Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí

Opakovatelnost inkubačního chování pěnice černohlavé

Kateřina Machylová

Bakalářská práce
předložená
na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Bc. v oboru
Učitelství biologie a environmentální výchovy pro střední školy /
Učitelství geografie pro střední školy

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

Olomouc 2022

© Kateřina Machylová, 2022

Machylová K. 2022. Opakovatelnost inkubačního chování pěnice černohlavé [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci. 42 s. 4 přílohy. Česky.

Abstrakt

Pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*) je drobný pěvec hnízdící v hustých keřovitých porostech. Jedná se o druh charakteristický biparentální inkubací, kde u většiny párů se samec výrazně podílí na inkubaci. Cílem této práce je zpracování a porovnání významných parametrů chování (délka inkubační směny, počet inkubačních směn, délka absence na hnízdě, intenzita inkubace, podíl samce na inkubaci, doba aktivity). Výzkum byl proveden na základě černobílých kamerových 24 hodinových záznamů. Podrobně bylo popsáno chování u 67 hnízd a následně porovnáno s výsledky od stejných hnízd z jiného dne inkubace. Bylo zjištěno, že chování jedinců i celého páru je konzistentní a dochází tedy k opakování stále stejných vzorců chování nezávisle na délce intervalu mezi opakovanými pozorováními v rámci inkubační periody. Chování samice je výrazně ovlivněno inkubačním příspěvkem samce.

Klíčová slova: pěnice černohlavá, attentiveness, inkubace, opakovatelná inkubace, biparentální inkubace

Machylová K. 2022. Repeatability of incubation behaviour of the Blackcap [bachelo's thesis]. Olomouc: Deparment of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 42 pp. 4 Appendices. Czech.

Abstract

The Blackcap (*Sylvia atricapilla*) is a small warbler nesting in dense shrub vegetation. It is bird species characteristic by biparental incubation, where in most most pairs the male is significantly involved in the incubation. The aim of this work is to proces and compare significant behavioural parameters (duration of incubation shift, number od incubation shifts, amount of absence from nest, intensity of incubation, male contribution to incubation, aktivity time). The research was carried out on the basis od black and white 24 hours camera footage. 67 nests were detailed and subsequently compared to the same nests observed on another day of incubation. No significant change in behaviour is apparent from the results, dependig on the interval of observations. It was found that the behaviour of individuals and the whole pair is consistent and thus the same patterns of behaviour arevrepeated, regardless of the lenght ot the interval between repeated observations within the incubation period. The behaviour of the female is significantly influenced by the incubation contribution of the male.

Key words: The Blackcap, attentiveness, incubation, repeatability, biparental care

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Doc. Mgr. Karla Weidingera, Dr. a pouze s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci dne 3. května 2022 ……

podpis

Obsah

Seznam tabulek vii
Seznam obrázků viii
Poděkování ix

Úvod 1
Opakovatelnost chování 1
Inkubační chování 2
Modelový druh 3
Biparentální inkubace 3
Cíle práce 5
Materiál a metody 6
Výsledky 8
Variabilita chování a podíl samce na inkubaci 8
Změna chování mezi opakovanými měřeními 9
Závislost změny chování na délce intervalu 10
Korelace chování mezi opakovanými měřeními 11
Reakce samice na změnu chování samce 17
Diskuse 20
Variabilita chování a podíl samce na inkubaci 20
Závislost změny chování na délce intervalu 21
Korelace chování mezi opakovanými měřeními 21
Reakce samice na změnu chování samce 22
Závěr 23
Literatura 24
Přílohy 28
Příloha A. Příklady inkubačního chování pěnice černohlavé 28
Příloha B. Znázornění variability denního průběhu inkubace 29
Příloha C. Možné ovlivnění výsledků 31
Příloha D. Využití tématu práce v pedagogické praxi 32
Pracovní list 33

Seznam tabulek

Tabulka 1. Souhrnné popisné charakteristiky inkubace pěnice černohlavé ……..…8

Tabulka 2. Průměrná hodnota změny chování …….....9

Tabulka 3. Korelace chování pěnice černohlavé v různých dnech ……..…..12

Seznam obrázků

Obrázek 1. Závislost změny intenzity inkubace samice na délce intervalu mezi dny ……..……10
Obrázek 2. Závislost změny intenzity inkubace samce na délce intervalu mezi dny ……..……10
Obrázek 3. Vztah průměrnou mezi délkou směny prvního dne a druhého dne ……..13
Obrázek 4. Vztah mezi počtem směn prvního dne a druhého dne ……..13
Obrázek 5. Vztah mezi počtem směn obou partnerů prvního dne a druhého dne ……..……14
Obrázek 6. Vztah mezi průměrnou délkou absence jednoho dne a druhého dne……....14
Obrázek 7. Vztah mezi průměrnou délkou absence obou partnerů prvního a druhého dne……..15
Obrázek 8. Vztah mezi intenzitou jednoho dne a druhého dne ……..……...……15
Obrázek 9. Vztah mezi intenzitou inkubace obou partnerů prvního dne a druhého dne……...16
Obrázek 10. Vztah mezi podílem samce na inkubaci prvního dne a druhého dne ……16
Obrázek 11. Vztah mezi dobou aktivity obou partnerů prvního dne a druhého dne ……17
Obrázek 12. Vztah délky směny samice na délce směny samce……..18
Obrázek 13. Vztah počtu směn samice na počtu směn samce ……18
Obrázek 14. Vztah závislosti absence samice na absence samce ……..……19
Obrázek 15. Vztah závislosti intenzity inkubace samice na intenzitě inkubace samce ..……..……19

Poděkování

Touto cestou bych chtěla poděkovat panu Doc. Mgr. Karlu Weidingerovi, Dr. za nekonečnou trpělivost, věcné rady při zpracovávání pokladových dat a pomoc při tvorbě a formulování výsledných statistik.

Úvod

Opakovatelnost chování

Opakovatelnost je obecně těsnost shody mezi zjištěnými výsledky, které byly hodnoceny během po sobě následujících měření stejné veličiny, provedených za stejných podmínek. Opakovatelnost je podmíněna několika faktory. Měření opakovatelnosti musí probíhat stejným postupem a být stanoveno stejnou metodou. Stanovení opakovatelnosti se využívá především k analýze opakujících se dějů v průběhu krátké časové periody, stejně, jako je tomu v této práci.

Míra kooperace rodičů v rámci rodičovské péče dosahuje vyšších hodnot při málo intenzivní sexuální selekci a při málo vychýleném poměru pohlaví (Remeš et al. 2015). Důležitost péče partnerů a s tím související inkubační chování v rámci teorie sexuálního výběru je významná, přesto je doposud málo zkoumaná (Freeman-Gallant & Rothstein 1999, MacColl & Hatchwell 2003). Tento fakt je pochopitelný, protože zkoumání dědičných predispozic v chování je náročné (Nakagawa et al. 2007).

Samotné měření opakovatelnosti je často využíváno jako náhrada dědivosti. Opakovatelnost jako takovou, můžeme chápat jako horní odhad dědivosti (Falconer & MacKay 1996), ale není vhodné ji používat jako náhradu. V evolučním konceptu nemusí dědičné chování znamenat opakovatelnost (Boake 1989). Boake (1989) také stanovil dva možné důvody studia opakovatelnosti. První z nich je výše zmíněné hodnocení míry dědivosti, druhým důvodem je studium individuální variability chování. Studií na téma opakovatelnosti inkubačního chování je velký nedostatek.

Důležitým faktorem je časové rozmezí, ve kterém je opakovatelnost studována. Některé studie (Nakagawa et al. 2007) jsou založeny na sledování chování v rámci více let, jedná se o meziroční opakovatelnost, jiné popisují opakovatelnost mezi hnízdními pokusy v rámci jednoho roku. Klimczuk et al. (2015) popisují chování v rámci jednoho dne během jednoho inkubačního období, jedná se o opakování v rámci jednoho hnízdního pokusu. Otázkou je, zda čas v tomto případě hraje významnou roli, nebo je chování určeno velkou mírou geneticky a nebude tak variabilní.

Tato práce je založena na dvou měřeních v rámci jednoho hnízdního pokusu, proto jsou hodnoty stanoveny jednoduše jako korelace chování mezi opakovanými měřeními a rozdíl ve změnách inkubačního chování.

Inkubační chování

Ptáci jsou charakterističtí tím, že snášejí vejce, o která se následně musí starat. Samotná inkubace vajec je velmi náročný energetický proces. Míra, jakou se oba partneři účastní inkubace, ukazuje, o jaký typ inkubace se jedná. Obecně pro pěvce platí, že vykonávají především uniparentální inkubaci, která je prováděna pouze samicí. Dalším typem je biparentální inkubace, která je typická například právě pro pěnici černohlavou (*Sylvia atricapilla*). V posledním případě inkubuje pouze samice a samec o ni při inkubaci pečuje – krmí ji. (Matysioková & Remeš 2010, 2013, Matysioková et al. 2011).

Uniparentální inkubace je vykonávána pouze jedním partnerem, bez střídání. Některé druhy ptáků mají striktně danou pouze mateřskou péči (24 % z celkového počtu známých druh) a pouze péčí otce (1 % z celkového počtu známých druhů), (Cockburn 2006). Z důvodu vykonávání inkubace pouze jedním partnerem dosahuje intenzita inkubace nižších hodnot.

Biparentální inkubace je charakteristická střídáním obou partnerů, kdy se samec přímo účastní inkubace. Tento typ inkubačního chování je známý u 75 – 81 % všech známých ptačích druhů (Cockburn 2006). Můžeme tedy říci, že tyto druhy ptáků vykazují vyšší intenzitu inkubace (Skutch 1955; Matysioková & Remeš 2014). Míra, jakou se samec inkubace účastní, může přímo ovlivnit zdravotní stav samice. Ta si je schopna vytvořit větší tukové zásoby, které ji chrání před nadbytečnou ztrátou tepla. Má i více energie, kterou může z tukových zásob čerpat. Na druhou stranu větší množství tuku zpomaluje vzletovou schopnost a šance na únik před predátorem se tak snižují (Kullberg et al. 1996).

Důležitým faktorem ovlivňujícím úspěšnost inkubace, je teplota. Především pak její dolní hranice, která je nutná pro správný vývoj embrya. Během raného embryonálního vývoje jsou vejce citlivější (mají vyšší mortalitu) na nižší teploty a během pozdního vývoje se stávají citlivějšími na vyšší teploty (Nakage et al. 2002). Délka, po kterou je nutné vejce před vylíhnutím inkubovat, je závislá na změnách teploty a může se tak změnit (Smyder & Martin 2002). Teplota vajec v průběhu dne kolísá, v noci je stálá (Haftorn 1988).

Inkubace během nočních hodin je vykonávána pouze samicí, která hnízdo opouští jen v případě nebezpečí. Během dne odlétá z hnízda za potravou a získáním energie. Čím je inkubační směna (on-bout) delší, tím se zvyšují i energetické nároky, které musí být

vyrovnány. Dochází tak především k delší absenci samice (off-bout) nebo k rychlejším střídáním v hnízdě (Chalfoun & Martin 2007). Velký vliv na délku inkubační doby má i okolní prostředí, a to především riziko predace. Také dostupnost potravy může přímo ovlivnit délku absence na hnízdě. Čím nižší je dostupnost potravy, tím delší dobu samici trvá ji najít (Rohwer & Purcell 2019). Nevýhodou rychlého inkubačního rytmu je zviditelnění hnízda pro predátory (Matysioková et al. 2011, Matysioková & Remeš 2018).

Modelový druh

Pěnice černohlavá je malý druh ptáka s tělem dlouhým 13 cm a délkou křídel 7-8 cm (Leniowski & Węgrzyn 2018). Pěnice je stěhovavý, volně hnízdící pěvec, který se rozmnožuje po celé Evropě. Jedná se o druh s biparentální inkubací, takže se samec velkou měrou podílí na inkubaci, a proto podíl času na hnízdě dosahuje vysokých hodnot. Pěnice preferuje stanoviště vyznačující se hustou stromovou a keřovou vegetací (von Blotzheim et al. 1993). V křovinných a bylinných patrech vegetace si staví tenkostěnná, nahoru otevřená hnízda. Pro pěvce je charakteristické, že snášejí 1 vejce denně. Velikost snůšky pěnice černohlavé se pohybuje mezi 3 až 6 vejci (Leniowski & Węgrzyn 2018). Pěnice má obvykle jednu snůšku ročně, ale byly zaznamenány i dvě až tři snůšky za rok (Weidinger 2004). Samotná inkubace trvá nanejvýš 12 dní a vylíhnutá mláďata dalších 12 dní zůstávají v hnízdě. Některá mláďata jsou schopna hnízdo opustit i ve věku 9 dnů (Leniowski & Węgrzyn 2018). Mláďata jsou obvykle vychovávána a krmena oběma rodiči (Redfern 2010). Pěnice trpí vysokou mírou predace hnízd, především krkavcovitými (Weidinger 2009). Řada studií prokázala, že přežije v průměru jen 30 % hnízd (Weidinger 2000, Węgrzyn 2013, Remeš 2003).

Biparentální inkubace

Při biparentální inkubaci dochází k různě pravidelnému střídání partnerů v hnízdě v závislosti na vnějších faktorech. Biparentální inkubace je výhodnější hned z několika hledisek. Dochází ke kratším absencím a zvyšuje se tak pravděpodobnost úspěšného vylíhnutí mláďat. Hnízdo je v porovnání s uniparentální inkubací více hlídáno a je tak zajištěna vyšší obrana vajec. Na druhou stranu je častým střídáním partnerů zvýšená nápadnost hnízda a může tak dojít k přilákání predátorů.

U pěnice černohlavé oba partneři sdílejí hlavní rodičovské povinnosti. Jedná se hlavně o inkubaci vajec a krmení mláďat (Leniowski & Węgrzyn 2018). Podíl samce na inkubaci je vyšší než u jiných druhů (Leniowski & Węgrzyn 2018). U jiných druhů se samec většinou neúčastní inkubace vajec (Perrins 1979) a krmí mláďata v menší míře než samice (Davies 1991). Samčí investice do rodičovských povinností u pěnice pravděpodobně vyplývá z tlaku predátorů a snahy tak snížit celkovou dobu inkubace (Leniowski & Węgrzyn 2018). Zatím lze jen těžko stanovit bližší informace o hnízdění z důvodu nedostatku kvantitativních dat a bližšímu prozkoumání podílu samce na inkubaci.

Cíle práce

Vyhodnotit individuální variabilitu a opakovatelnost průběhu inkubačního chování u pěnice černohlavé. Práce navazuje na zjištěné poznatky o inkubačním chování sepsané v diplomové práci založené na stejném souboru hnízd (Brázdil 2020). Účelem této práce je zjistit, do jaké míry je individuální chování konzistentní a zda závisí na délce intervalu mezi opakovaným měřením stejného jedince. Dalším cílem je zjistit, jak samice mění své chování v závislosti na změně chování samce, a jak se tyto závislosti projevují v rámci opakovaných měření.

Materiál a metody

Tato práce je založena na podrobné analýze 24 hodinových video záznamů, které nám blíže ukazují průběh inkubačního chování pěnice černohlavé. Samotné video záznamy byly pořízeny školitelem (K. Weidinger) v letech 2017 až 2019 na několika lokalitách, které jsou blíže popsány v jiné diplomové práci (Brázdil 2020).

K dispozici jsem dostala černobílé kamerové záznamy, které zobrazovaly podrobný průběh celodenního chování partnerů v hnízdě. Celkem bylo podrobněji zpracováno 67 hnízd. Od každého hnízda jsem zpracovala jeden den inkubace a následně porovnala mnou získané výsledky s předešlými daty (Brázdil 2020), které podrobně analyzují jiný den inkubace téhož hnízda.

Základem analýzy byla doba denní aktivity, která byla stanovena od prvního ranního výletu, až po poslední večerní zasednutí na hnízdo. V této době docházelo k periodickému střídání partnerů. Pokud byla samice během noční směny vyplašena, nebyla tato skutečnost započítána, a doba denní aktivity byla počítána až od začátku periodického střídání. Z toho stanovujeme délku aktivního dne. Při zaznamenávání zjištěných dat jsem dbala na přesné určení času zasednutí, aby nedošlo ke zkreslení. Za zasednutí se považuje přímé usednutí do hnízda nebo do jeho přímé blízkosti (Příloha A). Ve většině případů na sebe tyto dvě skutečnosti přímo navazují. Nové zasednutí na hnízdo je považováno za začátek nové směny.

U několika hnízd byl obraz částečně překrytý okolní vegetací nebo různými druhy živočichů. Jednalo se především o pavouky nebo jiné bezobratlé živočichy, kteří na kameře strnuli během nočních hodin. U žádného z hnízd nedošlo k úplnému zakrytí, tudíž mohly být použity všechny poskytnuté kamerové záznamy. Během pozorování jsem nezaznamenala žádnou predaci vajec ani dospělců.

Pro všechna hnízda jsem zaznamenala každý přílet a odlet. Z těchto hodnot byly následně vypočítány proměnné pro všechna hnízda a obě pohlaví. Jako první jsem stanovila hodnoty pro hnízda. Jednalo se o dobu denní aktivity (začátek a konec denní aktivity), počet inkubačních směn obou partnerů dohromady, intenzitu inkubace a celkovou délku absence (čas strávený mimo hnízdo). Intenzita inkubace je definována jako podíl času z délky aktivního dne (viz výše), kdy jsou vejce inkubována. Pro samce a samice byla zvlášť stanovena hodnota počtu inkubačních směn, intenzity inkubace, délky směny a délky absence. Navíc jsem stanovila samčí podíl na inkubaci. Následně

jsem z těchto hodnot určila počet a průměr pro každé hnízdo, ze kterých jsem poté mohla vyhodnotit popisné statistiky (Tabulka 1) pro celý soubor hnízd (medián, směrodatnou odchylku, minimum, a maximum).

Provedla jsem i výpočet změn, které jsem zaznamenala mezi snímky různých dnů u jednotlivých hnízd. Jednalo se o průměr hodnot jednotlivých změn v dobách denních aktivit, počtu inkubačních směn, intenzit, absencí a také podílu samce na inkubaci. Vypočítala jsem i konfidenční interval pro průměrnou hodnotu rozdílu mezi opakovanými měřeními (hodnotu změny intenzity, délky směn, počtu směn, změny délky absence a také změny samčího podílu na inkubaci). Pokud konfidenční interval nezahrnuje nulu – znamená to, že se porovnávané hodnoty významně liší (jedná se o obdobu párového t-testu).

Tato práce je založena na vizualizaci dat. Cílem bylo nalézt a popsat případné vzorce v chování, jako základ vhodný k dalšímu zpracovávání. Síla závislostí byla stanovena pomocí Pearsonova korelačního koeficientu (r). Pearsonův korelační koeficient stanovuje sílu korelace, která dosahuje pozitivních nebo negativních hodnot. Pokud jsou hodnoty korelačního koeficientu blízké -1, jedná se o silnou negativní lineární korelaci. Naopak hodnoty blížící se 1, určují kladné lineární korelace. Pokud se koeficient pohybuje kolem hodnoty 0, mezi proměnnými neexistuje významný lineární vztah. V relevantních případech je v grafech znázorněn lineární regresní vztah s regresní rovnicí a hodnotou koeficientu determinace (R^2).

Výsledky

Hodnoty popisných charakteristik (Tabulka 1) ukazují, že nedocházelo během sledovaných dnů k výrazným variabilitám.

Tabulka 1. Souhrnné popisné charakteristiky inkubace pěnice černohlavé (n = 67, F – samice, M – samec, oba – samec i samice dohromady)

proměnná	den	průměr	medián	SD	min	max	n
délka inkubační směny F (min)	1	26.63	25.63	7.44	11.84	45.08	67
	2	27.13	25.86	9.21	8.31	55.72	67
délka inkubační směny M (min)	1	18.25	17.82	7.20	2.25	32.18	63
	2	20.61	19.88	7.87	2.97	47.91	64
počet inkubačních směn F	1	22.43	21.00	7.80	11	46	67
	2	22.36	20.00	10.22	10	66	67
počet inkubačních směn M	1	15.43	16.00	7.24	0	33	67
	2	16.25	18.00	6.19	0	28	67
počet směn celkem	1	37.87	36.00	9.38	21	66	67
	2	38.61	37.00	11.71	20	91	67
délka absence F v hnízdě (min)	1	18.12	17.44	8.08	5.18	34.83	67
	2	19.83	19.67	9.07	2.56	46.14	67
délka absence M v hnízdě (min)	1	40.97	35.29	22.14	17.52	131.77	60
	2	40.26	33.26	20.56	17.42	112.80	64
délka absence obou (min)	1	2.23	1.60	2.01	0.11	8.99	67
	2	1.74	1.35	1.22	0.12	6.01	67
intenzita inkubace F	1	0.60	0.58	0.10	0.37	0.84	67
	2	0.58	0.55	0.10	0.37	0.83	67
intenzita inkubace M	1	0.31	0.37	0.16	0.00	0.54	67
	2	0.35	0.39	0.14	0.00	0.54	67
intenzita inkubace celkem	1	0.91	0.94	0.08	0.64	0.99	67
	2	0.92	0.95	0.06	0.69	1.00	67
podíl M na inkubaci	1	0.33	0.39	0.16	0.00	0.59	67
	2	0.37	0.41	0.14	0.00	0.58	67
doba aktivity (h)	1	15.38	15.42	0.66	14.05	16.58	67
	2	15.46	15.53	0.68	13.77	16.59	67

Variabilita chování a podíl samce na inkubaci

Pěnice černohlavá se vyznačuje biparentální inkubací, ve které ovšem převládá samičí podíl na inkubačním chování. U všech hnízd byly noční směny vykonávány samicí, která jen ve výjimečných případech opustila hnízdo (vyplašení). U 5,9 % z celkového počtu hnízd (n = 67) nebyla zaznamenána žádná přítomnost samce. Ve třech případech, což je 4,5 % případů (n = 67), se samec na hnízdě ukázal pouze jednou za den.

U jednoho hnízda proběhla inkubace až ve večerních hodinách, těsně před zasednutím samice a vykonáním noční směny. V dalších dvou případech samec usedl na hnízdo v časných ranních hodinách, po výletu z hnízda se už neukázal. Pouze u 10,5 % hnízd proběhla inkubace ve formě pravidelného střídání samce a samice po celý den. Zbylých 79,1 % zahrnuje nepravidelné střídání partnerů při inkubaci. Jedná se o hnízda, kde se samec podílel na inkubaci alespoň dvakrát za den. Příklady variability inkubačního chování jsou znázorněny pomocí grafů (Příloha B).

Změna chování mezi opakovanými měřeními

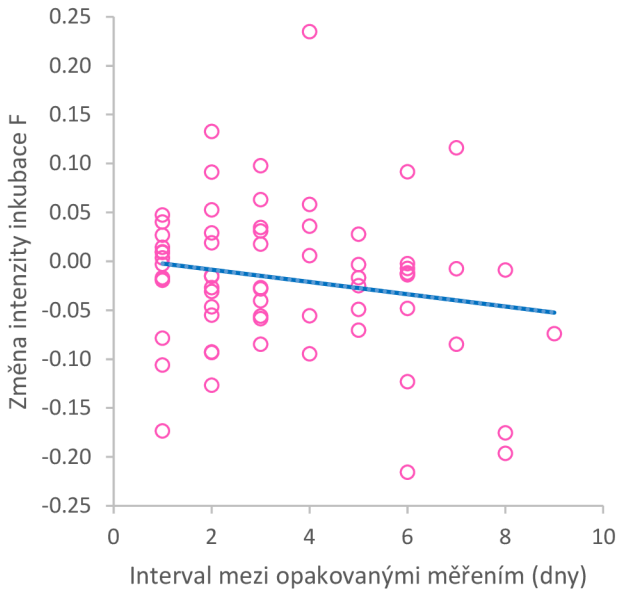
Celková variabilita v chování nedosahovala vysokých hodnot a jedinci opakovali své chování z předešlých dnů. Příkladem je hodnota průměru celkové intenzity inkubace, která první den dosahovala hodnoty 0,91 a den druhý 0,92. Zvlášť jsem určila také samčí podíl na inkubaci, který se v rámci obou sledovaných dnů lišil minimálně. Hodnoty konfidenčního intervalu CI (Tabulka 2) znázorňují, že došlo ke zvýšení intenzity inkubace u samce (M) v důsledku prodloužení jeho směn. Současně se také zvýšil podíl samce na inkubaci. Také se prodloužila délka absence u samic (F).

Tabulka 2. Průměrná hodnota změny chování (včetně 95% intervalu spolehlivosti) a závislost této změny na délce intervalu (r – Pearsonův korelační koeficient) mezi měřenými dny (n – počet hnízd)

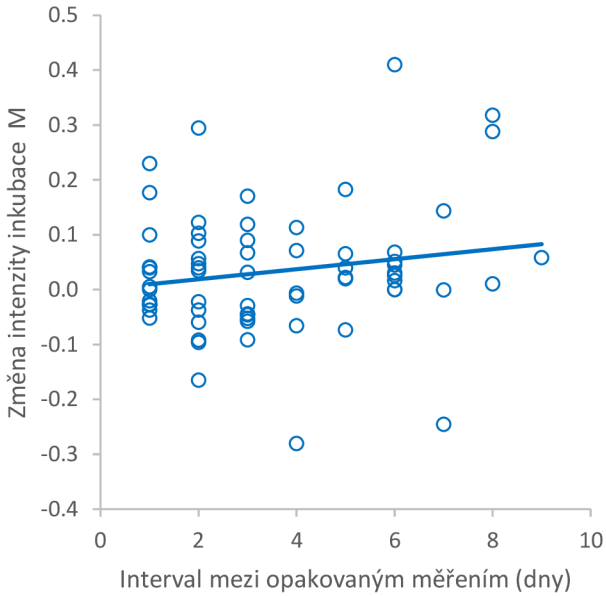
proměnná	změna	0.95 CI		r	n
délka inkubační směny F (min)	0.491	-1.131	2.113	-0.190	67
délka inkubační směny M (min)	2.020	0.700	3.340	0.097	61
počet inkubačních směn F	-0.075	-1.791	1.642	0.090	67
počet inkubačních směn M	0.821	-0.633	2.275	0.080	67
počet směn oba	0.746	-1.201	2.694	0.139	67
délka absence na hnízdě F (min)	1.712	0.339	3.084	0.084	67
délka absence na hnízdě M (min)	-0.143	-5.519	5.232	-0.126	60
délka absence na hnízdě oba (min)	-0.485	-0.895	-0.075	-0.186	67
intenzita inkubace F	-0.018	-0.037	0.000	-0.181	67
intenzita inkubace M	0.033	0.005	0.061	0.174	67
intenzita inkubace oba	0.015	0.000	0.030	0.101	67
podíl na inkubaci M	0.035	0.006	0.064	0.180	67
doba aktivity (hod)	0.086	-0.053	0.225	0.189	67

Závislost změny chování na délce intervalu

Pearsonův korelační koeficient (r) neukazuje žádnou výraznou závislost změny chování na délce intervalu (Tabulka 2). Délka inkubace trvá maximálně 12 dnů. Nejvíce zkoumaných hnízd mělo interval na hodnotě 1 (14 hnízd) a 2 (14 hnízd). U žádného z hnízd nezávisela změna chování na délce intervalu. Chování se tedy výrazně nemění v závislosti na fázi inkubace. Jako příklad jsou graficky znázorněny závislosti změny intenzity inkubace samice (Obrázek 1) a samce (Obrázek 2) na délce intervalu.



Obrázek 1. Závislost změny intenzity inkubace samice na délce intervalu mezi dny. Lineární trend – plná čára, y = 0,004 - 0,0063x; r = 0,090; R^2 = 0,0328; n = 67.



Obrázek 2. Závislost změny intenzity inkubace samce na délce intervalu mezi dny. Lineární trend – plná čára, y = 0,0006 +0,0091x; r = 0,080; R^2 = 0,0303; n = 67.

Korelace chování mezi opakovanými měřeními

Korelace chování mezi opakovanými měřeními byla obecně silná (Tabulka 3). Pokud došlo k výraznější změně, byla ve všech případech způsobena změnou chování samce. Inkubační délky směn samic dosahují vyšších hodnot než je tomu u samčích směn. Pro inkubační délky směn samců platí, že pokud se na inkubaci podílel jeden den, ve většině případů se podílel i den druhý. Jen ve výjimečných případech (3 z 67 hnízd) se samec jeden den na hnízdě neukázal. Ve dvou případech nebylo možné délku inkubační směny stanovit z důvodu celkové absence, která mohla být způsobena různými faktory. Délky inkubačních směn samice se u jednotlivých dnů výrazně nelišila a dosahovala podobných hodnot, jak v případě prvního, tak i druhého měřeného dne. Délka směny se druhý měřený den významně prodloužila u samce.

Samice v obou pozorovaných dnech vykazovala podobný počet směn (Obrázek 4). Příkladem může být hnízdo, ve kterém počet samičích směn byl první den 32 a den druhý 33, samec měl první den směn 10, ale druhý den počet navýšil na 21. V tomto případě vidíme, že samice na zvýšení počtu směn samce nijak nereagovala a spíše svůj počet směn navyšovala. Závislost chování partnerů v rámci dnů symbolizuje součet „vzorců“ chování samic a samců. Počet směn obou partnerů (Obrázek 5) znázorňuje součet směn samice a samce, který v obou sledovaných dnech vykazuje podobné hodnoty.

Délka absence na hnízdě v případě samice je vždy nižší než absence samce (Obrázek 6). Ze získaných záznamů můžeme říci, že jsou poměry těchto hodnot obou partnerů v oba sledované dny přibližně stejné. Délka absence obou partnerů dohromady (Obrázek 7) ukazuje, že první sledovaný den došlo k většímu množství absencí na hnízdě.

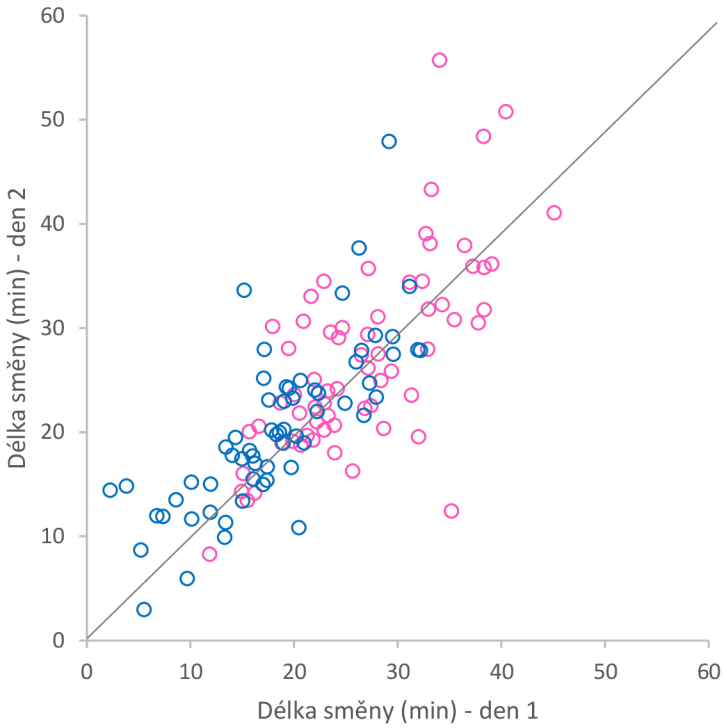
Obecně lze říci, že intenzita inkubace je u samic mnohem vyšší než u samců (Obrázek 8). Je to ovlivněno například absencí, délkou směn, ale svou roli může hrát i okolní prostředí. Pokud se navýší intenzita u samce, sníží se naopak intenzita samice. Intenzita inkubace partnerů dosahovala druhý měřený den vyšších hodnot (Obrázek 9).

Podíl samce na inkubaci (Obrázek 10) má významný vliv jak na výsledné chování samice, tak i na vývoj embrya. Pokud se samec podílel 1. den na inkubaci, učinil tak i další den. V některých případech byla zaznamenána změna a samec se inkubace z různých důvodů neúčastnil. Ze zjištěných výsledků jsme schopni pozorovat, že se samec druhý den účastnil inkubace méně.

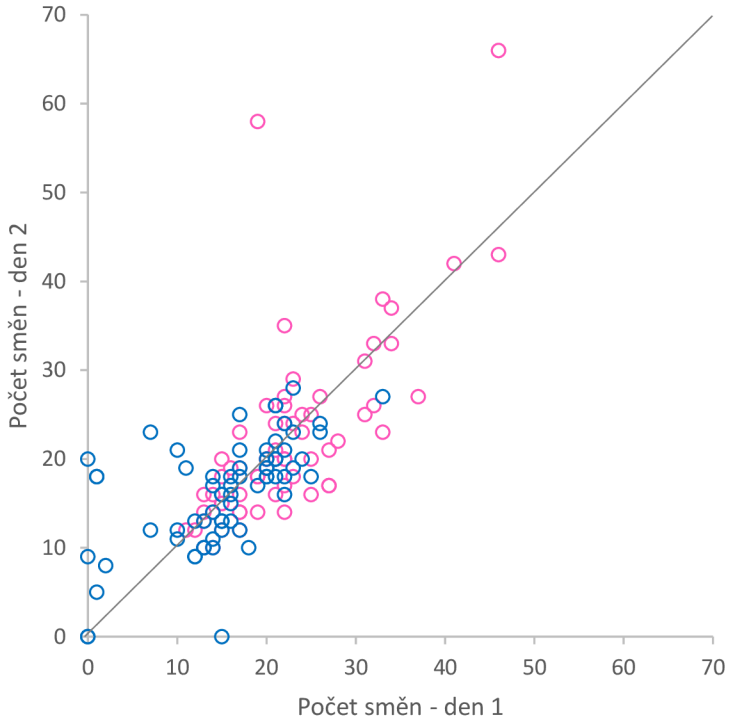
Doba aktivity na hnízdě (Obrázek 11) je závislá na všech proměnných (délka inkubační směny, počet inkubačních směn, délka absence v hnízdě, intenzitě inkubace, podílu samce na inkubaci). Celková doba aktivity může být také ovlivněna aktivní délkou dne, která se může v závislosti na prostředí a počasí měnit. Výsledky jednotlivých dnů jsou přibližně stejné. Nedošlo tedy k výrazné změně chování, která by se odrazila v době aktivity.

Tabulka 3. Korelace chování pěnice černohlavé v různých dnech (F – samice, M – samec, oba – samec i samice dohromady). Uvedena je hodnota Pearsonova korelačního koeficientu r a velikost vzorku (n).

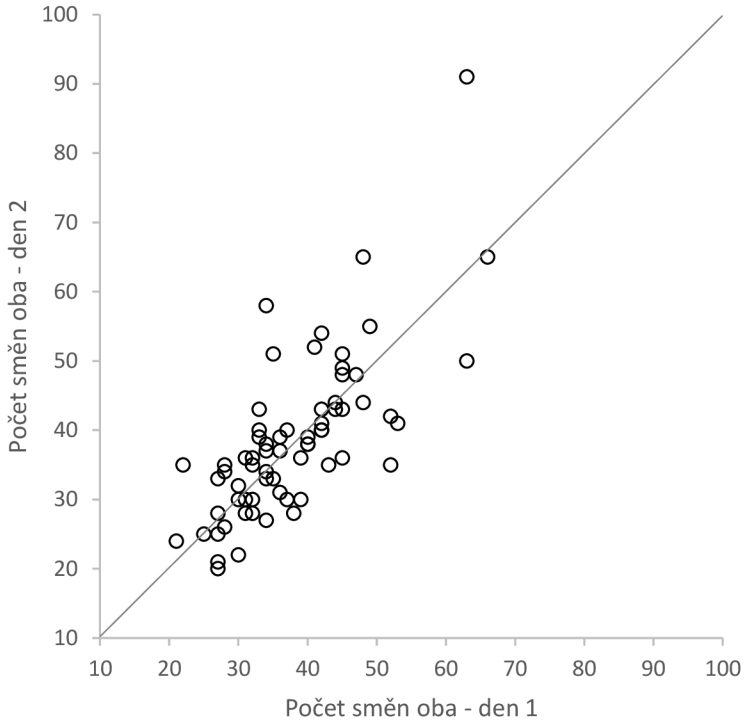
proměnná	F	M	oba
délka inkubační směny (min)	0.685 (67)	0.728 (67)	-
počet inkubačních směn	0.726 (67)	0.603 (67)	0.720 (67)
délka absence v hnízdě (min)	0.775 (67)	0.609 (67)	0.477 (67)
intenzita inkubace	0.703 (67)	0.682 (67)	0.598 (67)
podíl samce na inkubaci	-	0.703 (67)	-
doba aktivity na hnízdě (hod)	-	-	0.637 (67)



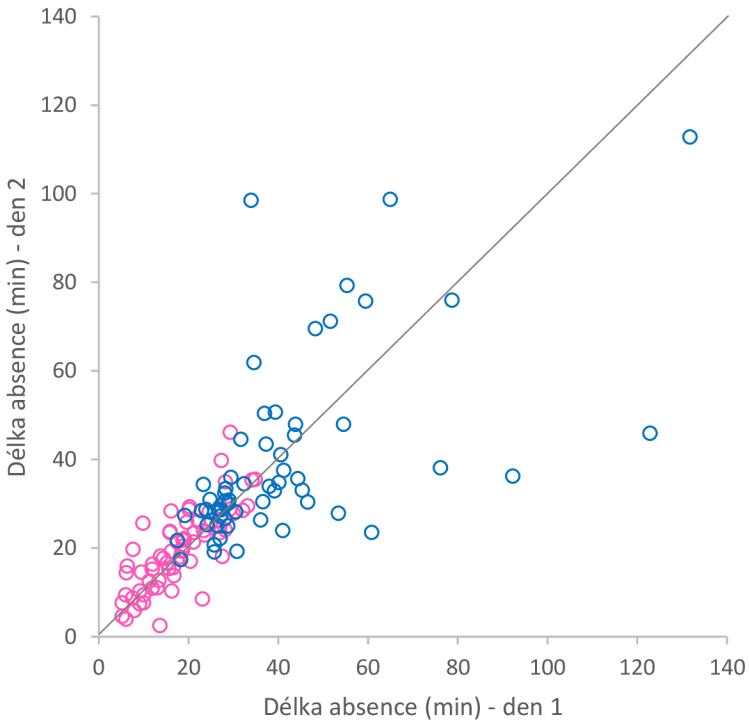
Obrázek 3. Vztah mezi průměrnou délkou směny prvního dne a druhého dne. Modrá = samec (n = 67, r = 0,728), růžová = samice (n = 67, r = 0,682). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.



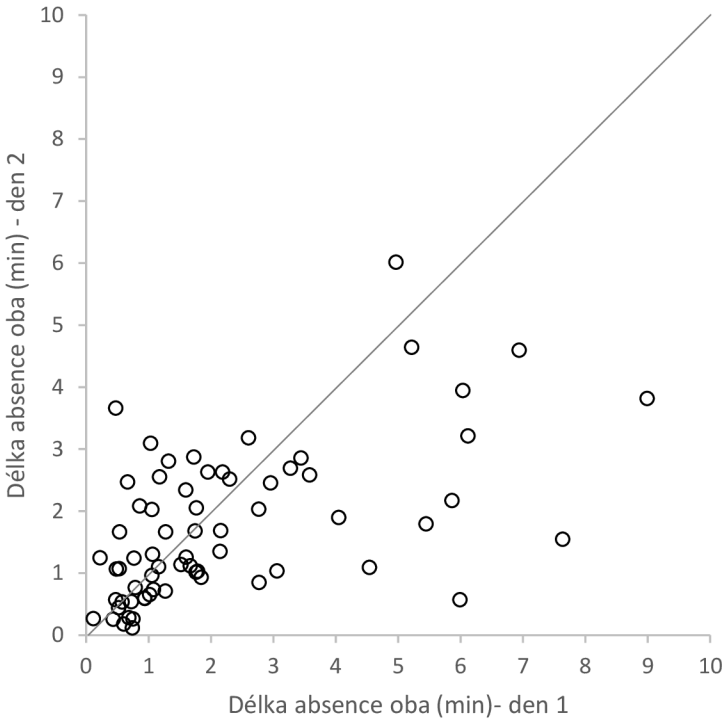
Obrázek 4. Vztah mezi počtem směn prvního dne a druhého dne. Modrá = samec (n = 67, r = 0,603), růžová samice (n = 67, r = 0,726). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.



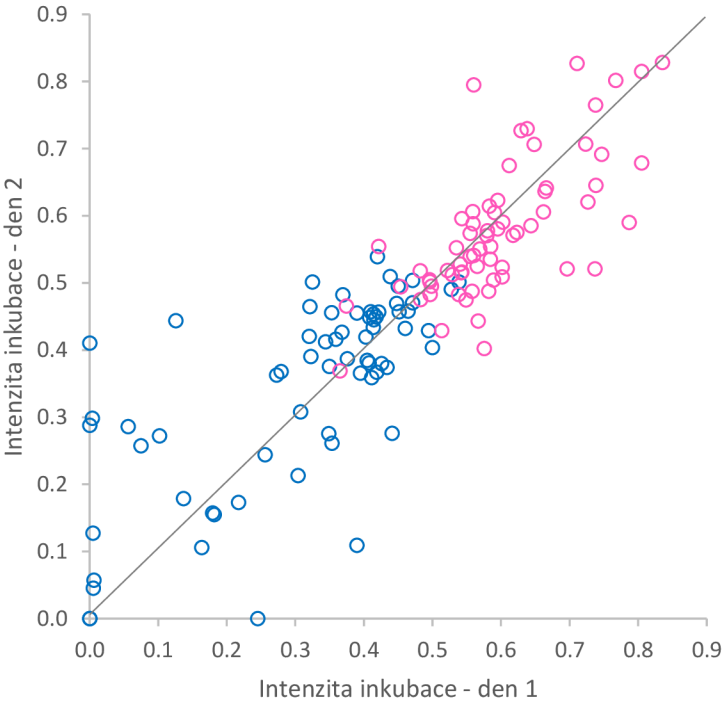
Obrázek 5. Vztah mezi počtem směn obou partnerů prvního dne a druhého dne (n = 67, r = 0,720). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.



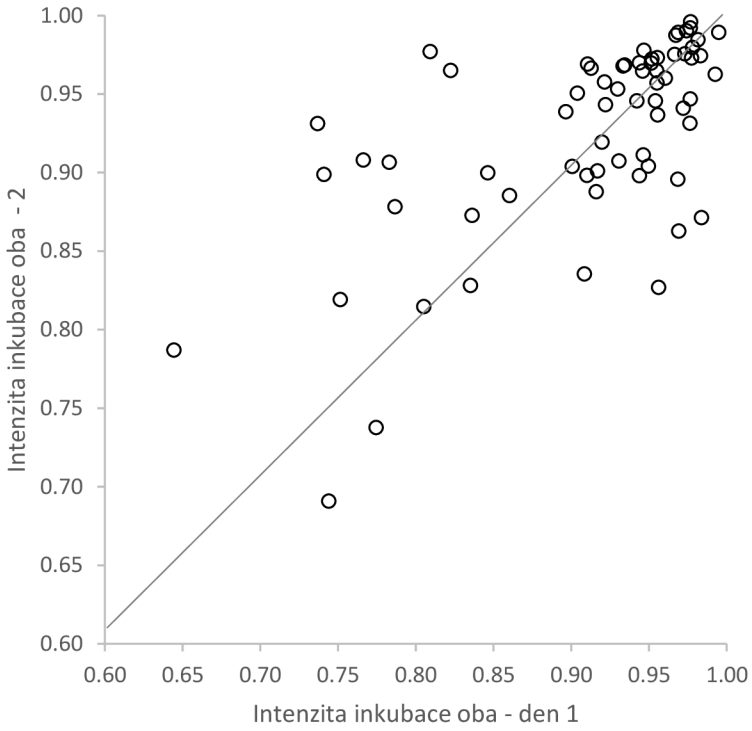
Obrázek 6. Vztah mezi průměrnou délkou absence jednoho dne a druhého dne. Samec = modrá (n = 67, r = 0,609), samice = růžová (n = 67, r = 0,775). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.



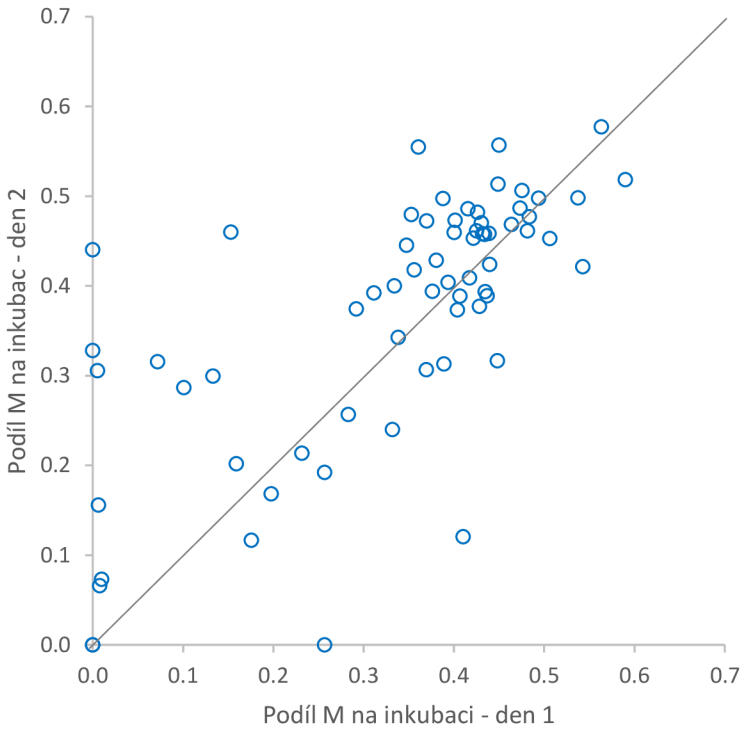
Obrázek 7. Vztah mezi průměrnou délkou současné absence obou partnerů prvního dne a druhého dne (n = 67, r = 0,477). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.



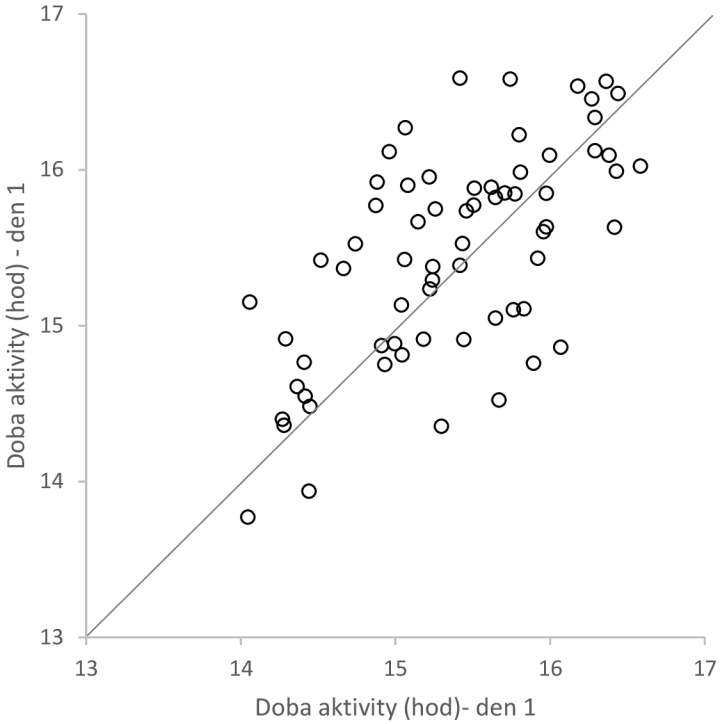
Obrázek 8. Vztah mezi intenzitou jednoho dne a druhého dne. Samec = modrá (n = 67, r = 0,682), samice = růžová (n = 67, r = 0,703). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.



Obrázek 9. Vztah mezi intenzitou inkubace obou partnerů prvního dne a druhého dne (n = 67, r = 0,598). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.



Obrázek 10. Vztah mezi podílem samce na inkubaci prvního dne a druhého dne (n = 67, r = 0,703). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.

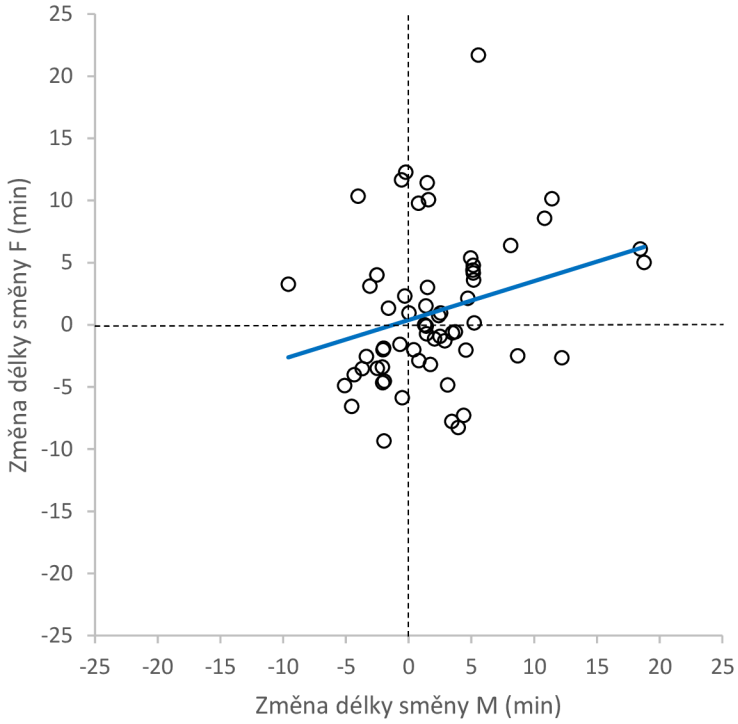


Obrázek 11. Vztah mezi dobou aktivity obou partnerů prvního dne a druhého dne (n = 67, r = 0,637). Referenční linie znázorňuje vztah 1:1.

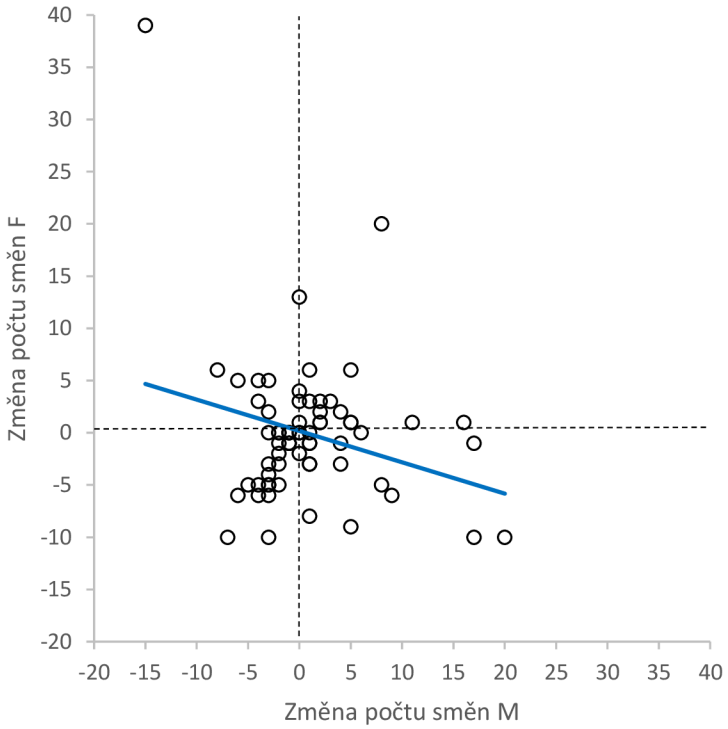
Reakce samice na změnu chování samce

Změny v inkubačním chování samice v závislosti na samci byly zaznamenány především u délky inkubačních směn, počtu inkubačních směn, délky absence na hnízdě a intenzity inkubace. V ojedinělých případech ovšem bylo pozorováno, že pokud samec navýšil svou aktivitu, samice tu svou nesnížila. Na intenzitu inkubace a absenci samice nahlížíme, jako na odpověď na samčí chování. Počet směn může být ovlivněn dalšími vnějšími faktory.

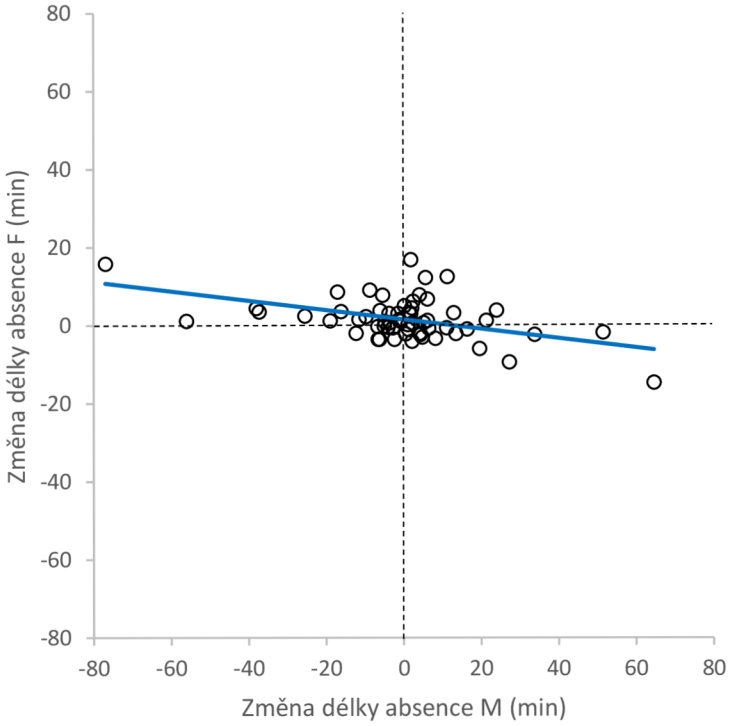
Délka směny u samců byla v průměru výrazněji navýšena, ale samice na to reagovala v menší míře (Obrázek 12). V obou případech však došlo ke stejnému průběhu chování. Jiný vzorec chování vyšel v případě počtu inkubačních směn. Počet samčích inkubačních směn byl navýšen, samice na to reagovala snížením počtu svých směn (Obrázek 13). Graf ukazuje, že v případě samice došlo ke snížení směn. Podobný průběh chování byl zaznamenán i v případě změn v délce absencí. V tomto případě ale samice svou téměř nezměnila (Obrázek 14). Silnější závislost ukazuje změna intenzity inkubace. Pokud samec svou intenzitu inkubace významně navýšil, samice svou snížila, ale v menší míře (Obrázek 15).



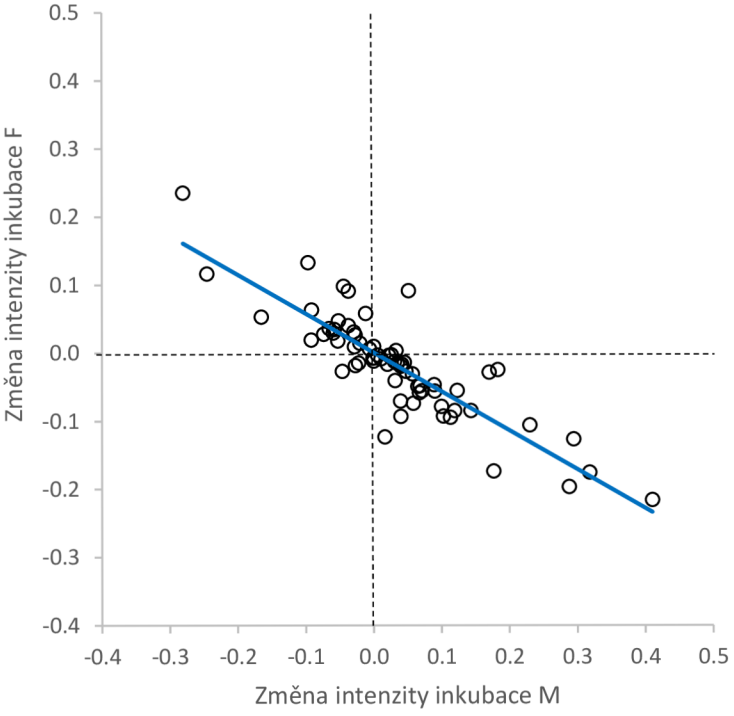
Obrázek 12. Vztah délky směny samice na délce směny samce. Lineární vztah – plná čára, y = 0,3844 + 0,3131x; r = 0,271; R^2 = 0,0737; n = 67.



Obrázek 13. Vztah počtu směn samice na počtu směn samce. Lineární vztah – plná čára, y = 0,1717 -0,3001x; r = -0,254; R^2 = 0,0646; n = 67.



Obrázek 14. Vztah závislosti absence samice na absence samce. Lineární vztah – plná čára. y = 1,5798 -0.1196x; r = -0,465; R^2 = 0,2163; n = 67.



Obrázek 15. Vztah závislosti intenzity inkubace samice na intenzitě inkubace samce. Lineární vztah – plná čára. y = 0,0007 -0,5714x; r = -0,866; R^2 = 0,74; n = 67.

Diskuse

Variabilita chování a podíl samce na inkubaci

U mnoha ptačích druhů se oba partneři podílí na inkubaci vajec (Deeming 2002) a tím se zvyšují požadavky na komunikaci mezi inkubujícím a neinkubujícím partnerem (Sládeček et al. 2019). Existuje řada modelů inkubačního chování. Výměny probíhají pravidelně mezi oběma partnery každých několik minut (Schwagmeyer et al. 2008), typicky pro pěnici černohlavou, nebo dochází k inkubačnímu chování, které zahrnuje absenci samce trvající i několik týdnů (Yorio & Boersma 1994; Weimerskirch 1995). Guinet et al. (1997) popsali dlouhodobý typ absence u mořských ptáků čeledi albatrosovitých (*Diomedeidae*). V mnou pozorovaných hnízdech pěnice se ve čtyřech případech stalo, že se samec neúčastnil inkubace, tudíž tato hnízda vykazovala uniparentální charakter. V dalších třech případech se samec podílel na inkubaci pouze jednou denně (Příloha B). Z celkového souboru hnízd bylo zjištěno, že u pěnice černohlavé dochází k nepravidelné biparentální inkubaci s mírně vyšším příspěvkem samice.

Z výsledků je patrné, že samice trávily na hnízdě v průměru více času, než tomu bylo u samce. Výzkum provedený Klimczuk et al. (2015) vykazuje stejné výsledky jako stanovuje tato práce. Jestliže se samec účastnil jeden den inkubace, ve většině případů tak učinil i den následující. Samice v porovnání se samcem má vyšší podíl na inkubaci. V průměru má více směn a méně absencí. Denní doba nemá významný vliv na chování (Klimczuk et al. 2015). Noční směny jsou vždy vykonávány samicí a nebyla pozorována přítomnost samce v hnízdě, ani v jeho blízkosti v nočních hodinách.

Existuje několik vysvětlení, proč se samec inkubace účastnil méně. Prvním důvodem může být smrt samce, samice je tak nucena vykonávat inkubaci sama. Druhým důvodem nízkého podílu samce je polygamní charakter jeho chování (Ford 1983), které ovšem není pro pěnice typické. Další vysvětlením je závislost samice na samci z hlediska nutné pomoci. Za nepříznivých podmínek je samec nucen přispívat více (Duckworth 2008). Pokud by platila tato hypotéza, tak samčí podíl by byl přímo závislý na charakteru počasí, což ovšem nebylo ověřeno. Při hodnocení chování obou partnerů vycházejí podobné hodnoty jako u jednotlivců (Westneat et al. 2011). Mnou zjištěné výsledky popisují stejný průběh inkubačního chování. Tyto výsledky mohou být opět ovlivněny klimatickými podmínkami nebo lokalitami, které hrají velkou roli.

Výrazné změny v inkubačním chování mezi jednotlivými dny v rámci jedinců nebyly pozorovány. Závislost samice na samci je přesto zřejmá. Inkubační pauzy by mohly za příznivých povětrnostních podmínek být delší, protože nehrozí tak rychlé vychladnutí vajec (Klimczuk et al. 2015). Je to možnou odpovědí na navýšení délky absence u samce. Pokud bylo druhý den příznivější počasí, nebylo potřeba tolik inkubovat, přesto samice svou absenci nezměnila, protože snůška musí být stále kontrolována.

Závislost změny chování na délce intervalu

Samice se s prodlužujícím intervalem měřených dnů více účastní inkubace (Klimczuk et al. 2015). Mnou zjištěné výsledky naopak ukazují, že samice svou intenzitu v rámci prodlužování intervalu spíše snižovala a samec spíše prodlužoval, ale trendy jsou slabé. Odpovědí může opět být vliv počasí. Samci se více účastní inkubace při nižších teplotách (Klimczuk et al. 2015).

Inkubační chování pěnice černohlavé není závislé na dnu inkubace. Pár se tedy chová podobně při stáří vajec první den i den devátý. Jedním z vysvětlení může být, že se pár snaží udržet dostatečnou teplotu vajec, která je nutná ke správnému vývoji embrya. Délka inkubace je však nepřímo úměrná teplotě vajec, jak ukazují doposud provedené experimenty s umělou inkubací (Ricklefs 1987; Deeming & Fergusen 1991). Pokud by ale teplota klesla pod spodní hranici 26°C (může se stát při dlouhé absenci), došlo by ke zpomalení vývoje a prodloužení inkubace (Lundy 1969). Tento efekt je nežádoucí z důvodu delšího čelení predátorům a i vyšším požadavkům na získávání energetických zdrojů. Cílem je vychovat potomstvo co nejrychleji, proto pravděpodobně pár nemění své chování v rámci intervalu dnů a opakuje ho.

Korelace chování mezi opakovanými měřeními

Metoda sledování a porovnávání více dnů od každého hnízda je důležitá z metodického hlediska. Jsme schopni takto vyloučit případnou roli náhody, která se mohla vyskytnout. Podrobný popis dvou dnů ukazuje, že je chování v rámci dnů nezávislé na délce intervalu, opakuje se. Můžeme tedy tvrdit, že v tomto případě mohou být reprezentativní i data pouze z jednoho dne. Tato práce vychází z 24 hodinových záznamů

67 hnízd pozorovaných 2 dny inkubace v rámci jednoho inkubačního období. Většina doposud provedených výzkumů na téma opakovatelnosti nebo variability, byla založena na malém množství hnízd sledovaných krátkou dobu. Významnější práce byla provedena Nakagawa et al. v roce 2007 popisující opakovatelnost inkubačního chování biparentálního druhu vrabce domácího (*Passer domesticus*). Délky inkubačních směn dosahovali podobných hodnot u stejných párů nezávisle na délce intervalu měření (Nakagawa et al. 2007). Jiná studie popisuje 81 hnízd, která byla sledována pouze jeden den v období od poloviny května do konce června. Výsledek inkubačního chování byl stanoven na základě dvou hodinových záznamů (Klimczuk et al. 2015). Pokud by tato hypotéza platila, nedocházelo by ke změnám ani v rámci let, a chování by bylo z velké míry opakovatelné.

Reakce samice na změnu chování samce

Výsledky ukazují, že absence samice je ve všech případech menší, než je tomu u samce. Pokud se samec účastní inkubace v menší míře, je samice nucena svou absenci snížit, aby nedošlo k predaci vajec nebo snížení teploty potřebné pro vývoj embrya. Pokud je samčí absence vysoká a dlouhodobá, samice není schopná doplnit ztracenou energii a dochází tak k nedostatečnému nahrazení samčího inkubačního podílu (Monaghan & Nager 1997, Mord et al. 2010). V souvislosti s touto skutečností, inkubace na hnízdě u samic dosahuje vyšších hodnot, než je tomu u samců. Jedná se tedy o nepřímou úměrnost – čím více roste absence, tím více se snižuje délka inkubace – samozřejmě v závislosti na chování samce. Několik studií ukázalo, že přítomnost samice na hnízdě je určujícím faktorem úspěšnosti (Peralta-Sánchez et al. 2020). Pro maximalizaci reprodukčního úspěchu je žádoucí, aby se také samec účastnil inkubace (Peralta-Sánchez et al. 2020). Můžeme tedy tvrdit, že hlavní podíl na inkubaci má samice a samec jí pouze různou měrou pomáhá. Změny v chování samice nejsou v tomto případě jen odpovědí na samčí podíl na inkubaci. Významnou roli hraje i míra vyplašení. Nejedená se ovšem o často opakovaný děj, není tedy znatelný ve výsledcích.

Závěr

Inkubační chování pěnice černohlavé se v průběhu pozorovaných dnů nijak výrazně neměnilo. Chování samice je velkou měrou ovlivněno samčím příspěvkem. Můžeme tedy říci, že je samice závislá na samci. Absence samic vykazovala vždy nižší hodnoty v souvislosti s vyšší intenzitou inkubace. Partneři vykazují stejné vzorce chování v oba dny. V některých případech došlo k absenci samce v obou pozorovaných dnech a chování pak mělo až uniparentální charakter. U většiny hnízd docházelo k nepravidelnému střídání partnerů a s vyšším příspěvkem samice.

Nebyla zjištěna žádná výrazná změna v inkubačním chování páru v závislosti na délce intervalu mezi jednotlivými sledovanými dny. Průběh inkubace se nemění a pár tak opakuje své chování z předchozích dnů.

Využitá metoda sledování 24 hodinových video záznamů je vhodná pro přesný popis inkubačního chování. Během dvou hodnocených dnů byla zaznamenána opakovatelnost chování a nepředpokládá se, že by se chování měnilo v rámci více dnů.

Literatura

Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 273, 1375–1383.

Deeming, D. C., & Fergusen, M. W. J. (1991). Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. In Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles (D. C. Deeming and M. W. J. Fergusen, Editors). Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 147–172.

Deeming, C. (2002). Avian incubation: behaviour, environment and evolution. New York: Oxford University Press.

Duckworth, J. W. (2008). Effects of mate removal on the behaviour and reproductive success of Reed Warblers Acrocephalus scirpaceus. Ibis 134, 164–170.

Ford, N. L. (1983). Variation in Mate Fidelity in Monogamous Birds. Current Ornithology 1, 329–356.

Grégoire, A., Garnier, S., Dréano, N., & Faivre, B. (2003). Nest predation in Blackbirds (*Turdus merula*) and the influence of nest characteristics. Ornis Fennica, 80, 1–10.

Guinet, C., Koudil M, Bost C. A. , Durbec J. P., Georges J. Y., Mouchot M. C.(1997). Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to seasurface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers. Marine Ecology Progress Series, 150, 11–20.

Haftorn, S. (1988). Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the'physiological zero temperature'during their absences from the nest. Ornis Scandinavica, 19, 97–110.

Chalfoun, A. D. & Martin, T. E. (2007). Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. Animal Behaviour 73, 579–585.

Klimczuk, E., Borowiec, M., Halupka, L., Czyz, B., Sztwiertnia, H., & Nowakowski, J. J. (2015). Faktors Driving Variation in Biparental Incubation Behaviour in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*. Ardea, 103(1), 51-59.

Kullberg, C., Fransson, T. & Jakobsson, S. (1996). Impaired predator evasion in fat blackcaps (*Sylvia atricapilla*). Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 263, 1671–1675.

Leniowski, K., & Węgrzyn E. (2018). Equal division of parental care enhances nestling development in the Blackcap. PLoS ONE 13(11): e0207757.

Lundy, H. (1969). A review of the effects of temperature, humidity, turning and gaseous environment in the incubator on the hatchability of the hen's egg. Pp. 143–176 in Carter, T. & Freeman, B., eds. The Fertility and Hatchability of Hen's Egg. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Martin, T. E., Auer, S. K., Bassar, R. D., Niklison, A. M., & Lloyd, P. (2007). Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. Evolution: International Journal of Organic Evolution, 61, 2558–2569.

Matysioková, B., & Remeš, V. (2010). Incubation feeding and nest attentiveness in a socially monogamous songbird: role of feather colouration, territory quality and ambient environment. Ethology, 116, 596–607.

Matysioková, B., Cockburn, A., & Remeš, V. (2011). Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. Animal Behaviour, 82, 1347–1356.

Matysioková, B., & Remeš, V. (2013). Faithful females receive more help: the extent of male parental care during incubation in relation to extra-pair paternity in songbirds. Journal of Evolutionary Biology, 26, 155–162.

Matysioková, B., & Remeš, V. (2014). The importance of having a partner: male help releases females from time limitation during incubation in birds. Frontiers in Zoology, 11, 1–10.

Matysioková, B., & Remeš, V. (2018). Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. Evolution, 72, 2214–2224.

Maziarz, M., Grendelmeier, A., Wesołowski, T., Arlettaz, R., Broughton, R. K., & Pasinelli, G. (2019). Patterns of predator behaviour and Wood Warbler Phylloscopus sibilatrix nest survival in a primaeval forest. Ibis, 161, 854-866.

Monaghan, P. & Nager, R. G. (1997). Why don't birds lay more eggs? Trends in Ecology and Evolution 12, 270–274.

Nakagawa, S., Gillespie, D. O. S., Hatchwell, B. J., & Burke, T. (2007). Predictable males and unpredictable females: sex difference in repeatability of parental care in a wild bird population. Journal of Evolutionary Biology, 20(5), 1674-1681.

Nakage ,E., Cardozo, J., Pereira, G., S. A., & Boleli, I. (2003). Effect of temperature on incubation period, embryonic mortality, hatch rate, egg water loss and partridge chick weight (Rhynchotus rufencens). Brazilian Journal od Poultry Science, 5(2), 131-135.

Peralta-Sanchez, J. M., Colmenero, J., Redondo-Sanchez, S., Ontanilla, J., & Soler, M. (2020). Females are more determinant than males in reproductive performance in the house sparrow *Passer domesticus*. Journal od Avian Biology, 51(2).

Perrins, C. M. (1979) British tits: HarperCollins.

Redfern, C. P. (2010) Brood-patch development and female body mass in passerines. Ringing & Migration 25, 33–41.

Remeš, V. (2003) Breeding biology of the Blackcap Sylvia atricapilla in the Czech Republic: an analysis of nest record cards. Sylvia 39, 25–34.

Remeš, V. (2003) Effects of exotic habitat on nesting success, territory density, and settlement patterns in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*). Conservation Biology 17, 1127–1133.

Remeš, V. (2005). Nest concealment and parental behaviour interact in affecting nest survival in the blackcap (*Sylvia atricapilla*): an experimental evaluation of the parental compensation hypothesis. Behavioral Ecology and Sociobiology 58, 326–332.

Remeš, V., Freckleton, R. P., Tökölyi, J., Liker, A., & Székely, T. (2015). The evolution of parental cooperation in birds. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112, 13603–13608.

Ricklefs, R. E. (1987). Comparative analysis of avian embryonic growth. Journal of Experimental Zoology 51 (Supplement 1), 309–323.

Schwagmeyer, P. L., Bartlett T. L., Schwabl H. G. (2008). Dynamics of house sparrow biparental care: what contexts trigger partial compensation? Ethology. 114, 459–68.

Skutch, A. F. 1955. The incubation Patterns Of Birds. Ibis 99, 69–93.

Sládeček, M., Vozabulová E., Brynychová K., Šálek M. (2019). Parental incubation Exchange in territorial bird species involves sex-specific signalling. Frontiers in Zoology, 16(1), 1-12.

Smyder, E. A. & Martin, K. L. M. (2002). Temperature effects on egg survival and hatching during the extended incubation period of California Grunion, Leuresthes tenuis. Copeia 2002, 313–320.

Stevens, D. K., Anderson, G. Q., Grice, P. V., Norris, K., & Butcher, N. (2008). Predators of Spotted Flycatcher Muscicapa striata nests in southern England as determined by digital nest-cameras. Bird Study, 55, 179–187.

Székely, T., Kosztolányi A., Küpper C., Thomas G. H. (2007). Sexual conflict over parental care: a case study of shorebirds. J Ornithol., 148, 211–7.

von Blotzheim, U. N. G., Bauer K., Bezzel E. (1993) Handbuch der vögel mitteleuropas.

Weidinger, K. (2000) The breeding performance of blackcap Sylvia atricapilla in two types of forest habitat. Ardea 88, 225–233.

Weidinger, K. (2002) Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. Journal of Animal Ecology 71, 424–437.

Weidinger, K. (2004). Triple brooding by the blackcap. Biologia 59: 679–679.

Weidinger, K. (2009). Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. Ibis, 151, 352–360.

Weimerskirch H. (1995). Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. Oecologia. 102, 37–43.

Węgrzyn, E. (2013) Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. Journal of avian biology 44, 383–389.

Westneat, D. F., Hatch, M. I., Wetezl, D. P., & Ensminger, A. L. (2011). Individual Variation in Parental Care Reaction Norms: Integration of Personality and Plasticity. The American Naturalist, 178 (5), 652-667.

Wiebe, K. L. & Bortolotti, G. R. (1994). Food supply and hatching spans of birds: energy constraints or facultative manipulation. Ecology 75, 813–823.

Yorio P. M., Boersma P. D. (1994). Causes of nest nesertion during nncubation in the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). Condor. 96, 1076–83.

Přílohy

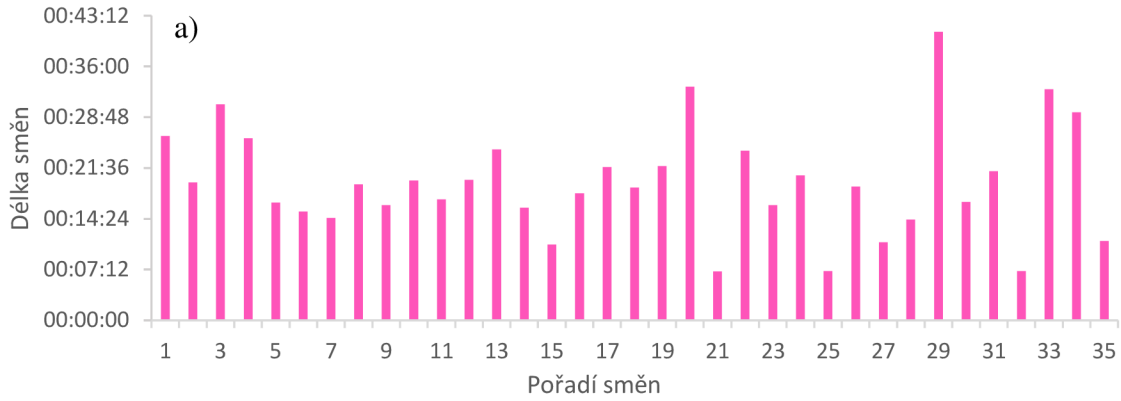
Příloha A. Příklady inkubačního chování pěnice černohlavé

a) inkubující samec

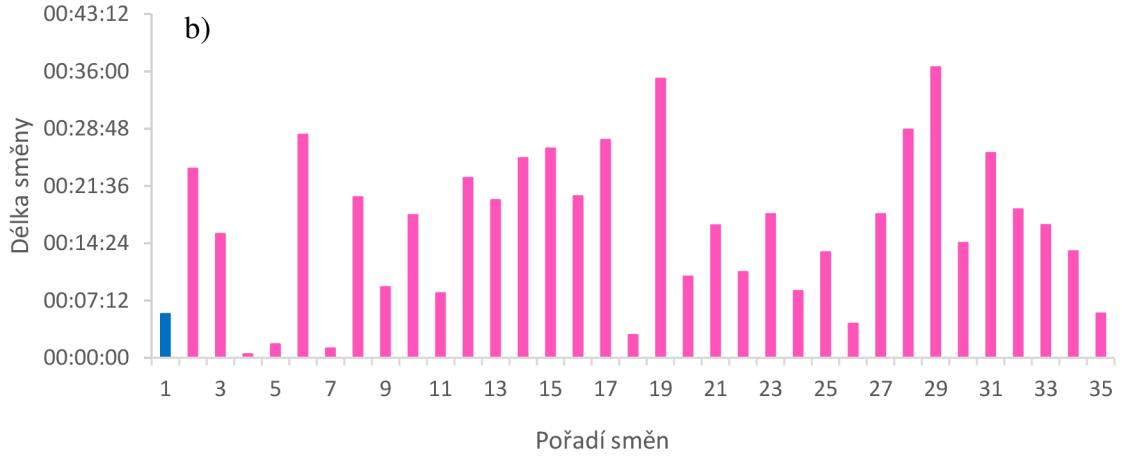
b) absence páru na hnízdě

c) inkubující samice

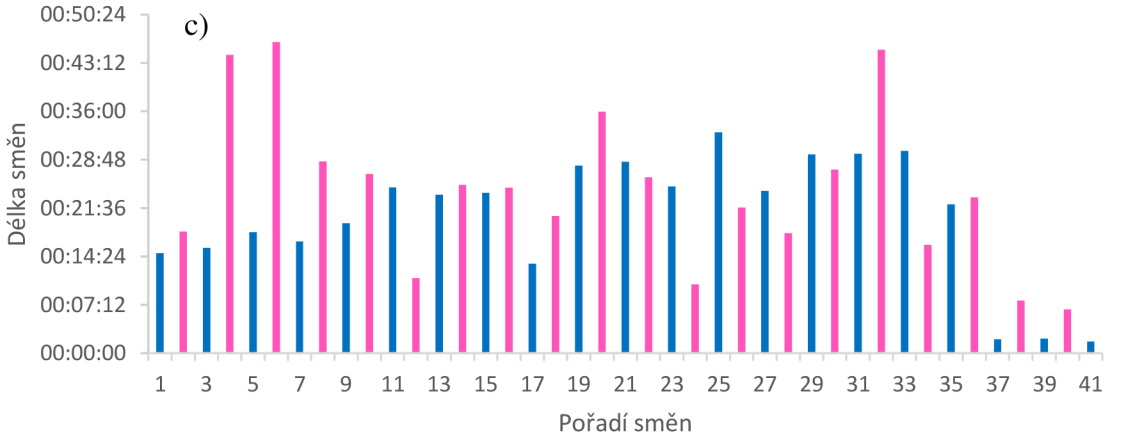
Příloha B. Znázornění variability denního průběhu inkubace



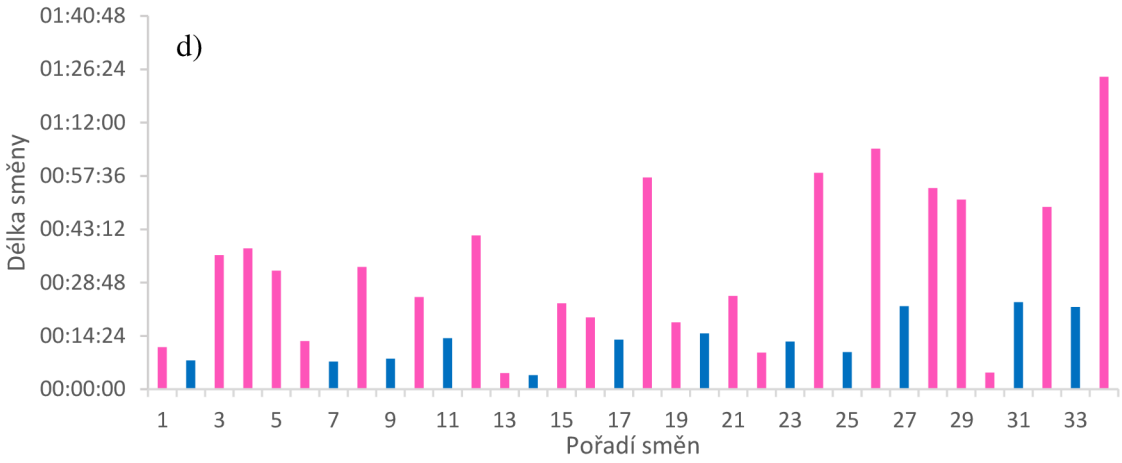
a) Inkubace vykonána pouze samicí, celodenní absence samce (9. 5. 2018)



b) Inkubace vykonána především samicí (růžová), přítomnost samce (modrá) jen v ranních hodinách (2. 5. 2018)



c) Pravidelné střídání samce (modrá) a samice (růžová) v hnízdě (14. 5. 2019)



d) Nepravidelné střídání samce (modrá) a samice (růžová) v hnízdě (3. 7. 2018)

Příloha C. Možné ovlivnění výsledků

Hnízda pěvců jsou běžně navštěvována jinými druhy živočichů. Inkubující jedinec musí být ve střehu v případě blízkosti dravce nebo savce, kteří často napadají hnízda pěvců. Výjimkou je sojka obecná (*Garrulus* glandarius) patřící mezi pěvce napadající jiná hnízda (Weidinger 2009). Weidinger (2009) řadí mezi nebezpečné savce z hlediska predace kunu skalní (*Martes fiona*) nebo kunu lesní (*Martes martes*). Nebezpečná může být i veverka obecná (*Sciurus vulgaris*), myšice lesní (*Apodemus flavicollis*), liška obecná (*Vulpes vulpes*), v některých případech i prase divoké (*Sus scrofa*), které napadá především hnízda v nízkých výškách (Schaefer 2004, Maziarz et al. 2019). Mezi hnízdní predátory řadíme také káně lesní (*Buteo buteo*) nebo druhy sov (Stevens et al. 2008; Weidinger 2009) například puštík obecný (*Strix aluco*).

Pěvci se predaci brání více způsoby. Prvním z nich je stavba hnízd v hustých porostech tak, aby bylo skryto. Této strategie využívá pěnice černohlavá. Čím lepší skrytí hnízda, tím vyšší úspěšnost reprodukce a inkubace. Druhým způsobem je přímá obrana hnízda, které využívají druhy, jejichž hnízda nejsou dostatečně kryta (Grégoire et al. 2003). Tato strategie není vhodná z hlediska šance na úspěšnou obranu. Pěvci jsou především drobní ptáci, kteří nemají šanci proti větším predátorům, proto je první strategie z hlediska vychování potomstva výhodnější u druhů neschopných aktivní obrany.

Během pozorování kamerových záznamů se velice často stávalo, že hnízdo bylo v nočních hodinách navštěvováno různými druhy živočichů, především bezobratlými. Jednalo se o druhy pavouků, sekáčů, hmyzu nebo housenek, ale z důvodu špatné viditelnosti nebylo možné přesněji určit druh. Nebyl pozorován žádný predátor v podobě jiného ptáka. U jednoho hnízda byla samice v nočních hodinách vyplašena nějakým velkým savcem. Nebylo možné přesně určit, o co se jednalo, byly vidět pouze oči.

Samice pěnice černohlavé bezobratlým živočichům nevěnovala pozornost, jen v několika případech je využila jako potravu, ale nedošlo k vyplašení. Pokud se v blízkosti hnízda objevil větší predátor, samice byla vyplašena a absence se zvýšila. Po čase se na hnízdo vrátila a pokračovala v inkubaci. V jednom případě samice v nočních hodinách z důvodu vyplašení hnízdo opustila a nevrátila se před koncem kamerového záznamu.

Příloha D. Využití tématu práce v pedagogické praxi

V rámci semináře biologie nebo posílení výuky ekologie mohou studenti (především středních škol) pozorovat a zaznamenávat průběh inkubačního chování různých druhů ptáků. Bohužel v tomto případě nejsme schopni využít modelový druh pěnice černohlavé, z důvodu preference jiného prostředí než jsme schopni nabídnout na školních zahradách.

Mezi druhy, které mohou být zařazeny do výzkumu, patří například sýkora koňadra (*Parus* major), sýkora modřinka (*Parus caeruleus*), brhlík lesní (*Sitta europaea*), rehek zahradní (*Phoenicurus phoenicurus*), vrabec domácí (*Passer domesticus*) nebo špaček obecný (*Strunus vulgaris*). Samozřejmě nevylučujeme i jiné druhy ptáků, kteří využijí nainstalované budky.

Většina dutinových ptáků je odkázána na dutiny ve starých stromech, které jiný druh vytesal před nimi (datel, strakapoud). Problémem je, že těchto stromů je málo a rychle ubývají, takže je pro ptáky těžké najít vhodné hnízdní místo. Řešením je instalování budek.

Každá nainstalovaná budka je vybavena kamerou, která nepřetržitě snímá hnízdo a poskytuje tak vhodný studijní materiál, který bude následně poskytnut studentům. Umístit se musí několik rozdílně velkých budek v závislosti na velikosti sledovaných druhů ptáků. Každá budka musí vyhovovat potřebám ptáků, musí je dobře chránit před nepříznivým počasím a útoky predátorů. Bylo zjištěno, že pokud je budka vhodně upravena potřebám ptáků, upřednostňují je před přírodními dutinami.

Můžeme pozorovat několik typů inkubačního chování v závislosti na druhu ptáka. U sýkor dochází k uniparentální inkubaci, u vrabce nebo špačka k biparentálnímu, ale je těžké rozeznat pohlaví.

Studenti by pozorovali celý průběh inkubace od prvního dne až po vylíhnutí. Skupinky po 2 by zpracovali každá po jednom dnu. Výsledné hodnoty by uvedly do „pracovního listu“ s předem danými úkoly (Příloha D) a v elektronické podobě poskytli učiteli.

Pozorování a porovnávání výsledků z jednotlivých budek během inkubace může sloužit jako názorná studijní pomůcka a může být taktéž poskytnuta ornitologickým stanicím pro následný výzkum. Projekt zaměřený na instalaci speciálně upravených

budek právě probíhá například v Ostravě pod záštitou Magistrátu města. Jedná se o pokračování projektu započatém v loňském roce, kdy bylo umístěno 100 ptačích budek. Podle Ostravských městských lesů bylo minimálně 70 % budek využito. V letošním roce má město v plánu navýšit počet o dalších 100 budek a přilákat tak ještě více ptáků do městských parků.

Pracovní list

Tabulka průběhu inkubačního dne

BUDKA	DATUM	DRUH	POHLAVÍ	PŘÍLET	ODLET	PŘÍTOMNOST	ABSENCE
1	13.5.2022	sýkora koňadra	F	x	05:12:33		00:12:54
1	13.5.2022	sýkora koňadra	F	05:25:27	05:56:51	00:31:24	
…							

pozn. barevně odlišovat samce a samice (F= samice, M = samec)

Přítomnost = pták je fyzicky na hnízdě – inkubuje vejce

Absence = hnízdo je prázdné – vejce nejsou inkubována

Otázky:

Den inkubace:

Kolik vajíček se v hnízdě nacházelo?

Ukázal se v hnízdě samec?

Došlo k vyplašení? Pokud ano, čím?

Docházelo k pravidelnému střídání samice a samce v hnízdě?

Graf průběhu inkubace (např. 13. 5. 2022)

příklad (Příloha B)