

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
P ÍRODOV DECKÁ FAKULTA
Katedra zoologie a ornitologická laborato



INKUBA NÍ CHO VÁNÍ U PTÁK

Bakalá ská práce

Kristýna ANDRÝSKOVÁ

Studijní obor: Matematika – Biologie

Forma: Prezen ní

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Olomouc 2015

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně za pomoci citované literatury a použitých zdrojů pod vedením Doc. Mgr. Vladimíra Remeše, Ph.D.

V Olomouci dne 13.5.2015

.....
Podpis

Podkování

Chtl bych podkovat svému vedoucímu Doc. Mgr. Vladimíru Remeši, Ph.D. za poskytnutí pomoci při výběru témat, vedení práce, cenné rady a čas, který mi vynořil při konzultacích, tak i oprav chyb a v neposlední řadě za pevné nervy. Také bych chtěl podkovat rodinu a přáteli za podporu a trpělivost při zpracování této práce i během celého studia.

Bibliografická identifikace:

Jméno a příjmení autora:	Kristýna Andrášková
Název práce:	Inkubační chování u ptáků
Typ práce:	Bakalářská práce
Pracoviště :	Katedra zoologie a ornitologická laboratoř, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci
Vedoucí práce:	Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.
Rok obhajoby:	2015
Abstrakt:	Bakalářská práce se zabývá obecně problémem inkubace u ptáků. Inkubace je chování ptáka, které umožňuje správný vývoj embryí a následné vylíhnutí mláďat. Je to období, kdy jeden z rodičů (popřípadě oba) tráví čas na hnízdě zahříváním vajec. Jde o obětování času vzhledem k potomkům, který by mohli strávit jinak, například péčí o sebe samého, hledání si nového partnera či více času pro shánění potravy. Dále se tato práce zabývá faktory, které inkubaci ovlivňují, jako jsou teplota, období snesení vajec a velikost snůšky, množství potravy a predací chováním.
Klíčová slova:	inkubace, rodičovská péče, čas strávený na hnízdě, dostupnost potravy, teplota, predace, velikost snůšky, počet partnerů
Počet stran:	33
Jazyk:	čeština

Bibliographical identification

Autor's first name and surmane:	Kristýna Andrášková
Title:	Incubation behaviour in birds
Type of thesis:	Bachelor's thesis
Department:	Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University, Olomouc
Supervisor:	Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.
The year of presentation:	2015
Abstract:	Bachelor thesis deals with the general problem of incubation in birds. Incubation behavior of birds, which allows proper development of embryos and subsequent hatching chicks. It is a period when one of the parents (or both) to spend time on the nest by heating egg. It is a sacrifice of time due to the offspring, which could otherwise spend, such as caring for oneself, looking for a new partner or more time for foraging. Furthermore, this thesis examines the factors that influence the incubation, such as temperature, time of laying eggs and clutch size, amount of food and predatory behavior.
Keywords:	incubation, parental care, nest attentiveness, availability of food, temperature, predation, clutch size, number of partners
Number of pages:	33
Language:	Czech

OBSAH

ÚVOD	7
Cíle	9
1. INKUBACE.....	10
1.1. Rodičovská péče	10
1.2. Inkubace u ptáků	11
2. FAKTORY, KTERÉ OVLIVŇUJÍ INKUBACI	14
2.1. Potrava	14
2.2. Velikost snůšky.....	15
2.3. Teplota vajec a okolního prostředí	16
2.4. Predace.....	19
2.4.1. Antipredační chování	20
2.4.2. Reakce na přítomnost predátora	22
2.5. Pohlavní partner	23
2.6. Geografické území.....	24
ZÁVĚR.....	26
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	29

ÚVOD

Sexuální výběr stojí na počátku vztahu mezi samcem a samicí. Rozhoduje o spojení dvou jedinců a předání jejich genů další generaci. Samice každého druhu má jiné požadavky, jak by ji samec mohl zaujmout (Price et Lanyon 2004, Smith et Montgomerie 1992, Uy et Borgia 1999).

Každý druh má během roku své ideální období na rozmnožování, které začíná tokem, tedy námluvami. Důležitá je se tak v tísňové době a nejproduktivnější období roku je ovlivněno zdrojem potravy a tepla. Samec při hledání partnerky využívá všechny své přednosti, aby samici zaujal. Začíná zpěvem a různorodými pohyby pro předvedení svatebního šatu a všech svých tělesných proporcí, a pokud má už postavené hnízdo, pak láká samici i na něj. Snaží se pokrýt nejdůležitější vjemy, jako jsou zrak a sluch. Alopatické druhy, které žijí paralelně v oddělených populacích, preferují jiné zvyky a pravidla jak zaujmout samice (Uy et Borgia 1999). Samci lemňáka staví tzv. loubí, které slouží při námluvách pro zaujetí samice. V každé populaci samice preferují jiný tvar a barvu předmetu pro výzdobu loubí a podle toho samec taky vybírá. Vznikají tedy velmi složité stavby z větviček a předmetů, které mají mnohdy až dva metry na výšku a šířku. Kvalita samce je tedy posuzována složitostí a velikostí loubí (Uy et Borgia 1999). Pohlavní výběr má vliv i na spoustu dalších vlastností. Díky tomu je zpěv v dnešní době tak pestrý a různorodý. Při porovnání dvou skupin vlhovec *Psarocolius* a *Cacicus* (Price et Lanyon 2004) došlo k závěru, že jedinci v těsných tělesných proporcích mají větší kapacitu plic a proto jsou schopni vytvořit delší a rozmanitější zvuky než jejich menší sokové a pro samice jsou atraktivnější. I délka ocasu u vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) rozhoduje o samičím pohlavním výběru (Smith et Montgomerie 1992). A to zdaleka nejsou všechny vlastnosti, podle kterých si samice vybírá samce pro rozmnožování.

Tyto a již pohybové, hlasové nebo stavební rituály plní funkci získání partnerky a nastává samotné rozmnožování, tedy kopulace. Samice si vybírá nejzdatnějšího samce, aby měla co nejkvalitnější potomstvo. Její výběr je velmi důležitý, protože má v tísňové době pouze jeden pokus za rok na to, aby vyvedla života schopné potomstvo. Naproti tomu samec má takových možností nepočítaje. Mimopárová kopulace je v dnešní době již téměř potvrzeným pravidlem. Pomocí analýzy DNA (tzv. fingerprints) se zjistilo, že ne všechna mláďata v hnízdech jsou jednoho otce (Smith et Montgomerie 1992, Magrath et Elgar 1997, Matysioková et Remeš 2013). Samec se tedy snaží kopulovat s co nejvíce samicemi, avšak sám si svou partnerku co nejvíce hlídá, aby mu ji neoplodnil jiný samec.

Ptáci mohou vytvářet celoživotní monogamní svazky nebo se spojit pouze na akt páření. Toto jsou dva extrémní rozmnožovacího cyklu a mezi nimi dochází k různým vyvinutým partnerským vztahům mezi samcem a samicí. Polygamie je partnerský vztah, který se dále rozděluje na polygynii (jeden samec má více partnerek) a polyandrii (jedna samice má více partnerů) (Veselovský 2001, s. 281-282). Mezi monogamií a polygamií může docházet k přechodům vlivem různých podmínek. Například u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) dochází k přesunu z monogamie na polygynii vlivem velikosti snůšky – méně vajec ve snůšce umožňuje samci zakládat další hnízda pro nalákání nové samice a možnost dalších potomků, protože péče o menší snůšku není pro samotnou samici tolik energeticky náročná jako péče o větší snůšku. (Komdeur et al. 2002)

Po námluvách a stavbě hnízda dochází ke kladení vajec a jejich inkubaci. Péče o vejce je pro ptáčí rodiče nesmírně nákladná. Vejce je potřeba udržovat ve správné teplotě, která je u většiny druhů asi 37-39 °C (Veselovský 2001, s. 259). Čím déle bude vejce bez přísunu tepla, tím bude docházet ke špatnému vývinu embryí a ztratí snůšku úplně. Proto se v nejlepším případě partneré i na hnízdě i inkubaci sdílejí (Auer et al. 2007, Kleindorfer et al. 1995, Chiver et al. 2006). Avšak míra inkubace se druh od druhu liší (mnohdy i jedinec od jedince).

V zájmu rodičů by tedy mělo být trávit nejvíce času na hnízdě. Avšak ptáci potěbují i na své vlastní potěby. Není to jen vlastní obživa a tím získávání energie pro inkubaci, ale jsou to i další činnosti, které jedinci potěbují pro život. Například péče o peří, aby neztratilo svou funkci (nepropustnost, nelámavost a podobně) (Veselovský 2001, s. 72-76)). Chování jedince, které rozhoduje o činnostech v důsledku inkubace, je určitý kompromis (v angličtině používaný výraz trade-off). Rodiče tak ztrácí možnost okamžitého konání ve svůj prospěch a musejí sekat na vystředání partnerem na hnízdě nebo, a to v horším případě, upřednostní vlastní potěby nad potěby snůšky. U samce to například znamená, že v závislosti na inkubaci přichází o další možnost rozmnožování (Komdeur et al. 2002, Reid 2001), má méně času na osobní péči (Auer 2007) a ochranu teritoria (Chiver 2006). Záleží tedy na každém jedinci, jak se k roli mateství i otcovství postaví.

Způsob, jak sami jedinci i jejich okolí může ovlivnit průběh a dobu trvání inkubace, je hned několik. První a již zmíněným je péče o snůšku a její zahřívání, dále okolní teplota, velikost i počet vajec a v neposlední řadě predace. Místo hnízda a jeho vzhled i proporce ovlivní viditelnost pro predátory. Jistě bude méně nápadné hnízdo, které bude schované v dutinách i ve větších stromech, než hnízdo, které bude otevřené, volně ležící na zemi (Veselovský 2001, s. 254-258). Dalšími vlastnostmi proti menší viditelnosti před predátorem je

barevnost samice. Její zbarvení, až na unimorfnní druhy, kde se jen podle specifických vlastností i chování pozná samec od samice, je málo barevné, spíše jednolitě, kde p evládají zemité odstíny. Což je efektivní pokud samice tráví více času na hnízdě a samec brání teritorium, kdy svým barevným vzhledem může potencionálního predátora i odehnat. (Yasue et Dearden 2008)

Dále i vyšší aktivita kolem hnízda jako je více p ílet i odlet do/z hnízda, údržba hnízda, i st ní pe í, p evracení vajec a další zp sobuje zpozorování a p ílákání predátora. (Ghalambour et Martin 2002, Martin et al. 2002, Smith et al. 2012). Ochrana hnízda i teritoria je vlastností samce (Sockmann 1998). Na samci v podstat záleží, zda bude rozmnožování úspěšné i nikoli v závislosti na jeho schopnosti obrany. Opakným vlivem na úspěšnost snůšky je sami í vybavenost z anatomického hlediska. Nažinka, která se nachází na spodní ventrální části těla, je odhalená neopeřená část p es kterou samice dokáže lépe p enést vlastní teplo na vejce (Deeming 2008), které je velmi důležité pro správný vývoj embrya.

Bez potravy a z ní získané energie by se nedalo p ežít. Získávání potravy je pro jedince životně důležité a zároveň i životu nebezpečné. Po vylétnutí z úkrytu se stává zví e více viditelné a tím může dojít k napadení. Je to nejen čas a energie, kterou musí pták vynaložit p í zajištění potravy, ale i zna ná dávka odvahy a pozornosti, nebo riziko je vysoké. čím více bude opoušt t hnízdo, tím se pro predátory stává více atraktivní. A nejenom on, ale v ohrožení je i celá snůška. Prospěch i úspěch je vyvážen výdejem. Jedinec se proto musí rozhodovat, kterou kořist si vybere (větší nebo menší), jakou strategii lovu použije, které místo a dobu by bylo nejvhodnější k lovu využít a podobně. (Franck 1996, s.150-151)

Délka inkubace není vždy stejná a všechny doposud zmíněné faktory ji mohou pozitivně i negativně ovlivnit. Záleží tedy na jedincích, jak se k p ekážkám postaví a jak dlouho nebo jakým způsobem bude vývoj embrya (vejce) probíhat.

Cíle

Tato bakalářská práce je zaměřena na obecné aspekty inkubace u ptáků formou literární rešerše. Cílem je shrnout základní požadavky na inkubaci a podílet se na jejich řešení. Dále se snaží popsat faktory, které ji ovlivňují a do jaké míry mají inkubační chování.

1. INKUBACE

Prvním a bezpochyby velmi důležitým rozmnožovacím obdobím je inkubace. Jedná se o dobu, která začíná kladením vajec a končí jejich vylíhnutím. Během tohoto času je velmi důležité dodávat vejším potřebné teplo a vyvíjet se jejich ochranu.

Na inkubaci se může podílet samice, samec, případně oba rodiče a mohou mít další pomocníky. Pomocníky se v tšinou stávají jedinci, pro které nezbyl žádný partner. Během vypomáhání si zajišťují odchov nových jedinců, se kterými se během další sezony mohou spářit. (Veselovský 2001, s. 287-288)

Inkubace je typická pro obojživelníky, plazy, ptáky a vejcorodé savce. U všech těchto druhů probíhá odchov a péče v různé míře.

1.1. Rodičovská péče

Vejce jako takové je plně odkázané a závislé na rodičích. Na jejich péči závisí rychlost vývoje a délka inkubační doby (Reid et al. 2002, Tielman et al. 2004). Rozdělení povinností a vzájemná výpomoc mezi partnery zaručuje úspěšné vylíhnutí ptáka. Druh rodičovské péče máme hned několik (Cockburn 2006) a u každého druhu se může mírně lišit. Jediné, co se nemění je to, že samice se vždy (až asi na 1% pouze samičí péče (Cockburn 2006)) bude podílet na inkubaci, zatímco bude jen v případě u samce.

Nejvíce efektivní a pro snášku ideální je podíl obou rodičů rovnocenným dílem (Auer et al. 2007, Chiver et al. 2006, Kleindorfer et al. 1995). Příklad času stráveného na hnízdě během dne je stejný u obou rodičů. I když během rána, kdy je samice vyčerpaná po náročné noční inkubaci, jak se předpokládá, stráví samec delší dobu zahříváním vajec (Auer et al. 2007). Lze to vysvětlit tím, že samice potřebuje zpět nabrat ztracenou energii, které je po nepřetržité noční inkubaci více než přes den, kdy je pobyt na hnízdě přerušovaný výměnou se samcem v určitých intervalech. Inkubaci během rána zajišťuje samec i za předpokladu, že zbytek dne neinkubuje a jen velmi málo (Smith et al. 1992). Zvýšený pobyt na hnízdě v závislosti na samičí pomoci zkracuje inkubační dobu. Vejce neztratí svou teplotu i při stídání partnera na hnízdě a není potřeba vynakládat energii na znovu zahřívání vajec, která je vyšší než energie vynaložená na udržení teploty (Reid et al. 2002). Zároveň jsou jedinci ve vyšší kondici a tolik se nestresují.

Během inkubační doby se samičí vliv na inkubaci může měnit. V první polovině může být opět vyrovnána jako v předchozím případě, kde se partneři pravidelně střídají (Sockman

1998, Yasue et Dearden 2008). Po átek inkubace je velmi náro ný na udržení stálé teploty vajec pro správný vývoj embryí. Ve druhé polovin inkuba ního období se samec v nuje obran teritoria. ím delší inkubace je, tím se zvyšuje pravd podobnost útoku predátora (Kleindorfer et Hoi 1997, Martin et al. 2000, Smith et al. 2012), kterou zp sobuje aktivita kolem hnízda.

Pak jsou druhy, kde je sezení na vejcích výhradn sami í výsadou. Samec p íspívá k úsp šnému vylíhnutí vajec bu tím, že vypomáhá samici v dob , kdy se letí pást (Komdeur et Kats 1999) a pozorn st eží hnízdo opodál, než se samice vrátí. Nebo zajiš uje pro samici p ísun potravy (Conway et Martin 2000, Ghalambor et Martin 2002, Haftorn et Reinertsen 1985, Matysioková et al. 2011), kterou jí p ínáší, když sedí na hnízd . Vlivem této pomoci nemusí samice tolikrát opoušt t hnízdo kv li nakrmení a m že se v novat delšímu nep etržitému zah ívání budoucích potomk . ímž se zmenšuje inkuba ní perioda. V jiném p ípad samec pouze brání území a hnízdo b hem celé inkuba ní doby (Londono et al. 2008).

Dalším, mén astým druhem rodi ovské pé e, je uniparentální pé e (Cockburn 2006, Conway et Martin 2000, Londono et al. 2008). Samotná sam í pé e se vyskytuje pouze asi jen u 1% druh (Cockburn 2006). Za to sami í už je ast jší. Sami í chování ovliv uje délku inkuba ní doby na základ vlastního úsudku (kdy nebo na jak dlouho samice opustí hnízdo), jak nejrychleji vyrovnat energetické ztráty zp sobené inkubací. Delší pobyt mimo hnízdo umož uje samici získat více potravy a energie, která je tak pot ebná, avšak delší pobyt mimo hnízdo m že narušit vývoj potomk a proto se délka sezení na hnízd s klesající okolní teplotou zvyšuje (Conway et Martin 2000).

Doba strávená na hnízd a rozd lení rodi ovských povinností je u každého druhu jiná. V rámci druhu je pé e více í mén podobná, závisí na postavení se jedinc k roli rodi e (nap . Reid et al. 2002). Avšak nezáleží jen na p ístupu rodi í (i když to má samoz ejm velký význam), ale i na r zných aspektech prostředí. Je tedy dále ovlivn na teplotou, velikostí teritoria, množství potravy a v neposlední ad také závisí na soužití jednotlivých partner , velikosti sn šky a predaci.

1.2. Inkubace u pták

Pro ptáky je tedy typická vejcorodost. Samice b hem t í týdn po oplodn ní musí nabrat dostate né množství zásobních látek pro vytvo ení vajec. Po tuto dobu jsou spermie po kopulaci schopné oplodn ní, které se pak d je ješt p ed uložením vrstev bílku na žloutek.

Vejce je tvořeno vápnitou skořápkou, pod kterou se nachází dvě papírové blány, které vytvářejí na tupém konci vajíčka vzduchovou komůrku. Vejce je vevnitř bohaté na žloutek, na kterém leží nepatrný zárodečný terčík. Po oplození probíhá rýhování oplozeného vajíčka, které končí vznikem dvou zárodečných listů. Pokud je vajíčko zahříváno, dochází k dalšímu vývoji a tvorbě vnitřních struktur embrya. Postupně vzniká trávicí a nervová trubice a coelomové váčky. Dále se vytvářejí zárodečné obaly – amnion, chorion a alantois, které jsou nezbytné pro další správný vývoj embrya. Umožňují výměnu plynů, mají vylučovací funkci a zprostředkovávají výživu. Pokud již přišla doba líhnutí, tedy konec inkubace, pak mláďata nevykonávají kroutivé pohyby hlavou a tělem. Na horní straně zobáku je vybaveno tzv. vejčným zubem, kterým se snaží skořáčku zevnitř rozbít a který po splnění své funkce mizí. (viz Gaisler et Zima 2007)

Samice je po anatomické stránce ideálně vybavena na sezení na vejcích. Nažinka, která se nachází na spodní části břícha, je hladká část kůže bez opeření. Usnadňuje přenos tepla z matky na vejce (Deeming 2008). Nažinka se vytvoří automaticky vlivem hormonů, když pera vypadají, nebo si sama samice v těchto místech vytrhává pera. Dělá se tak před prvním usednutím na vejce (Veselovský 2001, s. 58).

Inkubace je pro jedince nesmírně nákladná, jak na čas, tak energii. Vejce je potřeba udržovat v určité teplotě, která je zapotřebí pro správný vývoj embrya. Vhodným způsobem jak nejlépe udržet stálou teplotu vajec na požadovaném stupni, který se liší pro každý druh, je vzájemná výpomoc obou partnerů (Auer et al. 2007, Chalfoun et Martin 2010, Chiver et al. 2006, Kleindorfer et al. 1995, Kleindorfer et Hoi 1997, Reid et al. 2002, Smith et Montgomerie 1992, Smith et al. 2012, Sockmann 1998, Yasue et Dearden 2008). Jejich střídání na hnízdě, a náhodné i periodické, zajišťuje čas, který oba partnerům dává možnost doplnit ztracenou energii (shánění potravy) (Kleindorfer et al. 1995, Smith et al. 2012) a vnovat se vlastním potřebám (péče o peří) (Londono et al. 2008) i obranu teritoria (Chiver et al. 2006, Yasue et Dearden 2008). V jiném partnerském svazku samice sama inkubuje vejce a samec ji vypomáhá krmením (Conway et Martin 2000, Ghalambor et Martin 2002, Haftorn et Reinertsen 1985, Matysioková et al. 2011) nebo ochranou hnízda a teritoria (Komdeur et Kats 1999, Londono et al. 2008) i samice samotné (Fedy et Martin 2009). Pokud je samec polygamní, pak sekundární i terciální partnerky a mnohdy i primární nemají od samce žádnou pomoc a starají se o celou snůšku sami (Reid et al. 2002).

čas strávený na vejcích (tedy inkubace) se liší u jednotlivých druhů i mezi nimi. Záleží na jedincích, jak se k roli rodiče postaví, dále na množství a efektivitě shánění potravy, okolní teplotě, poasí, přítomnosti rodičů, vlastnostech hnízda a spoustě dalších faktorů.

2. FAKTORY, KTERÉ OVLIVŮJÍ INKUBACI

Umístění hnízda je určitou strategií v reprodukčním chování. Je potřeba, aby bylo dostatečně kryto proti predátorům, ale zároveň aby v okolí bylo dostatek potravních a světelných zdrojů. Teplota a světlo ovlivňuje pozdější pobyt jedince na hnízdě. Avšak to nejsou jediné faktory, které ovlivňují chování během inkubace a její délku. Například vyšší teplota vajec zkracuje dobu potřebnou pro jejich vylíhnutí, ale zároveň nižší teploty tuto dobu protáhnou. Každý z faktorů je potřeba posoudit zvlášť z obou protichůdných stran, aby se dosáhlo co nejlepšího porozumění inkubačního chování a jednání.

2.1. Potrava

Množství a vzdálenost potravních zdrojů má jistě silný vliv na inkubaci. U převážně v tšiny pták je potrava živočišného původu (hmyz, mlokýši, obojživelníci, červi). Dřívější je nasnad, živočišná potrava se rychleji zpracovává a mění na energii, kterou živočišné pro svůj život potřebují. A zároveň, pro získání dostatečného množství energie pro přežití a výživu není potřeba tolik živočišné potravy jako té rostlinné, protože živočišná potrava je více výživná než zelené rostliny. Dalšími druhy potravy, kterými se ptáci živí, jsou plody a semena také bohaté na energetickou hodnotu. (Veselovský 2001, s. 170)

Dostupnost potravy ovlivňuje čas strávený na hnízdě. Pokud je dostupnost potravy nižší, pak stráví jedinci více času jejím hledáním a tím se zvyšuje riziko predace (Komdeur et Kats 1999). Ztráta hnízd vlivem predace při hledání potravy byla až 73% (Komdeur et Kats 1999). Dále i vzdálenost potravy je dalším důležitým faktorem ovlivňujícím inkubaci. V nedávné studii (Hipfner et al. 2010) bylo dokázáno, že druhy, které musejí za potravu urazit delší cestu, mají delší embryonální vývoj a tím i inkubační dobu v závislosti na pohlaví, který musely vynaložit při cestě za potravou.

Jednou z metod, jak zjistit do jaké míry ovlivňuje potrava pobyt na hnízdě a tím i délku inkubace, je předání potravy, například larev potměníka mouchového (*Tenebrio molitor*), do hnízd i jejich blízkosti. V závislosti na předané potravě se čas strávený na hnízdě zvýšil (Chalfoun et Martin 2007, Londono et al. 2008). Experiment probíhal u samic prinie skvrnitě (*Prinia macalosa*) a drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*). Zjistilo se, že vlivem dostupnosti potravy se zvýšil pobyt na hnízdě ze 49% na 57%, avšak počet výletů z hnízda se nezmenšil, pouze se jejich čas zkrátil (Chalfoun et Martin 2007). Samice tedy nepotřebovaly všechny volný

as na shán ní potravu, ale mohly se v novat i svým vlastní pot ebám, jako je úprava per a jiné (Londono et al. 2008).

2.2. Velikost sn šky

Velikost sn šky závisí na druhu, velikosti t la (malý jedinci kladou více vajec než velcí), stá í samice (mladé samice mají mén vajec než starší, kte í již mají za sebou hnízdící cyklus), typu hnízda (v dutin klade samice více vajec než v otev ených hnízdech), velikosti hnízda, období kladení vajec (menší sn ška souvisí s postupujícím áse hnízd ní), na zem pisné ší ce (od rovníku k pól m se sn ška zv tšuje), prost edí a hustota osídlení (v otev ených oblastech jako jsou savany a prerie mají ptáci více vajec než v uzav eném prost edí jako je prales, ím v tší hustota, tím menší sn ška, za toto jednání nejspíše odpovídá stres z potravní konkurence) a na ostrovní í kontinentální populaci (na kontinentu kladou více vajec než na pevnin). (Veselovský 2001, s. 252-253)

Po et vajec zvyšuje náklady na metabolismus samic. U sýkory mod inky (*Parus caeruleus*) byl nár st spot eby kyslíku vlivem metabolismu asi 6-7% s každým další vejcem. Pokud experimentáln do asn snížili po et vajec (ze 13 na 8), pak spot eba kyslíku b hem inkubace klesla až o 18%. Z eho vyplývá, že více vajec je více energeticky náro né. (Haftorn et Reinertsesn 1985)

Zárove platí, že ím vyšší po et vajec ve sn šce, tím je pro predátory atraktivn jší. A koli, pokud je menší pravd podobnost predace, pak samice tvo í kvalitn jší vejce (Fontaine et Martin 2006). Predace má tedy na velikost sn šky negativní vliv. Jak již jednou predace prob hla, pak je v dalším pokusu mén vajec. To lze ale vysv tlit i tím, že samice už nemá dostatek asu a sil na odchov v tší sn šky. (Chalfoun et Martin 2010)

Velikost sn šky m že být dána i geografickým územím. Nap íklad ve studii Martina (2002) bylo dokázáno, že menší velikost sn šky v jižních zem pisných ší kách je dána delší inkuba ní dobou a neochotou rodi starat se o p íliš velké množství ptá at. Rodi e se vyskytují mén na hnízd z d vodu vyšší predace, vlastní ochrana je jim d ležit jší než ochrana mlá at. ím déle sedí na hnízd , tím více se stávají ter em pro predátory. Delší inkuba ní doba má za následek menší t lesnou hmotnost potomk .

Endemický druh rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*) má velmi malou sn šku, pouze 1-2 vejce (Komdeur et Kats 1999). Náklady a chování b hem inkubace jsou tedy

ovlivňuje nutností dokončit rozmnožovací úsilí pro zachování rodu. Samec vypomáhá tím, že když se jde samice pást, pak hlídá hnízdo před predátory (Komdeur et Kats 1999).

Samotná velikost snůšky ovlivňuje chování i samce špačka obecného (*Sturnus vulgaris*). Větší snůška pro samce znamená větší závazek a péče o ni mu časově nedovoluje připravit další hnízda pro opláckání dalších partnerek (Komdeur et al. 2002). Velikost snůšky tedy rozhoduje o tom, zda samec bude polygamní nebo monogamní a kolik vloží investic do budoucích potomků.

2.3. Teplota vajec a okolního prostředí

Rodičovská péče zajišťuje udržení co nejdélejší vhodné teploty pro embryo (Kleindorfer et al. 1995). Teplota je nejdůležitějším faktorem, který ovlivňuje chování rodičů a délku inkubační doby. Teplota, které jedinec přenáší na vejce je důležitá pro správný vývoj embryí a rychlost jejich vývoje.

Teplotu vajec je potřeba udržovat nad tzv. fyziologickou nulou. V případě lesáka oranžovokorunkatého (*Vermivora celata*) je tato hodnota 26°C (Conway et Martin 2000), dále například u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) je tato hodnota 25-27°C (Haftorn et Reinertsen 1985) a u salašníka západního (*Sialia mexicana*) je 27°C (Wang et Weathers 2009). Pod tuto hodnotu dochází k zastavení vývoje či úplné ztrátě snůšky.

Okolní teplota má vliv na čas, který rodič stráví v proužku dne na hnízdě (Smith et Montgomerie 1992, Wang et Weathers 2009). Během poledne, kdy je teplota nejvyšší, tráví jedinci svůj čas hledáním potravy. V tuto dobu je teplota vzduchu nejvyšší a teplotní rozdíl mezi vejcem a prostředím malý, proto nedochází k příliš rychlému ochlazení vajec (Smith et Montgomerie 1992). To však může být ovlivněno i počasím i ročním obdobím (Kleindorfer et Hoi 1997, Smith et Montgomerie 1992). Čím je teplota bližší inkubační teplotě, která je důležitá pro správný vývoj embryí, tím se rodič vyskytuje na hnízdě méně, až svou návštěvnost téměř úplně omezí (Smith et Montgomerie 1992, Wang et Weathers 2009). U vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) je ideální teplota pro vývoj embrya asi 36°C (Smith et Montgomerie 1992). Pokud je tedy teplota okolí stejná, není třeba inkubace. Na druhou stranu, pokud okolní teplota klesne pod 15°C, což je dolní kritická hodnota vejce u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*), pak samice musí zvýšit nejen kolikrát násobně svůj metabolismus a zvýšit průchodnost cév v nožičce pro přenos tepla na vejce, aby vejce udržela ve správné teplotě (Haftorn et Reinertsen 1985).

Nejnižší teplota pro úspěšný odchov není známá, avšak závisí na více faktorech – stav samice, velikosti snůžky, izolaci hnízda, délka chladného prostředí a množství potravy dodávané samcem.

Průměrná teplota vajec silně souvisí s časem stráveným na hnízdě (Tieleman et al. 2004). Čím více času stráví rodič na hnízdě, tím vyšší budou průměrné teploty vajec. Pokud samice tráví více času mimo hnízdo, pak mezi dalším odchodem nemusí mít dostatek času udržet vejce v té správné teplotě (Conway et Martin 2000). Je potřeba zajistit dostatečné teplo pro znovu zahřátí vajec a určitý čas by měl být v nován i jejich samotnému zahřívání (Conway et Martin 2000). Velmi důležitým sprostředkovatelem tepla od samice na vejce je nažinka. Teplota nažinky a vejce však není stejná (Deeming 2008). Nažinka je teplejší jak embryo a vejce, protože během interakce dochází ke ztrátě tepla. Což je v pořádku, protože vývojová teplota embrya je nižší než teplota dospělého jedince. Teplota nažinky není ve spojitosti s ptačí hmotností i velikostí. Teplo, které pták přenáší na vejce, je důležité pro správný vývoj embryí a jejich rychlost vývoje. U atriciálních druhů je nažinka teplejší než u prekociálních. Teplota nažinky má vliv na délku inkubační doby – čím teplejší, tím kratší doba, avšak jen v určitých mezích, nemůže dojít k přehřátí. Podle měření se ukazuje, že menší druhy ptáků mají vyšší teploty nažinky než větší. Teplota nažinky se liší s každým druhem a zároveň její hodnota je mezi teplotou samice a vývojovou teplotou embrya (Deeming 2008).

Teplota prostředí může ovlivnit chování samce během inkubace (Sockman 1998). A nejenom ta, dále je důležité také denní doba a množství srážek (Kleindorfer et al. 1995). Pokud je okolní teplota prostředí vyšší, samec neinkubuje. U kulíka malajského (*Charadrius peroni*) samec snižuje inkubační chování vlivem zvýšené teploty nad 36°C (Yasue et Dearden 2008). Což také platí i u rákosníka tamaryškového (*Acrocephalus melanogogpon*). Jeho hlavní přínos během inkubační doby je na počátku dubna, kdy jsou nižší teploty než v ostatních měsících inkubace. Jeho přínos je důležitý hlavně během rána, kdy je stídání partnera rychlejší a nedochází k ochlazení vajec (Kleindorfer et al. 1995, Kleindorfer et Hoi 1997). Samice tedy může strávit více času krmením a vlastními potřebami. V průběhu měsíce dubna, kdy se zvyšuje teplota i predatorní tlak samec tolik neinkubuje a pokud ano, pak přispívá během poledne, kdy dokáže delší dobu udržet vejce ve vyšších teplotách, protože sama okolní teplota je vyšší. Záleží tedy na období založení snůžky a její potěbné teplotě jak samec bude inkubovat. Čím je okolní teplota vyšší, tím není potřeba takové inkubace. A nejenom teplota přinutí samce trávit více času na hnízdě. I zvýšení predace je dalším důvodem, kdy samec vypomáhá samici a tím chrání snůžku (Kleindorfer et Hoi 1997).

Okolní teploty v polárních a subpolárních oblastech jsou na hnízdní velmi náročné (Smith et al. 2012), jedinci během inkubace tedy musejí často doplňovat energii potravou a tím bohužel vystavují své hnízda zvýšené predaci. Musejí podnikat více cest za potravou, čím déle jim to trvalo, tím byla predace pravděpodobnější (Smith et al. 2012).

Jak už bylo zmíněno, samice zahřívá vejce lépe, protože má nažinku (Deeming 2008). Ve studii Bartlett et al. (2005) bylo naměřeno, že samec vrabce domácího (*Passer domesticus*) má během oproti samici chladnější a méně stabilní teplotu, což snižuje účinnost inkubace. Samec tedy udržuje vejce v nepatrně nižších teplotách než samice (Bartlett et al. 2005, Reid et al. 2002). Proto je tedy v podstatě, že samice tráví na vejcích o polovinu více času než samec, což má pozitivní vliv na líhnoucí úspěch. Ale i tak je samice i přídí výhodou pro samici, protože se napáší a získá energii, kterou následně ihned neztratí v těle spotřebou a znovu zahřeje ochlazených vajec (Reid et al. 2002). Avšak opačného výsledku bylo dosaženo i v studii druhu pivoňnice proužkohrdlé (*Parisoma subcaeruleum*) (Auer et al. 2007). Samec, i když mu chybí nažina, dokázal vejce zahřát a udržet ve vyšších teplotách než samice. Tento druh je sice monomorfní, ale kvůli narušení pohlaví nemohlo pohlaví dojít, protože samice byla určena podle přítomnosti nažinky a samec podle zperu. Jestliže je pohlaví tepla přes nažinku účinnější, pak samci museli vynaložit více úsilí k udržení stejné i vyšší teploty vajec než samice v chladnějších okolních podmínkách (Auer et al. 2007). Samec také dokáže opatrně zahřát vejce na požadovanou teplotu rychleji (Auer et al. 2007, Reid et al. 2002). Z toho vyplývá, že schopnost zahřívání vajec je dána každému druhu jinak a už je jen na jedincích, jak toho dokáží využít.

Teplota vajec je dána rodičovským chováním a je chladnější u tropických druhů (oproti subtropickým a mírným severním) z důvodu nižší intenzity inkubace (Martin 2008). Čas strávený na hnízde tedy silně souvisí s teplotou vajec. Vejce je na nižší teplotu přizpůsobeno vyšší hmotností. Vlivem chladnější teploty je prodlouženo embryonální období (Martin 2008).

Vyšší teplota vajec způsobuje menší potřebu inkubovat a v závislosti na tom může konat jedinec více výletů z hnízda (Londono et al. 2008). Vlivem umělého vyhřívání hnízda došlo ke zvýšení teploty v hnízde o 3-7°C než byla okolní teplota a důsledkem toho samice trávily více času mimo hnízdo (Londono et al. 2008). Vyhřívání hnízda přes noc způsobilo menší energetické náklady samice (Bryan et Bryan 1999). Při níže teplotě byla zvýšena o 3,4 °C během 11h nepřetržitě noční inkubace ve vyhříváném boxu. Samice si zachovala více energie, což započínalo více času na hnízde přes den. Při nedostatečném vyhřívání docházelo k nižší hmotnosti embryí a nesprávnému vývinu (Bryan et Bryan 1999).

2.4. Predace

Predace hraje důležitou roli v evoluci reprodukčních strategií. Obrana teritoria náleží zejména samci (Londono et al. 2008). Jejich ochrana je však ovlivněna inkubací, tedy pobytem na hnízdě (Chiver et al. 2006). Dostat se na místo, kde se nachází potenciální nepřítel, je téměř okamžité, pokud samec nesedí na hnízdě. Ovšem pokud zrovna inkubuje, doba pletu k většince je podstatně delší a odvíjí se od návratu samice k hnízdě (Chiver et al. 2006). Pro partnery je důležitější ochránit snůšku než teritorium.

Jakýkoliv pohyb na hnízdě může vzbudit pozornost predátora. Mezi přirozenými predátory patří nejčastěji plazi (např. užovka bílá (*Pituophis melanoleucus*), chřestýš zelený (*Crotalus viridis*), užovka obojková (*Natrix natrix*)), dále savci, zejména pak hlodavci (např. ikarík červený (*Tamiasciurus hudsonicus*), pípmank šedokrký (*Tamias cinereicollis*), křeček dlouhoocasý (*Peromyscus maniculatus*), křeček bílonohý (*Peromyscus leucopus*), pípmank malý (*Tamias minimus*), křeček (*Peromyscus spp.*), hranostaj (*Mustela erminea*), liška polární (*Alopex lagopus*) a dokonce i ptáci (např. sojka Stellerova (*Cyanocitta Stelleri*), uhýk americký (*Lanius ludovicianus*), krahujec americký (*Accipiter striatus*), sojka chocholatá (*Cyanocorax chrysops*), snovatec seychelský (*Foudia sechellarum*), strnavec zimní (*Junco hyemalis*), chřástal vodní (*Rallus aquaticus*), moták pochop (*Circus aeruginosus*), krkavec velký (*Corvus corax*), chaluha příživná (*Stercorarius parasiticus*), chaluha malá (*Stercorarius longicaudus*), chaluha pomorská (*Stercorarius pomarinus*)) (viz Fontaine et Martin 2006, Ghalambor et Martin 2001, Ghalambor et Martin 2002, Chalfoun et Martin 2010, Kleindorfer et Hoi 1997, Komdeur et Kats 1999, Smith et al. 2012). Predátoři ohrožují nejen bezbrannou snůšku vajec (Chalfoun et Martin 2010, Smith et al. 2012, Komdeur et Kats 1999 a další), ale jejich cílem mohou být i rodiče samotní (Ghalambor et Martin 2001). Predace je faktor, který silně ovlivňuje inkubační chování. Vlivem predace mají rodiče méně času na vlastní obživu, musejí být více obezpečené a inkubace častěji postrádá samičí péči, protože se samec musí v novat ochraně (Sockmann 1998).

Častější opuštění příchodu do hnízda má za následek delší inkubační dobu a tím pádem v těsné blízkosti pravděpodobnost predace (Smith et al. 2012). Více nápadného chování kolem hnízda způsobuje jeho zničení, v rámci studie (Smith et al. 2012) bylo zničeno 61% hnízd (z 852 druhů). Nalezení hnízda však může mít dvě možnosti. Buď predátor nalezne místo náhodně nebo si vyhlídne jedince a sleduje ho při cestě do hnízda, které bývají velmi často dříve maskované. Samotné vejce mají kropenatý vzhled, tedy nevzbuzují pozornost, jsou maskované, což je další příznak sobě ochrany se predací – menší nápadnost (Smith et al. 2012). Otevřeně pozemní

hnízda elí pravd podobn jší predaci než hnízda uzav ená, schovaná v dutinách (Bosque et Bosque 1995, Hipfner et al. 2010). Pokud mají rodi e otev ené hnízdo, pak musí vždy jeden z partner z stat na hnízd , aby jej chránil (Hipfner et al. 2010).

Um le vytvo ené bezpe né podmínky pro odchov potomk , které byly vytvo eny pomocí odchyty a p evezení potencionálních predátor dostate n daleko mimo areál, rodi e rychle vycítili a vložili investice do zvýšení vaje né hmotnosti a kvality sn šky (Fontaine et Martin 2006). Avšak pokud již predace v hnízd jednou prob hla, pak rodi e jsou více obez etní a mají menší velikost sn šky (Chalfoun et Martin 2010). S vlivem špatné zkušenosti necht jí op t riskovat vyšší ztráty energie a investic do v tší sn šky, která je nákladn jší.

Up ednostnit vlastní p ežití i p ežití potomstva? Další z d ležitých otázek v chování jedinc b hem inkubace. V místech, kde predáto i up ednost ují dosp lce p ed vejci i malými ptá aty, by m li rodi e v novat více obez etnosti na své bezpe í než bezpe í sn šky (Ghalambor et Martin 2001). Však pokud by byli predátorem uloveni rodi e, pak by to nep ežila ani sn ška. V opa ném p ípad , když by sn ška z dvodu záchrany dosp lc nep ežila, mají partne i další p íležitost založit novou (Ghalambor et Martin 2001).

Jestliže se predátor na ur ítém území nevyskytuje, pak nedochází ke ztrát vajec. To pro rodi e znamená ztrátu povinnosti hlídat hnízdo, mají dostatek asu na shán ní potravy a vlivem toho mají lepší t lesnou kondici (Komdeur et Kats 1999). Tento netypický jev se vyskytuje nap íklad na ostrov Aride pro druh rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*). P í emž na ostrov Cousin, který se nachází na stejném souostroví, se p írozený nep ítel tohoto druhu vyskytuje a dochází až k 73% ztrát sn šek, kdy hnízda byla prázdná, tedy došlo k pochybení samce, nevnova se svým povinnostem chránit hnízdo (Komdeur et Kats 1999).

2.4.1. Antipreda ní chování

Jako jedno z prvních antipreda ních chování by m lo být omezení nápadného chování na hnízd , jako je údržba hnízda, íšt ní pe í i p evracení vajec (Smith et al. 2012). Dále omezení odlet a p ílet z a do hnízda, ímž tímto astým a okatým jednáním tak ka vybízí predátora na návšt vu (Smith et al. 2012, Martin et al. 2000). Rodi ovské chování je pro sn šku životn d ležité, ale ím budou více opoušt t hnízdo, tím si jich predátor všimne a zaúto í. Snížení aktivity kolem hnízda snízí pravd podobnost jeho nalezení predátorem. Pokud již tedy bylo hnízdo jedenkrát zní eno, rodi e se z toho pou í a tato nemilá zkušenost se stane základem pro budoucí chování (Chalfoun et Martin 2010). Nejen že zmenší po et p ílet a odlet

z hnízda, ale pobyt na a z hnízda bude delší. A nejenom to, pro větší bezpečnost by mohli partneri změnit i místo hnízda. Opakované hnízdní na stejném místě zvyšuje pravděpodobnost predace (Martin et al. 2000).

Zvýšení rizika predace má vliv na chování samce (Ghalambor et Martin 2002, Matysioková et al. 2011). Samec snížil počet letů na hnízdo, které konal z důvodu výpomoci krmení samice, aby snížil aktivitu kolem hnízda a predátoři nemohli vyzorovat umístění hnízda. Při simulacích výskytu predátora oba jedinci, samec i samice, snížili návštěvnost hnízda, čímž snížili možnou hrozbu predátora jak pro sebe, tak pro potomky (Ghalambor et Martin 2001). Čím méně času stráví na hnízdě, tím zvyšují své vlastní přežití (Tielman et al. 2004), neupozoruje tak na sebe, avšak tím snižuje i přežití snůšky a prodlužuje délku inkubace (Martin 2002). Delší inkubace zajišťuje přežití rodičů. Úmrtnost dospělých se zmenšila, pokud inkubační doba byla delší a snůška menší (Martin 2002).

Další adaptivní chování proti predaci během inkubační doby je pozorování hnízda z povzdálí (Komdeur et Kats 1999, Yasue et Dearden 2008). Samec se na inkubaci nepodílí přímo, takže pokud se samice letí napášt, samec neletí na hnízdo a nezvyšuje tak jeho nápadnost. A další výhodou této nepřímé inkubační péče je možnost okamžitého zásahu při výskytu predátora. Ztráta vejce tedy nezávisí na samici, ale hlavně na samci. Snovatec seychelský (*Foudia sechellarum*), který je predátorem na ostrovech Cousin a Cousine, po přeletu na hnízdo během několika sekund vyhodí vejce z hnízda na zem a jeho obsah sní na zemi. K predaci nejčastěji dochází selháním samce, když je hnízdo prázdné a nikdo jej nehlídá (Komdeur et Kats 1999). Ochrana z úkrytu mimo hnízdo umožňuje varování samice na blížící se nebezpečí s předstihem. Samice má tedy dostatek času zareagovat (Yasue et Dearden 2008). Což je velice důmyslné antipredační chování.

V neposlední řadě, samčí antipredační chování může vypadat i tak, že dává samici tzv. garde. Samice si na tuto nepřímou rodičovskou péči tak zvykly, že pokud došlo k umlácení odstranění samce (odchytu), pak byly více obezpečené při lovu a prodloužily tím pobyt mimo hnízdo. Dále snížily i počet cest za krmením, což je pozitivní oproti predaci, tolik na sebe neupozorovaly, avšak tímto chováním nemusí mít v zásobě dostatek energie pro inkubační jednání. Během inkubace se samec zdržuje poblíž hnízda a zároveň hlídá samici i mimo inkubační periodu, čímž si získává jistotu otcovství. (Fedy et Martin 2009)

2.4.2. Reakce na přítomnost predátora

Reakce na predátora jsou u každého jedince jiná. Při sebezáchovy je u každého nastaven na jiné úrovni. Některé budou ochraňovat své území a snášku do skonání, jiní během chvíle odletí. Samozřejmě závisí i na jedinci, který se stává predátorem. Pokud je predátorem v tšší zvíře jak jedinec samotný, může zkusit maximálně poplašný křik, ale víc nezmůže. Pokud je to ovšem pták i jakékoli menší zvíře jak jedinec, má možnost zaútočit a souboj vyhrát. U většiny druhů chrání území samec, až ve velice krajních případech se zapojuje samice. Uveďme si pár konkrétních případů reakcí na přítomnost predátora v územním teritoriu jedince.

Rákosník tamaryškový (*Acrocephalus melanopogon*) reagoval na pirozené predátory různými způsoby, jeho projev byl pozorován při přiblížení predátora na min 15m. Na predátory jako jsou užovka obojková (*Natrix natrix*) a chřástala vodního (*Rallus aquaticus*) reagoval hlasitým zpěvem (křikem) a při přiblížení na 2m zaútočil. Na vzdušné vetelce jako je například moták pochop (*Circus aeruginosus*) reagoval píkřením na hnízdě a následným úletem. Zde je tedy vidět, že v závislosti na různé predátory samec zaujímá jiný postoj a reakci. (Kleindorfer et Hoi 1997)

Rákosník seychelský (*Acrocephalus sechellensis*) reagoval na predátory v blízkosti 2,5 m od hnízda. Samec po zhlédnutí začal narušitele honit. U tohoto druhu se samice, až pokud je to nevyhnutelné, zapojuje také do ochrany. (Komdeur et Kats 1999)

Šoupálek americký (*Certhia americana*) je opřít druh, kde teritorium brání samec. Během experimentu s modely predátorů, samci snížili počet přiletů na hnízdo kvůli krmení samice a reakce samice se projevila v tšším pobytém na hnízdě. Její reakce mimo hnízdo byla nulová. (Ghalambour et Martin 2002)

Zelená šek brýlatý (*Vireo solitarius*) reagoval na predátora rozdílně v závislosti na místě, kde se nacházel, tedy pokud samec seděl na hnízdě nebo ne. Pokud byla spuštěna nahrávka hlasu predátora a samec inkuboval, pak se jeho reakce neboli možnost vydat se vstíc nepřiteli zpomalila v průměru o 18min. Samci čekali na návrat samice před opuštěním hnízda, což znamená, že ochrana snášky je dležitější než obrana teritoria. Samice se vlivem nahrávky vracely dříve, avšak to může být ovlivněno místem, kde se samice v době puštění nahrávky nacházely. Ale i tak to je od samice přispěvek k ochraně území, i když nepřímý. Pokud ovšem neseděl na vejcích, jeho odpověď byla kratší jak dvě minuty. Méně než polovina pozorovaných jedinců (44%) zpívalo na hnízdě při obraně, ovšem všichni pokud byli mimo něj. (Chiver et al. 2006)

2.5. Po et partner

U n kterých druh ů není p esn ůr ena forma partnerství – monogamie i polygamie. Špa ek obecný (*Sturnus vulgaris*) je monogamní, pokud jeho sn ůška obsahuje více vajec (Komdeur et al. 2002). ěm v tší sn ůška, tím je pot eba více pomoci samici s inkubací a samec má mén ěasu na zpívání a lákání jiných samic do druhé hnízda i jeho p ípravu. Velikost sn ůšky tedy rozhoduje o tom, zda bude samec monogamní i polygamní. Pokud sn ůšky primárních samic byly menší (experimentáln ě redukovány), pak se samec stává polygamní, protože pé e o menší sn ůšku není tak náro ná jako pé e o velkou. Polygamní samci si lákali další samice do t sného susedství svých primárních partnerek. Což tedy znamená, že as závislý na inkubaci je nep ímo ůrný pro namlouvání nové samice, tedy možností stát se polygamní (Komdeur et al. 2002). Jiná studie (Reid et al. 2002), která se zabývala taky špa kem, dokazuje, že samec je monogamní, pokud vypomáhá a inkubuje stejn ě jako samice. Avšak pokud je polygamní, pak nevypomáhá ani jedné ze svých samic (Reid et al. 2002).

Vlaštovka australská (*Hirudo ariel*) je druh sociáln ě monogamní, avšak kopulaci s jinými samicemi se nebrání. Sam í pé e b hem inkubace je ovlivn ěna p íležitostmi k další kopulaci i menší sn ůškou (Magrath et Elgar 1997). Pokud je k dispozici dostatek plodných samic, pak samec snižuje sv ůj p ísp ěvek na inkubaci a kopuluje s nimi. Záleží tedy na množství samic, aby sam í snaha byla ůsp ůšná. Jde o reproduk ní strategii, kdy samec sníží svou inkuba ní pé i ve prosp ěch p edání svých gen ů další generaci (Magrath et Elgar 1997). A pro samec hledá další partnerku až b hem inkubace a ne d íve? B hem hnízdn í má totiž p íliš práce s uhlídáním partnerky, aby byla v rná. Až po položení vajec, kdy otcovství už nezmn í, si m že odpo inout od hlídání (Magrath et Elgar 1997). Hlavní pé e o potomstvo je ponechávána na samici (Smith et Montgomerie 1992). Samec by m ěl pomoci v p ípad ě pot eby, avšak rad ě ji si hledají další partnerky pro další p edání své genetické v ýbavy.

U n kterých druh ů polygamních pták ů dochází k p ísp ění pé e b hem inkubace od samce pouze u prvního hnízda, u jiných druh ů se samec nestará nikde (Cockburn 2006). Zajistí si pouze kopulaci a p edání gen ů další generaci, ale osud sn ůšky jej nezajímá.

Nejen u samc ů m že existovat více partner ů. Samice mnohdy kopulují s více samci. Na genetické pravd ě podobnosti otcovství závisí sam í p ístup k inkubaci u sociáln ě monogamních druh ů (Matysioková et Remeš 2013). Pé e o potomstvo je pro jedince velmi nákladné s d ěrazem na metabolické náklady a ůbytku t ělesné hmotnosti. Dále tato pé e omezuje samce v ase pro shán ění potravy, zp ůvu, vlastní pé e a ochran ě území. Proto samec vynakládá takové

úsilí, jaká je jeho pravd podobnost otcovství (Matysioková et Remeš 2013). Genetická polyandrie má tedy vliv na vývoj sam í pé e p i inkubaci.

2.6. Geografické území

as strávený na hnízd je nesmírn variabilní v rámci druh a geografických regionech. R zné druhy fylogeneticky p íbuzné se liší v inkuba ní pé í na r zných zem pisných ší kách i kontinentech. as strávený na hnízd je v tropických oblastech a jižní polokouli nižší než v oblastech severního mírného pásu (Chalfoun et Martin 2007). Rodi e vykazují menší pobyt na hnízd a tím mají i delší inkuba ní dobu. Pomocí experimentu s p enášením vajec mezi druhy s teplejší a chladn ější inkuba ní teplotou a celkovou délkou dokázali, že mezidruhov é rozdíly v inkuba ní dob z stávají stejné (Martin et al. 2007) – tedy vejce od jedince se delší inkuba ní dobou, které bylo dáno do hnízda s jedince s kratší inkuba ní dobou si zanechalo svou delší inkuba ní dobu. P i um lém poskytnutí potravy do hnízda se as strávený na hnízd taky lišil (Chalfoun et Martin 2007). V jižní a tropické ásti sv ta strávily samice p i dodání potravy více asu na hnízd než v severní mírné oblasti (Chalfoun et Martin 2007).

Na jižní polokouli p ežívá více dosp lých jedinc než potomk a mají i menší sn šky než na severní u blízce p íbuzných druh (Ghalambour et Martin 2001). Rodi e na jižní polokouli chrání více sebe p i predaci než své budoucí potomstvo, protože silný preda ní tlak jim ani jiné jednání nedovoluje. P i své záchran mají v budoucnu v tší pravd podobnost založit další rodinu a p edat geny další generaci než pokud by nep ežili ani oni a tím ani potomci. (Ghalambour et Martin 2001)

P i porovnání jižní a severní polokoule na vliv preda ního tlaku na dosp lé jedince, pak mají nemilé prvenství druhy z jižní zem pisných ší ek (Martin 2002). Na jihu je predace vyšší, rodi e se na hnízd nevyskytují tak ásto a proto vývoj embrya trvá déle. Jejich ochota ke krmení mladých není nijak vysoká, proto již p i za átku rozmnožovacího úsilí kladou mén vajec. ím déle sedí na hnízd , tím jsou pravd podobn ějším ter em predátor . Inkuba ní perioda je v závislosti na menší pozornosti rodi delší, ale jejich p ežití je vyšší. (Martin 2002)

P vci z tropické oblasti up ednost ují pomalou životní strategii (Martin 2008). Množství vaje né hmoty p i porovnání tropických, subtropických druh a druh z mírné severní oblasti je p i stejné velikosti sn šky u tropických druh nejvyšší. D vod je nasnad – vyšší energetické požadavky. Rodi e netráví tolik asu na hnízd jako v severním mírném pásu. V tší

vaje ná hmotnost p i pokládání nahrazuje rodi ovskou nep ítomnost b hem inkubace (Martin 2008).

Inkubace i celý hnízdní cyklus trvá déle u ostrovních druh než kontinentálních (Bosque et Bosque 1995). Pokud p esuneme kontinentální jedince na ostrov a ostrovní na kontinent, tak i pak se délka jejich inkubace zachová. Jejich chování je tedy geneticky zakódované (Bosque et Bosque 1995).

Rozdílnost geografického území má za následek i zm nu v chování (Chalfoun et Martin 2007). Vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) si staví své hnízda odlišn v Evrop a v Severní Americe (Smith et Montgomerie 1992). Zatímco v Evrop vlaštovka hledá úto íšt v blízkosti lidských obydlí (uvnit chlév , pod okraji st ech dom), tak v Severní Americe se lidské spole nosti straní a svá hnízda si staví na skalách i útesech. Vlivem t chto rozdíl je p ístup jedinc k inkubaci v jiné mí e. V Severní Americe vyžaduje inkubace ur ít více tepla než v Evrop . (Smith et Montgomerie 1992)

ZÁV R

Inkuba ní perioda u pták a její délka je závislá na chování rodi . Avšak toto chování není tak zcela jejich p ímým rozhodnutím a je ovlivn no faktory, na které je pot eba reagovat a upravit jej.

Doba pot ebná pro vývoj embrya nezávisí pouze na jednom faktoru, ale souboru všech faktor prost edí a schopností jedince na n reagovat. Vlivem evoluce se vytvo ily obranné mechanismy, které umož ůují vývoj embrya v co nejvyšší životaschopnosti. Zm ny v prost edí se m ní každým dnem a je t eba rychle a správn na n reagovat a p izp sobit své chování. Ur it faktor, který nejvíce i nejmén ovliv uje práv inkubaci je nesmírn složité. B hem periody se r zné faktory objevují v r zné mí e.

Rozhodn velmi d ležitými a nepopiratelnými faktory, které ovliv ují inkubaci pták a vzájemn mezi sebou souvisí, jsou teplota, predace a potrava (Yasue et Dearden 2008, Smith et al. 2012, Londono et al. 2008, Martin 2008). Shán ní potravy je pro jedince životn d ležit. Získává díky ní energii, která je d ležitá nejen pro sv j vlastní život, ale i pro schopnost inkubace a tím umož uje vznik dalšího života. Avšak jeho získání je nebezpe né jak pro n j, tak i pro nenarozené potomky. Nadm rný po et cest z a do hnízda láká predátory (Smith et al. 2012, Martin et al. 2000) a snižuje teplotu vajec (Tieleman et al. 2004). Jedinec netráví tolik asu zah íváním vajec a vejce tedy ztrácí vlivem okolního proud ní vzduchu tolik cenné a pot ebné teplo. ímž m že docházet k poruchám embryonálního vývoje a celá sn ška m že zaniknout. Tento nadm rný po et pohybu kolem hnízda m že p ilákat predátory (Smith et al. 2012), kte í mohou napadnout jak rodi e tak zároveň zni it sn šku. Menší pobyt mimo hnízdo a nižší aktivita kolem a na hnízdu zap í iní objevení sn šky predátorem a zachová více tepelných zdroj pro embrya (Londono et al. 2008, Smith et al. 2012). Proto je v zájmu rodi udržovat aktivitu kolem hnízda na co nejnižší úrovni.

as, který rodi e stráví na hnízdu, pozitivn ovliv uje inkuba ní dobu a již zmín nou teplotu vajec. Pokud se rodi v nuje více inkubaci, pak tráví více asu na hnízdu a embryo má v tší p ísun tolik pot ebného tepla, ímž se zrychlí jeho vývoj a inkuba ní perioda bude kratší (Martin et al. 2007, Tieleman et al. 2009). A koli toto jednání ovliv uje i okolní teplota. Pokud je vyšší teplota vzduchu v oblasti kolem hnízda, pak p i nep ítomnosti rodi e nedochází k tak prudkému ochlazení vajec jako p i chladném období, naopak p i stejných teplotách vzduchu jako je teplo pot ebné pro vývoj embrya dochází k udržení teploty, v ým na tepla mezi vejcem

a prostředím není tak velký a jedinec nemusí trávit tolik času na hnízdě. (Smith et Montgomerie 1992, Yasue et Dearden 2008, Wang et Weathers 2009)

Chování rodičů během inkubace se může měnit. V různých fázích inkubační periody je potřeba udržet vejce v optimálních teplotách pro správný vývoj. Při konstantním předávání tepla rodiči na hnízdě se zjistilo, že kvalita potomstva stoupá (Martin 2008). S tím souvisí i relativní velikost i hmotnost vajec. Tím se dostáváme k dalšímu faktoru, kterým je obývané území. Rodiče vkládají více energie do snůšky, kde jsou teploty prostředí chladnější a zároveň samotný počet vajec je zde vyšší (Marin 2008, Martin 2002, Hipfner et al. 2010). Tedy v severních oblastech je velikost snůšky větší než v jižních, je zde vyšší aktivita kolem hnízda a zkracuje se embryonální období. Délka inkubace je na jihu delší vlivem větší předace a dálejšímu zanechání hnízda bez dohledu než na severu (Martin 2002). Velikost snůšky tedy hraje důležitou roli při embryonálním vývoji (Hipfner et al. 2010).

Rozdíly v životní strategii jsou nejen v rozdílnosti zeměpisných šířek, ale i mezi druhy navzájem v každém regionu. Bylo prokázáno, že pokud byla inkubační doba delší, pak byla větší hmotnost potomků menší, ale zároveň se snížila úmrtnost rodičů, protože netrávili tolik času na hnízdě. (Martin 2002)

Jak již bylo zmíněno, embryo se nejrychleji a nejlépe vyvíjí, pokud je neustále udržováno v optimálních teplotách pro růst. Pokud je na sezení na vejcích pouze jeden jedinec, kterým je nejčastěji samice, pak se nevyhne ochlazení vajec při odletu a při přeletu musí vynaložit více energie pro znovu zahřátí vajec (Conway et Martin 2000). Aby se zabránilo ochlazení vajec, byla u některých druhů vyvinuta taková rodičovská péče, že pohlávek samce i samice na inkubaci je během dne stejný (Auer et al. 2007, Chiver et al. 2006, Kleindorfer et al. 1995). Což umožňuje oběma pohlavím dostatek času na své vlastní potřeby a doplnění energie a zároveň je snůška udržována v přibližně stejné teplotě. Pohlávek samce však nemusí být rovnocenný jak sami. Sezení na vejcích samcem může záviset od denní doby (Smith et Montgomerie 1992) nebo od doby inkubační periody (Sockman 1998, Yasue et Dearden 2008).

V různých případech samec neinkubuje včel, ale i tak samici vypomáhá během inkubační doby. Jeho pomoc může mít různou formu. Může se vyskytovat poblíž a střežit hnízdě i partneru před predátory (Komdeur et Kats 1999, Yasue et Dearden 2008) nebo krmí samici a tím zvyšuje její pobyt na hnízdě (Conway et Martin 2000, Ghalambor et Martin 2002, Haftorn et Reinertsen 1985, Matysioková et al. 2011). Vlivem samičí ochoty přispívat

jakoukoliv péčí během inkubace a tak pomoci samici v této obtížné a náročné době dochází ke zkrácení inkubační periody (Reid et al. 2002). A nejen to, pravděpodobnost vylíhnutí je vyšší a kondice samice takéž.

Podle všech zde dosažených výsledků lze usoudit, že inkubace je nesmírně nákladná a chování rodičů je během ní ovlivněno mnoha faktory, které jsou vzájemně propleteny. Pro bližší porozumění souvislostí by bylo potřeba dalšího zkoumání vzájemných vztahů mezi druhy a jedinci navzájem. V nejlepší případě by bylo potřeba nejprve zkoumat chování samotných rodičů samičky a dále je zapojit do vztahů v rámci druhu i celé populace na určitém území se všemi abiotickými faktory. Tato práce měla podat teoretický pohled na inkubaci, avšak neobsáhla určit všechny možné aspekty, které ovlivňují inkubační chování a její délku. Umožňuje pouze zkrácený a obecný náhled do problémů týkajících se inkubace s obecným příkladem chování jednotlivých druhů.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

1. AUER, Sonya K., R. D. BASSAR a T. E. MARTIN. Biparental incubation in the chestnut-vented tit-babbler *Parisoma subcaeruleum*: mates devote equal time, but males keep eggs warmer. *Journal of Avian Biology* [online]. 2007, vol. 38, issue 3, s. 278-283 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1111/j.2007.0908-8857.04092.x.
2. BARTLETT, T. L., D. W. MOCK a P. L. SCHWAGMEYER. Division of labor: Incubation and biparental care in house sparrow (*Passer domesticus*). *The Auk* [online]. 2005, vol. 122, issue 3 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1642/0004-8038(2005)122[0835:doliab]2.0.co;2.
3. BOSQUE, C., M. T. BOSQUE. Nest predation as a selective factor in the evolution of developmental rates in altricial birds. *The American Naturalist* [online]. 1995, vol. 145, issue 2 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1086/285738.
4. BRYAN, S. M. a D. M. BRYANT. Heating nest-boxes reveals an energetic constraint on incubation behaviour in great tits, *Parus major*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*[online]. 1999, vol. 266, issue 1415, s. 157-162 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1098/rspb.1999.0616.
5. COCKBURN, A. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2006, vol. 273, issue 1592, s. 1375-1383 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1098/rspb.2005.3458.
6. CONWAY, C. J. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology* [online]. 2000, vol. 11, issue 2, s. 178-188 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1093/beheco/11.2.178.
7. DEEMING, D.C. Avian brood patch temperature: Relationships with female body mass, incubation period, developmental maturity and phylogeny. *Journal of Thermal Biology* [online]. 2008, vol. 33, issue 6, s. 345-354 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2008.05.002.
8. FEDY, B. C. a T. E. MARTIN. Male songbirds provide indirect parental care by guarding females during incubation. *Behavioral Ecology*[online]. 2009, vol. 20, issue 5, s. 1034-1038 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1093/beheco/arp094.
9. FONTAINE, J. J. a T. E. MARTIN. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* [online]. 2006, vol. 9, issue 4, s. 428-434 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x.

10. FRANCK, Dierk. Etologie. 2. p eprac. a rozš. vyd. Praha: Karolinum, 1996, 323 s. ISBN 80-706-6878-4.
11. GAISLER, Ji í a Jan ZIMA. Zoologie obratlovc . Vyd. 2., p eprac. Praha: Academia, 2007, 692 s. ISBN 978-80-200-1484-9.
12. GHALAMBOR, C. K. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology* [online]. 2002, vol. 13, issue 1, s. 101-108 [cit. 2015-04-06]. DOI: 10.1093/beheco/13.1.101.
13. GHALAMBOR, C. K. a T. E.MARTIN. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* [online]. 2001, vol. 292, issue 5516, s. 494-497 [cit. 2015-04-06]. DOI: 10.1126/science.1059379.
14. HAFTORN, S. a R. E. REINERTSEN. The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*). *The Auk*. 1985, vol. 102, issue 3, s. 470-478 [cit. 2015-04-05].
15. HIPFNER, J .M, K. B. GORMAN, R. A. VOS a J. B. JOY. Evolution of embryonic developmental period in the marine bird families Alcidae and Spheniscidae: roles for nutrition and predation?.*BMC Evolutionary Biology* [online]. 2010, vol. 10, issue 1 [cit. 2015-04-06]. DOI: 10.1186/1471-2148-10-179.
16. CHALFOUN, A. D. a T. E. MARTIN. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour* [online]. 2007, vol. 73, issue 4, s. 579-585 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2006.09.010.
17. CHALFOUN, A. D. a T. E. MARTIN. Parental investment decisions in response to ambient nest-predation risk versus actual predation on the prior nest. *The Condor* [online]. 2010, vol. 112, issue 4, s. 701-710 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1525/cond.2010.090242.
18. CHIVER, I., E. MORTON a B. STUTCHBURY. Incubation delays territory defence by male blue-headed vireos, *Vireo solitarius*. *Animal Behaviour* [online]. 2007, vol. 73, issue 1, s. 143-148 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2006.06.001.
19. KLEINDORFER, S., B. FESSL a H. HOI. More is not always better: Male incubation in two *Acrocephalus* warblers. *Behaviour*[online]. 1995, vol. 132, issue 7, s. 607-625 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1163/156853995x00234.
20. KLEINDORFER, S. a H. HOI. Nest predation avoidance: An alternative explanation for male incubation in *Acrocephalus melanopogon*. *Ethology* [online]. 1997, vol. 103, issue 8, s. 619-631 [cit. 2015-03-11]. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1997.tb00173.x.

21. KOMDEUR, J. Predation risk affects trade-off between nest guarding and foraging in Seychelles warblers. *Behavioral Ecology* [online]. 1999, vol. 10, issue 6, s. 648-658 [cit. 2015-04-06]. DOI: 10.1093/beheco/10.6.648.
22. KOMDEUR, J., P. WIERSMA a M. MAGRATH. Paternal care and male mate-attraction effort in the European starling is adjusted to clutch size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2002, vol. 269, issue 1497, s. 1253-1261 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1098/rspb.2002.1987.
23. LONDOÑO, G. A., D. J. LEVEY a S. K. ROBINSON. Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Animal Behaviour* [online]. 2008, vol. 76, issue 3, s. 669-677 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2008.05.002.
24. MAGRATH, M. J. L. a M. A. ELGAR. Paternal care declines with increased opportunity for extra-pair matings in fairy martins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 1997, vol. 264, issue 1389, s. 1731-1736 [cit. 2015-04-06]. DOI: 10.1098/rspb.1997.0240.
25. MARTIN, T. E. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2002, vol. 269, issue 1488, s. 309-316 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1098/rspb.2001.1879.
26. MARTIN, T. E. Egg size variation among tropical and temperate songbirds: An embryonic temperature hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2008, vol. 105, issue 27, s. 9268-9271 [cit. 2015-04-06]. DOI: 10.1073/pnas.0709366105.
27. MARTIN, T. E., S. K. AUER, R. D. BASSAR, A. M. NIKLISON a P. LLOYD. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* [online]. 2007, vol. 61, issue 11, s. 2558-2569 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2007.00204.x.
28. MARTIN, T. E., J. SCOTT a C. MENGE. Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2000, vol. 267, issue 1459, s. 2287-2293 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1098/rspb.2000.1281.
29. MATYSIOKOVÁ, B., A. COCKBURN a V. REMEŠ. Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. *Animal Behaviour* [online]. 2011, vol. 82, issue 6, s. 1347-1356 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2011.09.018.

30. MATYSIOKOVÁ, B. a V. REMEŠ. 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* [online]. 2012, vol. 26, issue 1, s. 155-162 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1111/jeb.12039.
31. PRICE, J. J. Patterns of song evolution and sexual selection in the oropendolas and caciques. *Behavioral Ecology* [online]. 2004, vol. 15, issue 3, s. 485-497 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1093/beheco/arh040.
32. REID, J., P. MONAGHAN a G. RUXTON. Males matter: the occurrence and consequences of male incubation in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* [online]. 2002, vol. 51, issue 3, s. 255-261 [cit. 2015-03-17]. DOI: 10.1007/s00265-001-0435-1.
33. SMITH, H. G. a R. MONTGOMERIE. Male incubation in Barn Swallows: The influence of nest temperature and sexual selection. *The Condor* [online]. 1992, vol. 94, issue 3, s. 750-759 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.2307/1369260.
34. SMITH, P. A., I. TULP, H. SCHEKKERMAN, H. G. GILCHRIST a M. R. FORBES. Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour* [online]. 2012, vol. 84, issue 4, s. 835-842 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1016/j.anbehav.2012.07.004.
35. SOCKMAN, K. W. Nest attendance by male California Gnatcatchers. *Journal of field ornithology*. Ipswich, NH: Northeastern Bird-Banding Association, 1998, Vol. 69, No. 1, s. 95-102. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/4514292>
36. TIELEMAN, B. I., J. B. WILLIAMS a R. E. RICKLEFS. Nest attentiveness and egg temperature do not explain the variation in incubation periods in tropical birds. *Functional Ecology* [online]. 2004, vol. 18, issue 4, s. 571-577 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1111/j.0269-8463.2004.00882.x.
37. UY, J. A. C. a G. BORGIA. Sexual selection drives rapid divergence in Bowerbird display traits. *Evolution* [online]. 2000, vol. 54, issue 1, s. 273-278 [cit. 2015-03-22]. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00027.x.
38. VESELOVSKÝ, Zden k. *Obecná ornitologie*. Vyd. 1. Ilustrace Jan Dungel. Praha: Academia, 2001, 357 s., [32] s. barev. obr. p íl. ISBN 80-200-0857-8.
39. WANG, J. M. a W. W. WEATHERS. Egg laying, egg temperature, attentiveness, and incubation in the Western Bluebird. *The Wilson Journal of Ornithology* [online]. 2009, vol. 121, issue 3, s. 512-520 [cit. 2015-04-06]. DOI: 10.1676/08-116.1.

40. YASUÉ, M. a P. DEARDEN. Parental sex roles of Malaysian plovers during territory acquisition, incubation and chick-rearing. *Journal of Ethology* [online]. 2007, vol. 26, issue 1, s. 99-112 [cit. 2015-04-05]. DOI: 10.1007/s10164-007-0034-3.