condition. Consistently with results of nest survival studies for diving ducks where high rate of body condition was beneficial during clutch incubation and requirements for clutch size (Arnold et al., 1995) (Common pochard included (Blums et al., 1997a).

An conclusive debate about trade-off between egg mass and clutch size (Rohwer, 1988; Blackburn, 1991; Figuerola & Green, 2006) in Common pochard was found to be disadvantaged with a scarced data, but for instance Hořák et al.

(2007) failed to reveal any correlation between egg mass and clutch size. Our work is on to support his suggestion, when there was no effect of female body condition on clutch size in contrast with mean egg mass which was positively correlated with body mass. Question under discussion for such a results is again declining in Common pochard populations. Ultimately, increased body condition matters in producing relatively larger eggs, which could be a good predictor of future duckling growth and survival (Galbraith, 1988; Dawson & Clark, 1996; Pelayo & Clark, 2003), while larger eggs contain greater amount of essential nutrients (Ricklefs et al., 1978) and hatched young are then predicted to be heavier (Reed et al. 1999) structurally larger (Grant, 1991) and achieve higher survival probability (Lepacge et al., 2000; Blums et al., 2002).

But is the larger body size as duckling an undisputable assumption for higher survival later in lifespan? There are no available recent studies analysing duckling survival, hence we validate the view that main focus in future studies should be invested in observations of individuals belonging to young age cohorts (such as juvenile or postfledging) and its relation to Common Pochard population dynamics. Over that, most recent study of Folliot et al. (2020) declared that adult female survival is not responsible for Common Pochard decline.

### *Tufted Duck*

A Tufted Duck is considered relatively late nesting species, with first laying date on average occurs up June (Neužilová & Musil, 2010; Šťastný & Hudec, 2016; Čehovská et al., 2019). According to fact, that laying date has not changed with year or body condition in this species, laying can be strongly genetically fixed for a particular span in breeding season when Tufted duck could benefits in habitat

condition for late nesting expressed is the height and dense of vegetation cover allows extraordinary nest camouflage against aerial predators Bengtson (1972), or higher density of breeding females and hence lower probability of predation.

However, a closer look at the timing of laying indicates that synchrony of breeding with larids in colonies is more responsible for such a timing (Götmark & Åhlund, 1984; Väänänen, 2000; Pöysä et al., 2019). In consequences with breeding performance, females monitored in studied area have also been found in better body condition (BCI\_T respectively), but in contrast to Common Pochard long term decrease in their hatching success was found to be significant, whereas for body condition (BCI\_W, BCI\_T respectively marginally significant) indicated reversed relationship. Above that, clutch size significantly increased with year but only for total clutches size including parasitic eggs (here total clutch size).

The available evidence therefore pointed to discuss increased proportion of parasitic egg laying (Dugger & Blums, 2001) and disadvantages of late nesting. Deterioration of environmental and habitat conditions later in breeding season implies lower water transparency, reduced food availability, increased heat stress (Ma et al., 2014) and inter and intraspecific competition for space and resources (Bethke, 1991; Elmberg et al., 1997). Late nesting females of Tufted Duck probably exposed to pressure due to reduced optimal conditions for nesting could be therefore at a higher rate of parasitism and unable to incubate clutches with aplenty of parasitic eggs laid with earlier nesting females as potentially reneesting due to nesting failure. In addition, higher probability of disturbances in late breeding season occurs as nest predation and fluctuation of water (Walker et al., 2005). From the perspective of breeding requirements, an abandoned clutches of Tufted Duck result as only wasted

nutrition, adequate timing of breeding and breeding effort expressed with energy expenditure (Armstrong & Robertson, 1988).

Increase in mean egg mass with body condition could similarly as in pochard indicate for nutrient allocation primarily in egg size rather than clutch size, however females in better body condition might have laid parasitically with higher probability (Davies, 2000) which could lead to larger clutches (Neužilová & Musil, 2010).

On the other hand, an overall results of Tufted Duck nesting success, the observed decline in hatching success and simultaneously increase in clutch size underlay rather disadvantages evidence of late nesting and develops the claim that although females are in great body condition are unable to incubate clutches.

### ***Body condition indices: evaluation of results***

As an addition to our study we find important to evaluate the validity of use body condition indices for females of Common Pochard and Tufted Duck females based on wing length and tarsus length and interacted with body mass. The pattern of long-term changes and relationships between both condition indices (based on wing or tarsus length reproduction parameters are quite similar.

We suggest that Tufted Duck has different proportions between body dimensions than Common Pochard, which is more robust species probably in all skeletal dimensions. (Kear, 2005; Šťastný & Hudec, 2016). The underlying argument in favour of inserting tarsus length in body condition indices against wing length is the expression of structural body size with the use of the only featherless bone according to duck morphology (Snow & Perrins, 1998; Kear, 2005). Moreover, correlations of body measurements with body mass differs, where wing is in ducks more strongly correlated with body mass (Robertson et al., 2008; Ewuola, 2020).

Continuously, the body size development of studied ducks as a precocial species able to swim right after hatch could refer to faster growth of tarsus in contrast to wing (Giammarino, 2018). Above that, Tufted Duck appears to maturity earlier than Common Pochard and higher body condition variability (mainly in mass and wing size) could occur within older and younger breeding individuals (Blums et al., 1996).

### **Acknowledgments**

We are very grateful to all co-workers involved in the fieldwork in South Bohemia in 2004-2020. Among many others, we thank Tomáš Albrecht, Markéta Čehovská, David Hořák, Monika Homolková, Tereza Kejzlarová, Petr Klvaňa, Blanka Kuklíková, Anna Langrová and Michaela Nachtigalová for their help in the field. This study was supported by the project SS01010280 of Technology Agency of the Czech Republic entitled “Fishpond management optimization as a tool to biodiversity conservation under climate change“.



## References

- Adam M., Musilová Z., Musil P., Zouhar J. & Romportl D. (2015). Long-Term Changes in Habitat Selection of Wintering Waterbirds: High Importance of Cold Weather Refuge Sites. *Acta Ornithologica* 50, 127–138.
- Ankney, C. D., Afton, A. D., & Alisauskas, R. T. (1991). The role of nutrient reserves in limiting waterfowl reproduction. *The Condor*, 93(4), 1029-1032.
- Anteau, M. J., & Afton, A. D. (2004). Nutrient reserves of lesser scaup (*Aythya affinis*) during spring migration in the Mississippi Flyway: a test of the spring condition hypothesis. *The Auk*, 121(3), 917-929.
- Anteau, M. J., & Afton, A. D. (2008). Diets of lesser scaup during spring migration throughout the upper-Midwest are consistent with the spring condition hypothesis. *Waterbirds*, 31(1), 97-106.
- Armstrong, T., & Robertson, R. J. (1988). Parental investment based on clutch value: nest desertion in response to partial clutch loss in dabbling ducks. *Animal behaviour*, 36(3), 941-943.
- Arsnoe, D. M., Ip, H. S., & Owen, J. C. (2011). Influence of body condition on influenza A virus infection in mallard ducks: experimental infection data. *PLoS one*, 6(8), e22633.
- Bethke, R. W. (1991). Seasonality and interspecific competition in waterfowl guilds: a comment. *Ecology*, 72(3), 1155-1158.
- Bêty, J., Gauthier, G., & Giroux, J. F. (2003). Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist*, 162(1), 110-121.
- Blackburn, T. M. (1991). An interspecific relationship between egg size and clutch size in birds. *The Auk*, 108(4), 973-977.
- Blem, C. R. (1976). Patterns of lipid storage and utilization in birds. *American Zoologist*, 16(4), 671-684.
- Blums, P., Mednis, A., Bauga, I., Nichols, J. D., & Hines, J. E. (1996). Age-specific survival and philopatry in three species of European ducks: a long-term study. *The Condor*, 98(1), 61-74.
- Blums, P., Nichols, J. D., Hines, J. E., Lindberg, M. S., & Mednis, A. (2005). Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia*, 143(3), 365-376.
- Blums, P., Nichols, J. D., Hines, J. E., Lindberg, M. S., & Mednis, A. (2005). Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia*, 143(3), 365-376.

- Broyer, J., & Bourguemestre, F. (2020). Common Pochard *Aythya ferina* breeding density and fishpond management in central France. *Wildlife Biology*, 2020(1).
- Broyer, J., & Calenge, C. (2010). Influence of fish-farming management on duck breeding in French fish pond systems. *Hydrobiologia*, 637(1), 173-185.
- Čehovská, M., Musil, P., Musilová, Z., Poláková, K., & 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(2), 198-206.
- Dalby L., Fox A.D., Petersen I.K., Delany S. & Svenning J.-C. (2013). Temperature does not dictate the wintering distributions of European dabbling duck species. *Ibis* 155, 80–88
- Delnicki, D., & Reinecke, K. J. (1986). Mid-winter food use and body weights of mallards and wood ducks in Mississippi. *The Journal of wildlife management*, 43-51.
- Descamps, S., Beatty, J., Love, O. P., & Gilchrist, H. G. (2011). Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. *Functional Ecology*, 25(3), 671-681.
- Devink, J. M., Clark, R. G., Slattery, S. M., & Trauger, D. L. (2008). Are late-spring boreal lesser scaup (*Aythya affinis*) in poor body condition. *The Auk*, 125(2), 291-298.
- Devries J.H., Brook R.W., Howerter D.W., & Anderson M.G. (2008). Effects of spring body condition and age on reproduction in Mallards (*Anas platyrhynchos*). *Auk*, 125(3): 618–628.
- Dobbs, R. C., Styrsky, J. D., & Thompson, C. F. (2006). Clutch size and the costs of incubation in the house wren. *Behavioral Ecology*, 17(5), 849-856.
- Dugger, B. D., & Blums, P. (2001). Effect of conspecific brood parasitism on host fitness for tufted duck and common pochard. *The Auk*, 118(3), 717-726.
- Elmberg, J., Pöysä, H., Sjöberg, K., & Nummi, P. (1997). Interspecific interactions and co-existence in dabbling ducks: observations and an experiment. *Oecologia*, 111(1), 129-136.
- English, M. D., Robertson, G. J., Peck, L. E., Pirie-Hay, D., Roul, S., & Mallory, M. L. (2018). Body condition of American Black Ducks (*Anas rubripes*) wintering in Atlantic Canada using carcass composition and a scaled mass index. *Canadian Journal of Zoology*, 96(10), 1137-1144.
- Eriksson, M. O. (1979). Competition between freshwater fish and goldeneyes *Bucephala clangula* (L.) for common prey. *Oecologia*, 41(1), 99-107.

- Ewuola, M. K., Akinyemi, M. O., Hassan, W. A., & Folaniyi, B. S. (2020). Morphological Diversity of Muscovy Duck in Humid Zone of Nigeria. *Journal of Agriculture and Ecology Research International*, 39-44.
- Figuerola, J., & Green, A. J. (2006). A comparative study of egg mass and clutch size in the Anseriformes. *Journal of Ornithology*, 147(1), 57-68.
- Flint, P. L., & Franson, J. C. (2009). Does influenza A affect body condition of wild mallard ducks, or vice versa?. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1666), 2345-2346.
- Fox, A. D., & King, R. (2011). Body mass loss amongst moulting pochard *Aythya ferina* and tufted duck *A. fuligula* at Abberton Reservoir, south east England. *Journal of Ornithology*, 152(3), 727-732.
- Garbus, S. E., Lyngs, P., Christensen, J. P., Buchmann, K., Eulaers, I., Mosbech, A., ... & Sonne, C. (2018). Common eider (*Somateria mollissima*) body condition and parasitic load during a mortality event in the Baltic proper. *Avian Biology Research*, 11(3), 167-172.
- Gauthier, G. (1989). The effect of experience and timing on reproductive performance in buffleheads. *The Auk*, 106(4), 568-576.
- Giammarino, M., Quatto, P., & Genoni, G. (2018). Morphological Features of Wild Mallard Ducks On Postnatal Growth Based On Functional Analysis of Capture-recapture Data. *Journal of International Ornithology*, 1(1), 3.
- Giles, N. (1994). Tufted duck (*Aythya fuligula*) habitat use and brood survival increases after fish removal from gravel pit lakes. *Aquatic birds in the trophic web of lakes*, 387-392.
- Götmark, F., & Åhlund, M. (1984). Do field observers attract nest predators and influence nesting success of common eiders?. *The Journal of wildlife management*, 381-387.
- Guillemain, M., Elmberg, J., Arzel, C., Johnson, A. R., & Simon, G. (2008). The income–capital breeding dichotomy revisited: late winter body condition is related to breeding success in an income breeder. *Ibis*, 150(1), 172-176.
- Guillemain, M., Elmberg, J., Gauthier-Clerc, M., Massez, G., Hearn, R., Champagnon, J., & Simon, G. (2010). Wintering French mallard and teal are heavier and in better body condition than 30 years ago: effects of a changing environment?. *Ambio*, 39(2), 170-180.
- Guillemain, M., Pöysä, H., Fox, A. D., Arzel, C., Dessborn, L., Ekroos, J., ... & Møller, A. P. (2013). Effects of climate change on European ducks: what do we know and what do we need to know?. *Wildlife Biology*, 19(4), 404-419.
- Gunnarsson G., Waldenström J. & Fransson T. (2012). Direct and indirect effects of winter harshness on the survival of Mallards *Anas platyrhynchos* in northwest Europe. *Ibis* 154, 307–317

- Haas, K., Köhler, U., Diehl, S., Köhler, P., Dietrich, S., Holler, S., ... & Vilsmeier, J. (2007). Influence of fish on habitat choice of water birds: a whole system experiment. *Ecology*, 88(11), 2915-2925.
- Halupka, L., Dyrz, A., & Borowiec, M. (2008). Climate change affects breeding of reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*. *Journal of Avian Biology*, 39(1), 95-100.
- Hanson, M. A., & Butler, M. G. (1994). Responses to food web manipulation in a shallow waterfowl lake. *Hydrobiologia*, 279(1), 457-466.
- Heinz, G. H., & Fitzgerald, M. A. (1993). Reproduction of mallards following overwinter exposure to selenium. *Environmental Pollution*, 81(2), 117-122.
- HILL, D., WRIGHT, R., & STREET, M. (1987). Survival of mallard ducklings *Anas platyrhynchos* and competition with fish for invertebrates on a flooded gravel quarry in England. *Ibis*, 129, 159-167.
- Hughes, K. D., de Solla, S. R., Schummer, M. L., Petrie, S. A., White, A., & Martin, P. A. (2019). Rapid increase in contaminant burdens following loss of body condition in canvasbacks (*Aythya valisineria*) overwintering on the Lake St. Clair region of the Great Lakes. *Ecotoxicology and environmental safety*, 186, 109736.
- Hüppop, O., & ppop, K. H. (2003). North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1512), 233-240.
- Hurrell, J.W., Deser, C. (2010). North Atlantic climate variability: the role of the North Atlantic Oscillation. *Journal of Marine Systems* 79 (3–4), 231–244.
- IUCN 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on [06/03/2021].
- Jacobs, S. R., Elliott, K., Guigueno, M. F., Gaston, A. J., Redman, P., Speakman, J. R., & Weber, J. M. (2012). Determining seabird body condition using nonlethal measures. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(1), 85-95.
- Jonzén, N., Lindén, A., Ergon, T., Knudsen, E., Vik, J. O., Rubolini, D., ... & Stenseth, N. C. (2006). Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science*, 312(5782), 1959-1961.
- Kear, J. (Ed.). (2005). *Ducks, geese and swans: general chapters, species accounts (Anhima to Salvadorina)* (Vol. 1). Oxford University Press.
- Kitowski, I. (2020). Declining water birds are still on the list of game species in Eastern Europe. *Oryx*, 54(1), 14-14.
- Klimas, S. T., Osborn, J. M., Osborne, D. C., Lancaster, J. D., Yetter, A. P., Jacques, C. N., & Hagy, H. M. (2020). Body Condition of Spring-Migrating Green-Winged Teal. In *Midwest Fish and Wildlife Conference 2020*.

- Lv, L., Liu, Y., Osmond, H. L., Cockburn, A., & Kruuk, L. E. (2020). When to start and when to stop: Effects of climate on breeding in a multi-brooded songbird. *Global change biology*, 26(2), 443-457.
- Ma, X., Lin, Y., Zhang, H., Chen, W., Wang, S., Ruan, D., & Jiang, Z. (2014). Heat stress impairs the nutritional metabolism and reduces the productivity of egg-laying ducks. *Animal reproduction science*, 145(3-4), 182-190.
- Maclean I.M.D., Austin G.E., Rehfisch M.M., Blew J., Crowe O., Delany S., *et al.* (2008). Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. *Global Change Biology* 14, 2489–2500.
- Møller, A. P., Flensted-Jensen, E., Klarborg, K., Mardal, W., & Nielsen, J. T. (2010). Climate change affects the duration of the reproductive season in birds. *Journal of Animal Ecology*, 79(4), 777-784.
- Musilová Z., Musil P., Zouhar J. & Adam M. (2018). Changes in habitat suitability influence non-breeding distribution of waterbirds in central Europe. *Ibis* 160, 582-596.
- Neužilová, Š., & Musil, P. (2010). Inter-specific egg recognition among two diving ducks species, Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula*. *Acta Ornithologica*, 45(1), 59-65.
- Newton I. (2007). *The Migration Ecology of Birds*, 1 edition. Academic Press, Amsterdam.
- Newton I. (2013). *Bird Populations*, First Edition edition. William Collins.
- Oja, H., & Pöysä, H. (2005). Kevään ajoittumisen vaikutus sinisorsan ja telkän pesimäaikatauluun ja poikasten lentokykyyn metsästyskauden alkaessa [The effect of spring chronology on the timing of breeding and on the occurrence of unfledged birds at the beginning of the hunting season in mallard and common goldeneye populations]. *Suomen Riista*, 51, 7-15.
- Öst, M., Wickman, M., Matulionis, E., & Steele, B. (2008). Habitat-specific clutch size and cost of incubation in eiders reconsidered. *Oecologia*, 158(2), 205.
- Owen, M., & Black, J. M. (1990). *Waterfowl ecology*. Blackie and Son, Ltd..
- Pavón-Jordán D., Clausen P., Dagys M., Devos K., Encarnação V., Fox A.D., *et al.* (2019). Habitat- and species-mediated short- and long-term distributional changes in waterbird abundance linked to variation in European winter weather. *Diversity and Distributions* 25, 225–239.
- Pavón-Jordán D., Fox A.D., Clausen P., Dagys M., Deceuninck B., Devos K., *et al.* (2015). Climate-driven changes in winter abundance of a migratory waterbird in relation to EU protected areas. *Diversity and Distributions* 21, 571–582.
- Podhrázký M., Musil P., Musilová Z., Zouhar J., Adam M., Závora J., Hudec, K. (2017). Central European Greylag Geese *Anser anser* show a shortening of migration distance and earlier spring arrival over 60 years. *Ibis* 159, 352–365.

- Pöysä, H., Lammi, E., Pöysä, S., & Väänänen, V. M. (2019). Collapse of a protector species drives secondary endangerment in waterbird communities. *Biological Conservation*, 230, 75-81.
- Reinecke, K. J., Stone, T. L., & Owen Jr, R. B. (1982). Seasonal carcass composition and energy balance of female black ducks in Maine. *The Condor*, 84(4), 420-426.
- Ridgill S.C. & Fox A.D. (1990). *Cold Weather Movements of Waterfowl in Western Europe*. International Waterfowl and Wetlands Research Bureau.
- Robertson, G. J., Mittelhauser, G. H., Chubbs, T., Trimper, P., Goudie, R. I., Thomas, P. W., ... & Savard, J. P. L. (2008). Morphological variation among Harlequin ducks in the Northwest Atlantic. *Waterbirds*, 31(sp2), 194-203.
- Rohwer, F. C. (1988). Inter and Intraspecific Relationships between Egg Size and Clutch Size in Waterfowl. *The Auk*, 105(1), 161-176.
- Santoul, F., & Mastrorillo, S. (2003). Interaction between fish and waterbird communities: A case study of two gravel pits in south-west France. *Vie et milieu*, 53(2-3), 131-134.
- Sauter A., Korner-Nievergelt F. & Jenni L. (2010). Evidence of climate change effects on within-winter movements of European Mallards *Anas platyrhynchos*. *Ibis* 152, 600–609
- Sendek, A., & Aynalem, Y. (2020). Abundance, diversity of zooplankton and weed bed macro invertebrates in the fogera floodplain, Ethiopia.
- Schluter, D., & Gustafsson, L. (1993). Maternal inheritance of condition and clutch size in the collared flycatcher. *Evolution*, 47(2), 658-667.
- Solomon, S., Manning, M., Marquis, M., & Qin, D. (2007). *Climate change 2007-the physical science basis: Working group I contribution to the fourth assessment report of the IPCC* (Vol. 4). Cambridge university press.
- Street, M. (1977). The food of mallard ducklings in a wet gravel quarry, and its relation to duckling survival. *Wildfowl*, 28(28), 13.
- Šťastný, K., & Hudec, K. (2016). Ptáci-Aves. *Fauna ČR*, sv, 31.
- Thomas C.D., Gillingham P.K., Bradbury R.B., Roy D.B., Anderson B.J., Baxter J.M., et al. (2012). Protected areas facilitate species' range expansions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 14063–14068.
- V. Vähätalo, A., Rainio, K., Lehikoinen, A., & Lehikoinen, E. (2004). Spring arrival of birds depends on the North Atlantic Oscillation. *Journal of Avian Biology*, 35(3), 210-216.
- 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(1), 31-35.

- Walker, J., Lindberg, M. S., MacCLUSKIE, M. C., Petrula, M. J., & Sedinger, J. S. (2005). Nest survival of scaup and other ducks in the boreal forest of Alaska. *The Journal of wildlife management*, 69(2), 582-591.
- Westerskov, K. (1950). Methods for determining the age of game bird eggs. *The Journal of Wildlife Management*, 14(1), 56-67.
- YOM-TOV, Y. O. R. A. M. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews*, 55(1), 93-108.

## 7 Závěr a přínos práce

Předkládaná diplomová práce sumarizovala dosavadní poznatky o faktorech působících na tělesnou kondici potápivých kachen a vlivu tělesné kondice na parametry reprodukce. V příloženém manuskriptu připravovaného článku byly testovány statisticky reprodukovatelné faktory prostředí (NAO index a průhlednost vody) a individuality hnízdících samic (gradient koloniality a investice do reprodukce) na tělesnou kondici poláka velkého a poláka chocholačky vyjádřenou kondičními indexy pro křídlo a tarsus. Byl zahrnut také vliv roku a byly sledovány dlouhodobé trendy v tělesné kondici. Následně byl testován vliv tělesné kondice na parametry reprodukce a byly diskutovány výsledky pro oba ze studovaných druhů.

Za největší přínos své práce považuji zjištění, že polák velký, ačkoliv je v současné době považován za globálně ubývající druh vykazuje v samičím pohlaví dlouhodobě rostoucí tělesnou kondici. V úzkém vztahu mezi tělesnou kondicí a reprodukcí se navíc podařilo prokázat, že samice poláka velkého mají dlouhodobě větší vejce a vyšší úspěšnost líhnutí. Bylo tedy možné konstatovat, že klesající trend velikosti evropské populace poláka velkého je třeba dále podrobit zkoumání na úrovni přežívání mláďat a jejich vývoje do dosažení pohlavní dospělosti. Tyto výsledky považuji za jedinečný přínos pro nastavení ochrannářského managementu poláka velkého v evropském areálu výskytu.

Pro samice poláka chocholačky byl rovněž prokázán dlouhodobý trend zvýšené tělesné kondice a dále zvětšování snůšek, ale dlouhodobě nižší relativní úspěšnost líhnutí, které poukázaly na kumulativní nevýhody pozdního hnízdění.

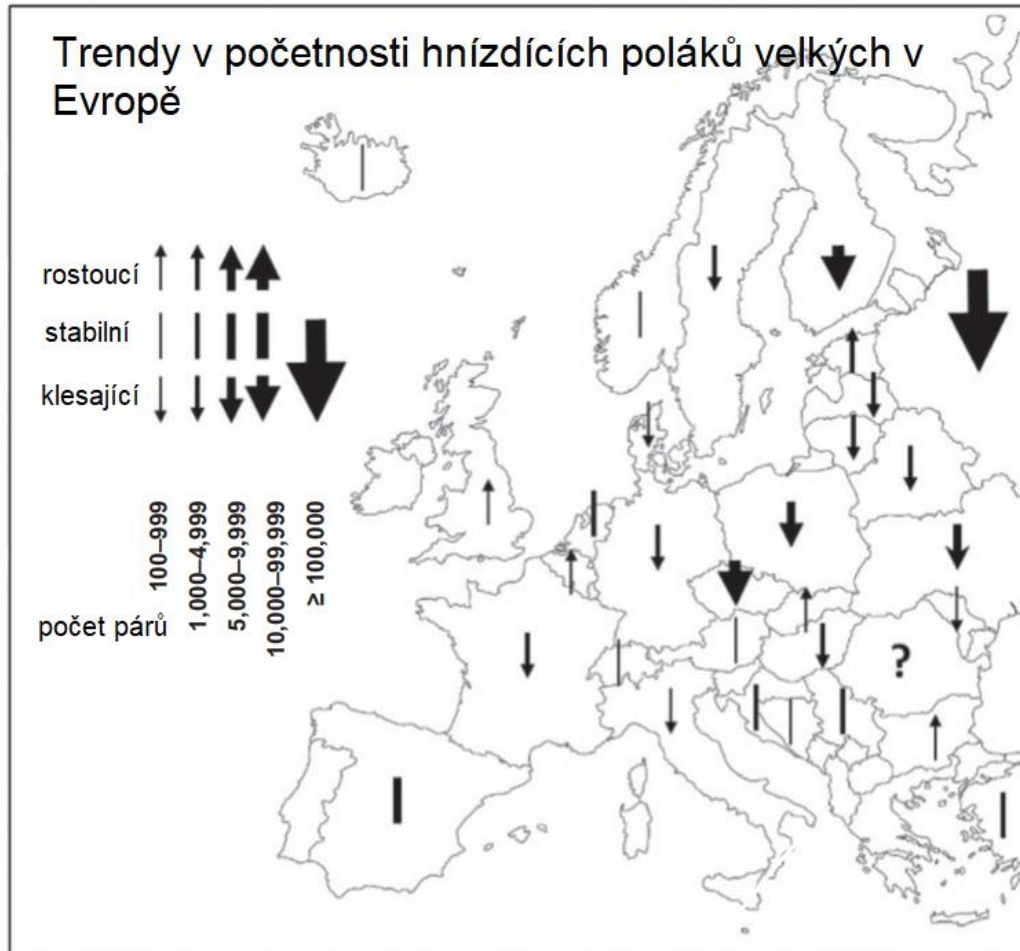


## 8 Seznam příloh

1. Mapa - Trendy v početnosti hnízdících poláků velkých v Evropě (Fox et al., 2016).
2. Mapa - Hnízdní kolonie kachen na rybníku Rod; individuální kódy hnízdících samic studovaných druhů jsou zobrazeny textem (vlastní zpracování).
3. Mapa - Zimní záznamy pozorování studovaných druhů kachen v Evropě (2010-2020) (vlastní zpracování).
4. Tabulka - Srovnání morfologie křídla u dvou věkových kohort samic studovaných druhů.

## 9 Přílohy

Příloha č.1 Trendy v početnosti hnízdících poláků velkých v Evropě (Fox et al., 2016).









Příloha č. 3 Zimní záznamy pozorování studovaných druhů kachen v Evropě (2010-2020) (vlastní zpracování).



Příloha č. 4 Srovnání morfologie křídla u dvou věkových kohort samic studovaných druhů.

| <b>Polák velký (<i>Aythya ferina</i>)</b>   |  |
|---|--|
| juvenilní   | adultní  |
|    |    |
| <b>Polák chocholačka (<i>Aythya fuligula</i>)</b>                                   |  |
| juvenilní   | adultní  |
|  |  |
| <i>Zdroj: <a href="http://www.onefs.gouv.fr">http://www.onefs.gouv.fr</a></i>       |  |

## 10 Přehled literatury a použitých zdrojů

- Adámek, Z., & Maršálek, B. (2013). Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review. *Aquaculture International*, 21(1), 1-17.
- Afton, A. D. (1984). Influence of age and time on reproductive performance of female Lesser Scaup. *The Auk*, 101(2), 255-265.
- Andersson, M., & Åhlund, M. (2001). Protein fingerprinting: a new technique reveals extensive conspecific brood parasitism. *Ecology*, 82(5), 1433-1442.
- Ankney, C. D., Afton, A. D., & Alisauskas, R. T. (1991). The role of nutrient reserves in limiting waterfowl reproduction. *The Condor*, 93(4), 1029-1032.
- Arnold, T. W., & Rohwer, F. C. (1991). Do egg formation costs limit clutch size in waterfowl? A skeptical view. *The Condor*, 93(4), 1032-1038.
- Bennett, P. M., & Owens, I. P. (2002). *Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems and extinction*.
- Bêty, J., Gauthier, G., & Giroux, J. F. (2003). Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist*, 162(1), 110-121.
- Birkhead, M., Bacon, P. J., & Walter, P. (1983). Factors affecting the breeding success of the mute swan *Cygnus olor*. *The Journal of Animal Ecology*, 727-741.
- Blem, C. R. (1976). Patterns of lipid storage and utilization in birds. *American Zoologist*, 16(4), 671-684.
- Blindow I, Anderson G, Hargeby A, Johansson S. (1993). Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater biology*, 30(1), 159-167.
- Blums, P., Clark, R. G., & Mednis, A. (2002). Patterns of reproductive effort and success in birds: path analyses of long-term data from European ducks. *Journal of Animal Ecology*, 71(2), 280-295.
- Blums, P., Hepp, G. R., & Mednis, A. (1997). Age-specific reproduction in three species of European ducks. *The Auk*, 114(4), 737-747.
- Blums, P., Mednis, A., Bauga, I., Nichols, J. D., & Hines, J. E. (1996). Age-specific survival and philopatry in three species of European ducks: a long-term study. *The Condor*, 98(1), 61-74.

- Blums, P., Nichols, J. D., Hines, J. E., Lindberg, M. S., & Mednis, A. (2005). Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia*, *143*(3), 365-376.
- Both, C., & Visser, M. E. (2005). The effect of climate change on the correlation between avian life-history traits. *Global Change Biology*, *11*(10), 1606-1613.
- Both, C., Van Turnhout, C. A., Bijlsma, R. G., Siepel, H., Van Strien, A. J., & Foppen, R. P. (2010). Avian population consequences of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *277*(1685), 1259-1266.
- Bowler, J. M. (1994). The condition of Bewick's swans *Cygnus columbianus bewickii* in winter as assessed by their abdominal profiles. *ARDEA-WAGENINGEN*, *82*, 241-241.
- Broyer, J. (2019). Recent changes in pair abundance and breeding results in the main French populations of the Common Pochard *Aythya ferina*. *Wildfowl*, *69*(69), 176-187.
- Broyer, J., & Bourguemestre, F. (2020). Common pochard *Aythya ferina* breeding density and fishpond management in central France. *Wildlife Biology*, *2020*(1).
- Broyer, J., & Curtet, L. (2011). The influence of fish farming intensification on taxonomic richness and biomass density of macrophyte-dwelling invertebrates in French fishponds. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (400), 10.
- Brune, D. E., Schwartz, G., Eversole, A. G., Collier, J. A., & Schwedler, T. E. (2003). Intensification of pond aquaculture and high rate photosynthetic systems. *Aquacultural engineering*, *28*(1-2), 65-86.
- Conroy, M. J., Costanzo, G. R., & Stotts, D. B. (1989). Winter survival of female American black ducks on the Atlantic coast. *The Journal of wildlife management*, 99-109.
- Cramp, S., & Perrins, C. M. (1977). The birds of the Western Palearctic. Vols. 1–9.
- Cramp, S., & Simons, K. E. L. (1977). Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa: the birds of the western Palearctic. Volume 1: Ostrich-Ducks. Univ. Press.
- Danell, K., & Sjöberg, K. (1977). Seasonal emergence of chironomids in relation to egg-laying and hatching of ducks in a restored lake (northern Sweden). *Wildfowl*, *28*(28), 7.
- Davies, N. B. (2000). Cuckoos, cowbirds and other cheats. T & AD Poyser, London.
- Dawson, R. D., & Clark, R. G. (1996). Effects of variation in egg size and hatching date on survival of Lesser Scaup *Aythya affinis* ducklings. *Ibis*, *138*(4), 693-699.

- Devink, J. M., Clark, R. G., Slattery, S. M., & Trauger, D. L. (2008). Are late-spring boreal lesser scaup (*Aythya affinis*) in poor body condition. *The Auk*, *125*(2), 291-298.
- Dorr, B. S., Stahl, R. S., Hanson-Dorr, K. C., & Furcolow, C. A. (2017). Using pentosidine and hydroxyproline to predict age and sex in an avian species. *Ecology and evolution*, *7*(21), 8999-9005.
- Drobney, R. D., & Fredrickson, L. H. (1985). Protein acquisition: a possible proximate factor limiting clutch size in Wood Ducks. *Wildfowl*, *36*(36), 122-128.
- Eadie, J. M., & Fryxell, J. M. (1992). Density dependence, frequency dependence, and alternative nesting strategies in goldeneyes. *The American Naturalist*, *140*(4), 621-641.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H., & Sjöberg, K. (1992). Do intruding predators and trap position affect the reliability of catches in activity traps?. *Hydrobiologia*, *239*(3), 187-193.
- English, M. D., Robertson, G. J., Peck, L. E., Pirie-Hay, D., Roul, S., & Mallory, M. L. (2018). Body condition of American Black Ducks (*Anas rubripes*) wintering in Atlantic Canada using carcass composition and a scaled mass index. *Canadian Journal of Zoology*, *96*(10), 1137-1144.
- Eriksson, M. O. (1979). Competition between freshwater fish and goldeneyes *Bucephala clangula* (L.) for common prey. *Oecologia*, *41*(1), 99-107.
- Esler, D., & Grand, J. B. (1994). The role of nutrient reserves for clutch formation by Northern Pintails in Alaska. *The Condor*, *96*(2), 422-432.
- Fox, A. D., Caicergues, A., Banik, M. V., Devos, K., Dvorak, M., Ellermaa, M., ... & Guillemain, M. (2016). Recent changes in the abundance of Common Pochard *Aythya ferina* breeding in Europe.
- Friedl, T. W. (1993). Intraclutch egg-mass variation in geese: a mechanism for brood reduction in precocial birds?. *The Auk*, 129-132.
- Gauthier, G. (1989). The effect of experience and timing on reproductive performance in buffleheads. *The Auk*, *106*(4), 568-576.
- Geffen, E., & Yom-Tov, Y. (2001). Factors affecting the rates of intraspecific nest parasitism among Anseriformes and Galliformes. *Animal Behaviour*, *62*(6), 1027-1038.
- Gloutney, M. L. (1989). *Behaviour of Mallards and Blue-winged Teal during the incubation period in prairie Saskatchewan* (Doctoral dissertation, MS thesis, University of Saskatchewan, Saskatoon).
- Gregušová K., (2015). Vplyv potravnjej ponuky bezstavovcov na výskyt vodných vtákov na 363 rybníkách. Master's thesis. Masarykova univerzita, Brno, 57 s.



- Guillemain, M., Elmberg, J., Gauthier-Clerc, M., Massez, G., Hearn, R., Champagnon, J., & Simon, G. (2010). Wintering French mallard and teal are heavier and in better body condition than 30 years ago: effects of a changing environment?. *Ambio*, 39(2), 170-180.
- Haas, K., Köhler, U., Diehl, S., Köhler, P., Dietrich, S., Holler, S., ... & Vilsmeier, J. (2007). Influence of fish on habitat choice of water birds: a whole system experiment. *Ecology*, 88(11), 2915-2925.
- Hamilton, W. D. (1964) The genetical evolution of social behaviour. I, II. *J. theor. Biol.* 7, 1-1
- Hammond, M. C., & Johnson, D. H. (1984). Effects of weather on breeding ducks in North Dakota. FISH AND WILDLIFE SERVICE JAMESTOWN ND NORTHERN PRAIRIE WILDLIFE RESEARCH CENTER.
- Hanson, M. A., & Butler, M. G. (1994). Responses to food web manipulation in a shallow waterfowl lake. *Hydrobiologia*, 279(1), 457-466.
- Hanssen, S., Engebretsen, H., & Erikstad, K. (2002). Incubation start and egg size in relation to body reserves in the common eider. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(4), 282-288.
- Haramis, G. M., Nichols, J. D., Pollock, K. H., & Hines, J. E. (1986). The relationship between body mass and survival of wintering canvasbacks. *The Auk*, 103(3), 506-514.
- Hepp, G. R., Blohm, R. J., Reynolds, R. E., Hines, J. E., & Nichols, J. D. (1986). Physiological condition of autumn-banded mallards and its relationship to hunting vulnerability. *The Journal of wildlife management*, 177-183.
- Hobson, K. A., Atwell, L., Wassenaar, L. I., & Yerkes, T. (2004). Estimating Endogenous Nutrient Allocations to Reproduction in Redhead Ducks: A Dual Isotope Approach Using  $\delta D$  and  $\delta^{13}C$  Measurements of Female and Egg Tissues. *Functional Ecology*, 737-745.
- Hobson, K. A., Thompson, J. E., Evans, M. R., & Boyd, S. (2005). Tracing nutrient allocation to reproduction in Barrow's Goldeneye. *The Journal of wildlife management*, 69(3), 1221-1228.
- Hofer, J., Korner-Nievergelt, F., Korner-Nievergelt, P., Kestenholz, M., & Jenni, L. (2009). An indication of long-term group formation in Tufted Duck *Aythya fuligula*. *Ardea*, 97(3), 349-355.
- Hoffman, R. D. (1983). *True metabolizable energy of seeds consumed by postbreeding ducks in Lake Erie marshes* (Doctoral dissertation, The Ohio State University).
- Hohman, W. L. (1986). Changes in body weight and body composition of breeding Ring-necked Ducks (*Aythya collaris*). *The Auk*, 103(1), 181-188.
- Hudec, K. (1994). Fauna ČR a SR, Ptáci 1 (2. vydání). *Academia, Praha*.

- Hurrell, J. W., Kushnir, Y., Ottersen, G., & Visbeck, M. (2003). An overview of the North Atlantic oscillation. *Geophysical Monograph-American Geophysical Union*, 134, 1-36.
- Hyvönen, T., & Nummi, P. (2000). Activity traps and the corer: complementary methods for sampling aquatic invertebrates. *Hydrobiologia*, 432(1), 121-125.
- Chaney Jr, R. C., Blemings, K. P., Bonner, J., & Klandorf, H. (2003). Pentosidine as a measure of chronological age in wild birds. *The Auk*, 120(2), 394-399.
- IUCN 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-3. <https://www.iucnredlist.org>. Downloaded on [06/03/2021].
- Jacobs, S. R., Elliott, K., Guigueno, M. F., Gaston, A. J., Redman, P., Speakman, J. R., & Weber, J. M. (2012). Determining seabird body condition using nonlethal measures. *Physiological and Biochemical Zoology*, 85(1), 85-95.
- Johnson, W. P., Holbrook, R. S., & Rohwer, F. C. (2013). Nesting chronology, clutch size and egg size of the Mottled Duck. *Wildfowl*, 53(53), 155-166.
- Juola, F. A., Haussmann, M. F., Dearborn, D. C., & Vleck, C. M. (2006). Telomere shortening in a long-lived marine bird: cross-sectional analysis and test of an aging tool. *The Auk*, 123(3), 775-783.
- Kauhala, K. (2004). Removal of medium-sized predators and the breeding success of ducks in Finland. *Folia Zoologica*, 53(4), 367-378.
- Kear, J. (Ed.). (2005). *Ducks, geese and swans: general chapters, species accounts (Anhima to Salvadorina)* (Vol. 1). Oxford University Press.
- Kendra, P. E., Roth, R. R., & Tallamy, D. W. (1988). Conspecific brood parasitism in the house sparrow. *The Wilson Bulletin*, 80-90.
- Kitowski, I. (2020). Declining water birds are still on the list of game species in Eastern Europe. *Oryx*, 54(1), 14-14.
- Klimas, S. T., Osborn, J. M., Osborne, D. C., Lancaster, J. D., Jacques, C. N., Yetter, A. P., & Hagy, H. M. (2020). Body condition of spring-migrating Green-winged Teal (*Anas crecca*). *Canadian Journal of Zoology*, 98(2), 96-104.
- Klomp, H. (1970). The determination of clutch-size in birds a review. *Ardea*, 55(1-2), 1-124.
- Korschgen, C. E. (1977). Breeding stress of female eiders in Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 360-373.
- Korschgen, C. E., & Dahlgren, R. B. (1992). 13.2. 15. Human Disturbances of Waterfowl: Causes, Effects, and Management.
- Krakauer, A. H., & Kimball, R. T. (2009). Interspecific brood parasitism in galliform birds. *Ibis*, 151(2), 373-381.

- Labocha, M. K., & Hayes, J. P. (2012). Morphometric indices of body condition in birds: a review. *Journal of Ornithology*, 153(1), 1-22.
- Lack, D. (1967). The significance of clutch-size in waterfowl. *Wildfowl*, 18(18), 125-128.
- Lehikoinen, A., Jaatinen, K., Vähätalo, A. V., Clausen, P., Crowe, O., Deceuninck, B., ... & Fox, A. D. (2013). Rapid climate driven shifts in wintering distributions of three common waterbird species. *Global change biology*, 19(7), 2071-2081.
- Leonard, J. P., Anderson, M. G., Prince, H. H., & Emery, R. B. (1996). Survival and movements of canvasback ducklings. *The Journal of wildlife management*, 863-874.
- Lougheed, V. L., Crosbie, B., & Chow-Fraser, P. (1998). Predictions on the effect of common carp (*Cyprinus carpio*) exclusion on water quality, zooplankton, and submergent macrophytes in a Great Lakes wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(5), 1189-1197.
- MacWhirter, R. B. (1989). Minireview: on the rarity of intraspecific brood parasitism. *Condor*, 485-492.
- McCabe, T. T. (1943). An aspect of collectors' technique. *The Auk*, 60(4), 550-558.
- McRae, S. B. (1997). A rise in nest predation enhances the frequency of intraspecific brood parasitism in a moorhen population. *Journal of Animal Ecology*, 143-153.
- Møller, A. P. (1987). Intraspecific nest parasitism and anti-parasite behaviour in swallows, *Hirundo rustica*. *Animal Behaviour*, 35(1), 247-254.
- Moon, J. A., Haukos, D. A., & Conway, W. C. (2017). Seasonal survival of adult female mottled ducks. *The Journal of Wildlife Management*, 81(3), 461-469.
- Moss, B., Stephen, D., Balayla, D. M., Bécares, E., Collings, S. E., Fernández-Aláez, C., ... & Villena, M. J. (2004). Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: synthesis of a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biology*, 49(12), 1633-1649.
- Musil, P. (2006). A review of the effects of intensive fish production on waterbird breeding populations. *Waterbirds around the world. The Stationery Office, Edinburgh, UK*, 520-521.
- Musil, P., & Cepák, J. (2004). Vývoj početnosti hnízdních populací vodních ptáků v ČR a jeho možné příčiny. *Ochrana přírody*, 59(10), 294-297.
- Musil, P., Musilová, Z., & 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., Poláková, K., Musilová, Z., Čehovská, M., Kočicová, P., & Kejzlarová, T. (2016). Význam “alternativní” rybí obsádky pro populace vodních ptáků: příklad rybníka Rod. *Fórum Ochr Přír*, 3, 19-23.
- Nagy, S., & Langendoen, T. (2020). Flyway trend analyses based on data from the African-Eurasian Waterbird Census from the period of 1967-2018. *Online publication. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands. URL: <http://iwc.test.wetlands.org/index.php/aewatrends8>*.
- Neužilová, Š. (2015). Interspecific nest parasitism in diving ducks-Common Pochard *Aythya ferina* and Tufted Duck *Aythya fuligula* and its effect on reproductive performance.
- Newton, I., & Campbell, C. R. G. (1975). Breeding of ducks at Loch Leven, Kinross. *Wildfowl*, 26(26), 83-103.
- Nummi, P., & Pöysä, H. (1993). Habitat associations of ducks during different phases of the breeding season. *Ecography*, 16(4), 319-328.
- Olney, P. J. S. (1963). The food and feeding habits of tufted duck *Aythya fuligula*. *Ibis*, 105(1), 55-62.
- Olney, P. J. S. (1968). The food and feeding-habits of the Pochard, *Aythya ferina*. *Biological Conservation*, 1(1), 71-76.
- Owen, M., & Black, J. M. (1990). *Waterfowl ecology*. Blackie and Son, Ltd..
- Parker, H., & Holm, H. (1990). Patterns of nutrient and energy expenditure in female common eiders nesting in the high arctic. *The Auk*, 107(4), 660-668.
- Pelayo, J. T., & Clark, R. G. (2002). Variation in size, composition, and quality of Ruddy Duck eggs and ducklings. *The Condor*, 104(2), 457-462.
- Peters, J. L., Brewer, G. L., & Bowe, L. M. (2003). Extrapair paternity and breeding synchrony in gadwalls (*Anas strepera*) in North Dakota. *The Auk*, 120(3), 883-888.
- Petržlková, A., Klvaňa, P., Albrecht, T., & Hořák, D. (2013). Conspecific brood parasitism and host clutch size in Common Pochards *Aythya ferina*. *Acta Ornithologica*, 48(1), 103-108.
- Pollock, K. H., Winterstein, S. R., & Conroy, M. J. (1989). Estimation and analysis of survival distributions for radio-tagged animals. *Biometrics*, 99-109.
- Portielje, R., & Van der Molen, D. T. (1999). Relationships between eutrophication variables: from nutrient loading to transparency. In *Shallow Lakes' 98* (pp. 375-387). Springer, Dordrecht.
- Pöysä, H., & 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(3), 502-510.

- Pöysä, H., Eadie, J. M., & Lyon, B. E. (2014). Conspecific brood parasitism in waterfowl and cues parasites use. *Wildfowl*, 192-219.
- Reséndiz-Infante, C., & Gauthier, G. (2020). Temporal changes in reproductive success and optimal breeding decisions in a long-distance migratory bird. *Scientific reports*, 10(1), 1-10.
- Rohwer, F. C. (1988). Inter and Intraspecific Relationships between Egg Size and Clutch Size in Waterfowl. *The Auk*, 105(1), 161-176.
- Rowe, L., Ludwig, D., & Schluter, D. (1994). Time, condition, and the seasonal decline of avian clutch size. *The American Naturalist*, 143(4), 698-722.
- Salzman, A. G. (1982). The selective importance of heat stress in gull nest location. *Ecology*, 63(3), 742-751.
- Semel, B., & Sherman, P. W. (2001). Intraspecific parasitism and nest-site competition in wood ducks. *Animal Behaviour*, 61(4), 787-803.
- Sendek, A., & Aynalem, Y. (2020). Abundance, diversity of zooplankton and weed bed macro invertebrates in the fogera floodplain, Ethiopia.
- Scheffer, M., Van Geest, G. J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Butler, M. G., ... & De Meester, L. (2006). Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112(1), 227-231.
- Schmidt, J. H., Taylor, E. J., & Rexstad, E. A. (2006). Survival of common goldeneye ducklings in interior Alaska. *The Journal of wildlife management*, 70(3), 792-798.
- Schricke, V. (2002). Elements for a pochard (*Aythya ferina*) management plan. *Game and Wildlife Science (France)*.
- Snow, D., & Perrins, C. M. (1998). The Birds of the Western Palearctic Concise Edition, 1215–1218.
- Sorenson, M. O. (1993). Parasitic egg laying in canvasbacks: frequency, success, and individual behavior. *The Auk*, 110(1), 57-69.
- Sorenson, M.D. (1991). The functional significance of parasitic egg laying and typical nesting in redhead ducks: an analysis of individual behaviour. *Anim Behav* 42, 771–796.
- Šťastný, K., & Hudec, K. (2016). Ptáci-Aves. *Fauna ČR*, sv, 31.
- Thompson, J. E. (1996). Comparative reproductive ecology of female Buffleheads (*Bucephala albeola*) and Barrow's Goldeneyes (*Bucephala islandica*) in central British Columbia.
- Troup, A. J. (1965). The 'southern oscillation'. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 91(390), 490-506.

- Unglaub, B., Steinfartz, S., Kühne, D., Haas, A., & Schmidt, B. R. (2018). The relationships between habitat suitability, population size and body condition in a pond-breeding amphibian. *Basic and Applied Ecology*, 27, 20-29.
- Vedder, O., Moiron, M., Bichet, C., Bauch, C., Verhulst, S., Becker, P. H., & Bouwhuis, S. (2021). Telomere length is heritable and genetically correlated with lifespan in a wild bird. *Molecular Ecology*.
- Wagner, B. M., & Hansson, L. A. (1998). Food competition and niche separation between fish and the Red-necked Grebe *Podiceps grisegena* (Boddaert, 1783). *Hydrobiologia*, 368(1), 75-81.
- Walsberg, G. E. (1985). Physiological consequences of microhabitat selection. *Habitat selection in birds*, 389-413.
- Ward, D. H., Dau, C. P., Tibbitts, T. L., Sedinger, J. S., Anderson, B. A., & Hines, J. E. (2009). Change in abundance of Pacific brant wintering in Alaska: evidence of a climate warming effect? *Arctic*, 301-311.
- Warren, J. M., Cutting, K. A., & Koons, D. N. (2013). Body condition dynamics and the cost-of-delay hypothesis in a temperate-breeding duck. *Journal of Avian Biology*, 44(6), 575-582.
- Webster, M. S., Marra, P. P., Haig, S. M., Bensch, S., & Holmes, R. T. (2002). Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in ecology & evolution*, 17(2), 76-83.
- Williams, T. D., Lank, D. B., & Cooke, F. (1993). Is intraclutch egg-size variation adaptive in the Lesser Snow Goose?. *Oikos*, 250-256.
- Yom-Tov, Y. (1980). Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55: 93-108.
- Žalakevičius, M., Bartkevičienė, G., IVANAUSKAS, F., & Nedzinskas, V. (2009). The response of spring arrival dates of non-passerine migrants to climate change: a case study from Eastern Baltic. *Acta Zoologica Lituanica*, 19(3), 155-171.