

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Chování vybraných druhů pěvců
na hnízdě během kladení vajec**

Diplomová práce

Bc. Marie Hánová

Zoologie

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

Olomouc 2022

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Chování na hnízdě během kladení vybraných druhů pěvců vypracovala pod vedením školitele diplomové práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury.

V Olomouci dne 2. 8. 2022

Podpis:

Ráda bych touto cestou vyjádřila poděkování školiteli Doc. Karlu Weidingerovi za jeho cenné rady, trpělivost a veškerou pomoc při vedení mé diplomové práce. Velký dík patří také mé rodině, která je mi vždy velkou oporou.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Bc. Marie Hánová

Název práce: Chování vybraných druhů pěvců na hnízdě během kladení vajec

Typ práce: diplomová práce

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

Rok obhajoby: 2022

Abstrakt:

Aktivita ptáků na hnízdě během doby snášení vajec patří do méně probádané oblasti ptačího chování i přesto, že může mít zásadní význam pro pochopení celkové hnízdní biologie druhu. V této práci jsem sledovala čas kladení, což byla doba během dne, kdy samice kladla vejce (zahájila směnu kladení), délku kladení, definovanou jako dobu nepřetržitého pobytu samice na hnízdě během kterého došlo ke snesení vejce, časový interval mezi snesením dvou po sobě následujících vajec ve snůšce a celkovou přítomnost ptáků na hnízdě během dnů kdy bylo sneseno vejce. Hodnotila jsem celkem 11 druhů otevřeně hnízdicích pěvců, z toho u šesti druhů byly k dispozici alespoň čtyři snůšky (n): drozd zpěvný (*Turdus philomelos*; 60), pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*; 59), kos černý (*Turdus merula*; 47), pěvuška modrá (*Prunella modularis*; 17), pěnkava obecná (*Fringilla coelebs*; 4) a strnad obecný (*Emberiza citrinella*; 5). Variabilita všech proměnných je podrobněji hodnocena u čtyřech nejpočetněji zastoupených druhů, celodenní přítomnost na hnízdě je hodnocena pouze u pěnice a kosa. Střední čas (medián) času kladení od východu Slunce se pohyboval od 0.40 h u pěnkavy do 4.71 h u drozda. Medián délky kladení dosahoval hodnot od 0.29 h u pěvušky po 2.15 h u drozda. Pro kosa a drozda bylo typické relativně delší a pozdější kladení s větším rozptylem během dne oproti brzkému a krátkému kladení s malým rozptylem u ostatních druhů. Průměr intervalu kladení se pohyboval v rozmezí od 23.29 do 25.60 h s nejdelším časem mezi posledními dvěma vejci ve snůšce. Přítomnost na hnízdě během dne u kosa i pěnice postupně narůstala s pořadím vejce ve snůšce, režimu inkubace po dokončení snůšky se nejvíce podobala u posledního vejce. Nocování zahájila samice kosa nejčastěji před snesením druhého vejce, u pěnice před snesením posledního vejce.

Klíčová slova: čas kladení, délka kladení, interval kladení, směna, snášení, inkubace

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Bc. Marie Hánová

Title: Behavior during egg-laying period of the open-nesting songbirds

Type of thesis: diploma thesis

Supervisor: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

The year of presentation: 2022

Abstract:

The activity of birds on the nest during the laying period is one of the less studied part of bird behavior, even though it may be important to understanding nest biology of the species. In this study, I monitored the laying time, which was the time during the day when the female laid eggs (started the laying bout), the length of laying, defined as the time of continuous bout during which the egg was laid, the time interval between laying two eggs in a row and the attentiveness of birds on the nest during the days when the eggs were laid. I studied 11 species of open-nesting songbirds. For six species there were at least four clutches (number of clutches): song thrush (*Turdus philomelos*; 60), eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*; 59), eurasian blackbird (*Turdus merula*; 47), dunnoek (*Prunella modularis*; 17), common chaffinch (*Fringilla coelebs*; 4) and yellowhammer (*Emberiza citrinella*; 5). The variability of all variables is evaluated in more detail for the four most represented species, the all-day attentiveness on the nest is evaluated only in the blackcap and the blackbird. The median laying time from sunrise ranged from 0.40 h for chaffinch to 4.71 h for song thrush. The median laying length ranged from 0.29 h for dunnoek to 2.15 h for the song thrush. Blackbird and song thrush were characterized by relatively longer and later laying with greater dispersion during the day compared to early and short laying with small dispersion in other species. The average laying interval ranged from 23.29 to 25.60 h with the longest time between the last two eggs in the clutch. The nest attentiveness during the day in both blackbird and blackcap gradually increased with the laying sequence. The attentiveness on the last egg day was similar to the incubation rhythm during the subsequent incubation period. The blackbird female started spending night on the nest most often before laying the second egg, the blackcap female before the last egg.

Keywords: laying time, laying bout, laying interval, bout, oviposition, incubation

Obsah:

1.	Úvod	7
2.	Cíle práce.....	8
3.	Metodika.....	9
4.	Výsledky.....	11
4.1.	Čas a délka kladení.....	11
4.2.	Závislost na pořadí vejce.....	20
4.3.	Pozastavená kladení	31
5.	Diskuse.....	31
5.1.	Čas a délka kladení.....	31
5.2.	Závislost na pořadí vejce.....	33
5.3.	Pozastavená kladení	39
6.	Závěr.....	39
7.	Literatura	40

1. Úvod

Aktivita ptáků na hnízdě během doby snášení vajec, která zahrnuje jak samotné chování samice při kladení vejce (směnu kladení), tak aktivitu mimo tuto směnu, nebývá často zkoumaným aspektem ptačího chování. Avšak tato část hnízdění může mít zásadní vliv na pochopení celkové hnízdní biologie druhu (McMaster et al. 2004, Wang a Beissinger 2011).

Čas kladení (laying time) představuje dobu, kdy samice klade vejce daného dne. V mnoha studiích je uváděn jen slovně a není blíže specifikován (Thompson 1960, Edgar 1966), u pěvců je často zmiňován jako „brzy ráno“ (Schifferli 1979). Až později se začali někteří autoři zabývat časem kladení blíže, zvláště u pěvců. Výzkumu značně napomohla dokonalejší monitorovací technika zahrnující např. tepelná čidla (Oppenheimer et al. 1996) či kamery (Summers 2006). Před tím bylo dění na hnízdech sledováno hlavně opakovanými kontrolami hnízda, což kvůli omezenému množství kontrol snižovalo přesnost určení času kladení a také mohlo způsobit narušení přirozeného chování ptáků na hnízdech. Komplikací dřívějších studií může být také menší velikost vzorku (Summers 2006). Čas kladení vztažený k východu Slunce umožňuje srovnávání bez vlivu různého období sezóny a redukuje zkreslení místním časovým pásmem. Zabývali se jím např. Haftorn (1996) u sýkor (*Paridae*), Peer a Sealy (1999) u vlhovce velkoocasého (*Quiscalus mexicanus*), či Sethi et al. (2010) u skalníka indického (*Saxicoloides fulicatus*). Rozsáhlejší shrnutí času kladení u severoamerických druhů pěvců zpracoval McMaster et al. (2004).

Délka kladení (laying bout) představuje čas strávený samicí na hnízdě během snášení. V mnoha pracích je udáván jako doba od začátku do konce směny kladení (Sealy et al. 1995), nezahrnuje tedy jen samotný akt snášení. Tím se zabývali např. McMaster et al. (1999). Podobně jako čas kladení se jedná o méně známý aspekt ptačího chování. Poměrně více pozornosti se dostává parazitickým druhům, kde jsou délky kladení často extrémně krátké (Sealy et al. 1995), ale u jiných druhů uniká délka kladení pozornosti. Interval kladení (laying interval) představuje čas mezi snesením dvou po sobě jdoucích vajec a úzce souvisí s časem i délkou kladení. Interval kladení je relativně často uváděným údajem, avšak většinou s malou přesností. I malá odchylka od 24 hodin může způsobit změny v čase kladení, zvláště u větších snůšek. Není zcela jasné, zda délka intervalu určuje čas kladení či naopak.

Samice a v určité míře i samec se na hnízdě během kladení zdržují také mimo samotný akt snesení vejce. Přítomnost na hnízdě (attentiveness) může souviset s inkubací, která u mnoha druhů začíná již před dokončením snůšky. Inkubace má zásadní vliv na životaschopnost vajec. Vývoj vejce je závislý na teplotních podmínkách poskytovaných inkubujícím rodičem. Inkubace může být uniparentální, kdy se na zahřívání snůšky podílí jen jedno pohlaví (většinou samice), nebo biparentální, kdy se na péči o vejce podílejí oba jedinci rodičovského páru. Biparentální inkubace je u ptáků nejčastějším typem, jedná se pravděpodobně o původnější typ inkubace (White a Kinney 1974). S přítomností na hnízdě však nemusí inkubace nutně probíhat, nebo ne vždy dosáhne fyziologické nuly, teploty od které probíhá vývoj zárodka ve vejci. (Wang a Beissinger 2011). Tato teplotní hranice bývá u ptáků okolo 25–27 °C. Poškození zárodka by mohlo nastat, pokud by se teplota kontinuální inkubace udržovala nad 40.5 °C, nebo pod 35 °C, optimum pro vývoj se nachází okolo 37–38 °C (White a Kinney 1974). Rozdíl mezi pouhou přítomností na hnízdě a inkubací lze sledovat v případě, že je měřena teplota v hnízdě či vejcích (Haftorn 1978, Zerba a Morton 1983, Wang a Beissinger 2009).

Inkubaci lze rozlišit na plnou, která začíná po dokončení snůšky a částečnou, která zahrnuje jakoukoliv přítomnost či inkubaci na hnízdě před nástupem plné inkubace a vyznačující se kratšími a méně pravidelnými směnami dospělce na hnízdě (Wang a Beissinger 2011). Plnou inkubací se u otevřeně hnízdících druhů v našich podmínkách zabývali Brázdil (2020) u pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) a Fojtlová (2020) u kosa černého (*Turdus merula*). Poznatky o částečné inkubaci shrnuje Wang (2011). Toto chování se v určité míře vyskytuje u mnoha druhů a často začíná již od prvního vejce. Může mít vliv na přežití zárodku ve vejci, úspěšnost líhnutí a přežívání mláďat. Načasování inkubace má pravděpodobně zásadní vliv na pořadí líhnutí mláďat ve snůšce. Pokud inkubace začne v průběhu kladení, ještě před dokončením snůšky, což je časté např. u pěvců, líhnutí mláďat je poté většinou asynchronní a vznikají věkové rozdíly mezi mláďaty. Jestliže inkubace probíhá až po dokončení snůšky, mláďata se líhnou všechna najednou, např. u mnoha prekociálních druhů (Clark a Wilson 1981, Flint et al. 1994).

Různé typy nástupu inkubace (*pulse*, *stedy*, a *rising*) rozlišuje Wiebe et al. (1998) u poštolky obecné (*Falco tinnunculus*). Podobně inkubaci před dokončením snůšky rozdělil Grenier a Beissinger (1999) na *slowly rising*, *rapidly rising* a *pulsed* u papoušička vrabčího (*Forpus passerinus*). Obě studie jsou založené na měření teploty v hnízdech pomocí termistoru. Podrobné rozdělení všech teoreticky možných typů nástupů inkubace předkládají Wang a Beissinger (2009), kteří toto chování studovali u pěti dutinově hnízdících druhů. Jejich rozdělení zahrnuje 11 kategorií dle rychlosti, trvání a směru růstu, z nichž 10 se reálně objevilo v jejich pozorováních.

Čím je ovlivněna, nebo co ovlivňuje inkubace před dokončením snůšky a do jaké míry je toto chování adaptivní nebo důsledkem jiných adaptací či selekčních tlaků není dosud zcela jasné. Hypotéza o redukci mláďat (*The brood reduction hypothesis*) tvrdí, že rozdíly mezi mláďaty způsobené asynchronním líhnutím v důsledku postupného nástupu inkubace jsou výhodou v období nedostatku potravy kdy je potrava investována do nejsilnějších potomků, kteří mají šanci přežít a dožít se dospělosti (Lack et al. 1947 cit. dle Arnold 2011). Nejstarší mláďata mají také větší šanci přežít při predaci, či jiné mimořádné události na hnízdě (*The nest failure hypothesis*). Proto je pro samici výhodné začít s inkubací na začátku snášení, zkrátit tím období mezi snesením prvního vejce a vyvedením prvního mláděte a tím snížit riziko zániku celé snůšky (Hussel 1972). Důvodem pro dřívější začátek inkubace a následného asynchronního líhnutí může být také zkrácení doby líhnutí (*The hurry-up hypothesis*) a efektivnější využití potravních zdrojů pro mláďata (Clark a Wilson 1981, Slagvold 1986). Arnold et al. (1987) tvrdí, že postupné líhnutí je pouze vedlejším efektem průběžné péče o snůšku v době kladení, která je nutná kvůli udržení životaschopnosti vajec (*The egg viability hypothesis*). Zároveň může dojít ke snížení životaschopnosti, pokud je vejce dlouhodobě vystaveno teplotě pod fyziologickou nulou (Wang et al. 2011).

2. Cíle práce

Mým cílem v této práci je popsat čas, délku a interval kladení s podrobnější analýzou u čtyř druhů pěvců: kos černý, drozd zpěvný (*Turdus philomelos*), pěnice černohlavá a pěvuška modrá (*Prunella modularis*). U dvou z těchto druhů, kosa a pěnice vyhodnotím také

přítomnost na hnízdě před dokončením snůšky. V diskusi zmíním možné příčiny tohoto chování.

3. Metodika

Pro zjištění událostí na hnízdě jsem sledovala celodenní videozáznamy z hnízd otevřeně hnízdících druhů pěvců. Záznamy pořídil vedoucí práce (Karel Weidinger) na lokalitách zahrnujících město Olomouc (49.5923642N, 17.2610867E), lužní les Království u Grygova (49.5122292N, 17.2962986E), smíšený podhorský les v Hostýnských vrších (49.3767542N, 17.7685606E), rozptýlenou zeleň v okolí obce Luže (49.9398117N, 15.9849131E) a horské smrkové lesy v Krkonoších (50.6929753 N, 15.6504736). Jednalo se celkem o 11 druhů zastoupených 1–60 hnízdy a 1–151 dny kladení (Tab. 1). K podrobnějším analýzám jsem vybrala čtyři druhy s dostatečným velkým vzorkem: kos černý, drozd zpěvný, pěnice černohlavá a pěvuška modrá. U většiny zmíněných druhů je znám pobyt na hnízdě spojený s kladením a inkubací pouze pro samice, přítomnost samců může souviset např. s inkubačním krmením. Jediným druhem s biparentální inkubací je pěnice černohlavá.

K prohlížení nahrávek jsem použila přehrávač VLC media player. Záznam jsem sledovala rychlostí od reálného času, po 64 násobné zrychlení podle situace na hnízdě. Noční záznamy jsem kontrolovala po cca 20 min intervalech. Mým zájmem bylo dění na hnízdě od snášení prvního vejce do dokončení snůšky. Každý den záznamu obsahoval snesení jednoho vejce, kromě výjimečných případů, kdy samice vynechala jeden či více dní kladení. Pořadí a počet vajec na záznamu hnízda záviselo na tom, v jaké fázi kladení bylo hnízdo nalezeno, proto ne vždy je zaznamenáno kladení od prvního vejce. Směnu na hnízdě jsem zaznamenala s vteřinovou přesností od zasednutí samice či samce do hnízdní kotlinky. Pokud jedinec pouze dosedl v okolí či na okraj hnízda, čas směny jsem ještě nepočítala.

U každého dne, kdy bylo sneseno vejce, jsem zaznamenala velikost snůšky a pořadí vejce. Dále začátek a konec kladení, tedy počáteční a konečný čas směny, v níž bylo sneseno vejce. Z těchto časů také vychází délka kladení. Jako čas kladení považuji začátek směny kladení. Nocování zahrnuje informaci, zda byla samice přítomna na hnízdě během předchozí noci. Začátek a konec kladení jsem převedla na relativní čas od východu Sluce. Čas východu a západu jsem převzala z webu NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) <https://gml.noaa.gov>. Časy jsem určila k souřadnicím pro každou lokalitu s přesností na minuty, jen pro lokalitu Grygov byly souřadnice stejné jako pro Olomouc, malá vzdálenost v tomto případě nehrála roli v posunu času. Dále jsem určila interval kladení, jako časové rozpětí mezi začátky kladení jednotlivých vajec. Přítomnost (attentiveness) jedince na hnízdě před dokončením snůšky, jsem zjišťovala pro samce i samici u pěnice černohlavé a kosa černého. Dále v práci tuto přítomnost uvádím jako *částečná inkubace*. Zajímalo mě celkový počet návštěv hnízda daný den a průměrná délka jedné směny, bez noční směny v daný den. Přítomnost jedinců na hnízdě daný den v této práci uvádím dvěma způsoby. Přítomnost během aktivní části dne znamená směny na hnízdě i mimo hnízdo (on-bouts a off-bouts) začínající prvním přiletem, nebo prvním odletem z hnízda, pokud byl jedinec přítomen na hnízdě přes noc. Konec přítomnosti je čas posledního odletu z hnízda nebo přiletu na noční směnu. Druhým způsobem je přítomnost během celého dne (24 h), která zahrnuje všechny směny z celého dne, včetně noční směny. Dále jsem sledovala pořadí směny, ve které bylo

sneseno vejce. U samce pěnice jsem určila podíl směn samce na celkovém počtu směn na hnízdě a podíl přítomnosti samce na hnízdě během aktivní části dne a během celého dne. Všechny časy byly pro výpočet převedeny na desetinné číslo. Výpočty sumárních statistik jsem provedla z dat pro jednotlivá vejce a dále z průměrů pro jednotlivá hnízda.

V některých případech došlo k částečné predaci a tedy změně počtu vajec. Pořadí vajec jsem však počítala stále podle celkového počtu snesených vajec, tedy ne podle aktuálního počtu vajec v hnízdě. Ne u všech hnízd bylo možné ze záznamu zjistit všechny údaje, proto se velikosti vzorku pro dílčí analýzy mohou lišit. V některých případech např. došlo k částečnému zakrytí hnízda okolní vegetací a dění na hnízdě jsem nemohla přehledně sledovat. U takových nahrávek jsem zapisovala výše uvedené údaje pouze v případech, kdy byly patrné z chování jedince, např. kladení samice podle načepýření peří a mírného předklonění z hnízda. Ostatní nejisté údaje jsem nepoužila. V některých případech bylo zakrytí úplné, proto jsem musela nahrávky vynechat. Pokud samice kladla před prvním ranním odletem z hnízda, tedy šlo zjistit jen čas konce kladení, délku kladení jsem pro tento den nepočítala. Čas středu kladení jsem v tomto případě určila jako polovinu času průměrné směny daného druhu od konce kladení, podobně také čas začátku směny jako čas průměrné délky směny od konce kladení. V jednom případě u hnízda drozda jsem čas kladení určila od počátku směny, tedy od zahájení noční směny, neboť tento jedinec v ostatních dnech vždy kladl večer. Pokud samice pozastavila kladení, tzn. vynechala jeden či více dní kladení, nezapočítala jsem intervaly mezi vejci z těchto dnů do hodnocení průměrné délky intervalů. Tyto anomálie kladení jsem ve výsledcích uvedla samostatně. Predace u dvou hnízd pěnice pravděpodobně způsobila opuštění hnízda samcem i samicí. Intervaly kladení těchto hnízd jsem nezapočítala, neboť by tato mimořádná událost zkreslila výsledky, určila jsem pouze čas a délku kladení.

Ke statistickému zhodnocení výsledků jsem použila program R (<https://r-project.org>). Vliv pořadí vejce ve snůšce na chování jsem hodnotila pomocí lineárního smíšeného modelu (LMM). Všechny modely zahrnovaly kromě pořadí vejce také efekt dne roku (spojitá kovariáta) a identitu hnízda (náhodný efekt). Kvůli omezené velikosti vzorku a různé velikosti snůšek jsem pořadí vejce považovala za kategorický prediktor s pouze dvěma hladinami: první vs. následující, poslední vs. předchozí. U pěnice jsem kvůli malému vzorku prvních vajec porovnávala vždy první dvě vejce či intervaly vůči ostatním. Významnost efektu (tedy rozdílu mezi prvním/posledním a ostatními vejci) jsem posuzovala podle toho, zda 0.95 konfidenční interval zahrnuje nulu. Pro potřeby grafického zobrazení jsem stejné modely přepočítala s kompletním pořadím vejce (kategorický prediktor s více hladinami), počítaným buď od prvního vejce dopředu nebo od posledního vejce zpětně. Predikce z těchto modelů (marginální průměry pro dané pořadí; balíček Emmeans) jsou zobrazeny v grafech. Tyto dvě varianty grafu uvádím v práci vždy ve dvojicích vedle sebe. První graf znázorňuje normálním pořadím vajec (1, 2, 3, atd.), vejce s pořadím 1 značí první vejce. V tomto případě lze odlišit první vejce všech snůšek. Naopak zde nelze odlišit poslední vejce, neboť to nabývá u různě velkých snůšek různé pořadové hodnoty. Druhý graf představuje obrácené pořadí vajec (0 = poslední, -1, -2, atd.), kdy lze odlišit poslední vejce od ostatních ze všech snůšek. Zobrazení sezónních trendů jsem provedla vynesáním hodnot pro jednotlivá vejce proti pořadovému dni roku a proložení křivky metodou LOESS, při zanedbání možného vlivu dalších proměnných. Následně jsem posoudila konzistenci tohoto trendu s odhadem lineárního efektu sezóny (efekt

dne roku) z výše uvedených modelů zohledňujících pořadí vejce a identitu snůšky. Nakonec jsem pro vybrané proměnné s významným efektem sezóny spočítala jednoduchou lineární regresi na pořadí dne v roce, omezenou pouze na poslední vejce v rámci snůšky. Tím jsem vyloučila vliv pořadí vejce a problém pseudoreplikace.

4. Výsledky

4.1. Čas a délka kladení

Získala jsem údaje o času kladení celkem 499 vajec ze 199 hnízd a délce kladení 496 vajec ze 197 hnízd od 11 druhů (Tab. 1 a 2) a délce 296 intervalů mezi kladením vajec čtyř druhů. Následující údaje platí pro šest druhů se vzorkem hnízd větší než jedna. Střední čas (medián) relativního času kladení od východu Slunce se pohyboval od 0.40 h u pěnkavy do 4.71 h u drozda. Krajní časy kladení se pohybovaly od -0.16 h před východem Slunce u pěvušky do 15.64 h po východu Slunce u drozda (Obr. 1 a 3). Medián délky kladení dosahoval hodnot od 0.29 h u pěvušky po 1.57 h u kosa. Krajní časy délky kladení byly od 0.12 h u pěvušky po 3.82 h u kosa (Obr. 2). Dále jsou hodnoceny pouze čtyři druhy s největším vzorkem dat.

Nejpozději vůči východu Slunce snášel kos a drozd. U těchto druhů byl také největší rozptyl času kladení během dne. V brzkých ranních hodinách a s menším rozptylem snášela pěvuška a pěnice (Tab. 1). U pěnice je vidět tendence k relativně pozdějšímu času kladení uprostřed sezóny, tedy v době nejdelšího dne. Data pro pěvušku nevykazují jasný trend (Obr. 3 a 4). Střední hodnota délky kladení byla nejvyšší u kosa a drozda. Kratší dobu trvalo kladení pěnice a nejkratší čas jsem zaznamenala u pěvušky (Tab. 2).

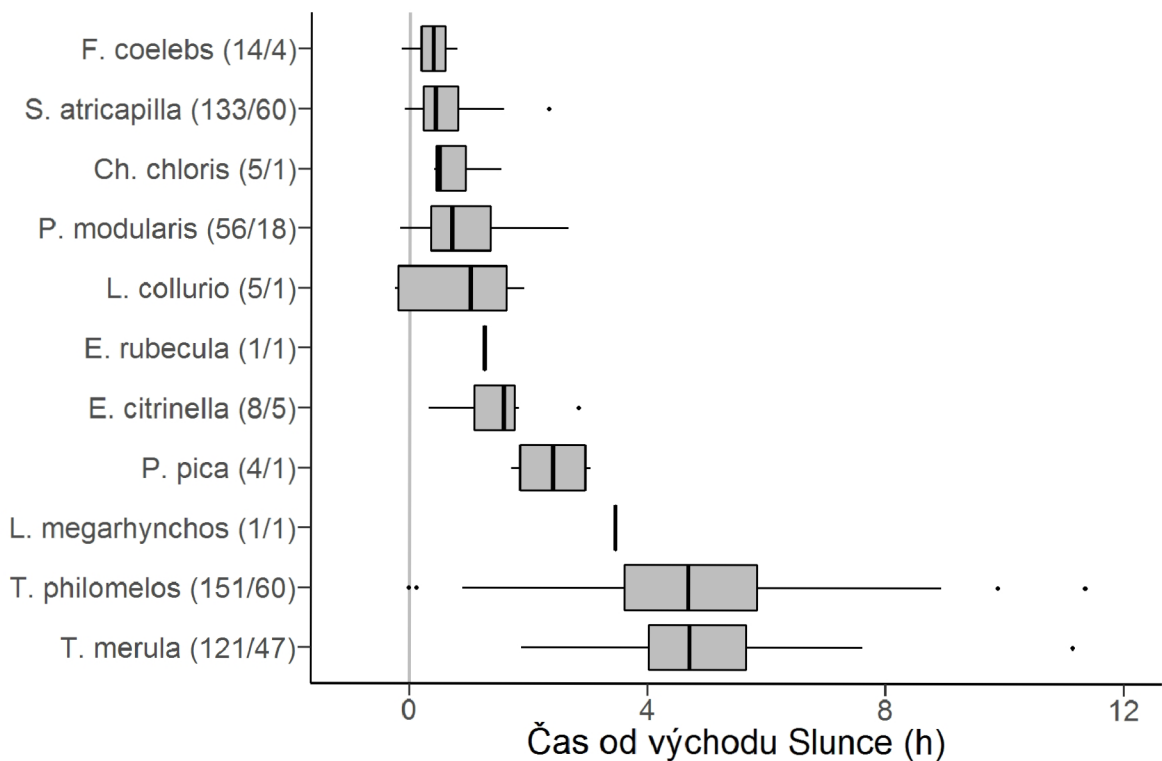
Délka kladení u všech čtyř druhů měla tendenci se během sezóny mírně prodlužovat (Obr. 3 a 5). To je potvrzeno kladným efektem dne, který je však významný jen u pěvušky (Tab. 3). Zvyšující se délka kladení u pěvušky je viditelná také na grafu lineární regrese pro poslední vejce snůšky (Obr. 6). Kladný efekt dne byl významný i pro jiné proměnné (Tab. 3) a také přetrval u většiny druhů při hodnocení pouze posledních vajec snůšky. Délka všech směn rostla u kosa (Tab. 3 a Obr. 7) a mírně rostla také u obou pohlaví pěnice (Tab. 3 a Obr. 8). Přítomnost kosa rostla během aktivní části dne (Tab. 3 a Obr. 9) i během celého dne (Tab. 3 a Obr. 10). Také u pěnice mírně narůstala přítomnost na hnízdě během celého dne (Tab. 3 a Obr. 11).

Tab. 1: Čas kladení - relativní čas začátku směny kladení od východu Slunce (h). Hodnoty statistik byly spočítány z časů pro jednotlivá vejce nebo z průměrů pro hnízda (v závorce). Druhy jsou seřazeny vzestupně podle hodnoty mediánu. Tučně jsou zvýrazněny druhy se vzorkem alespoň čtyř snůšek.

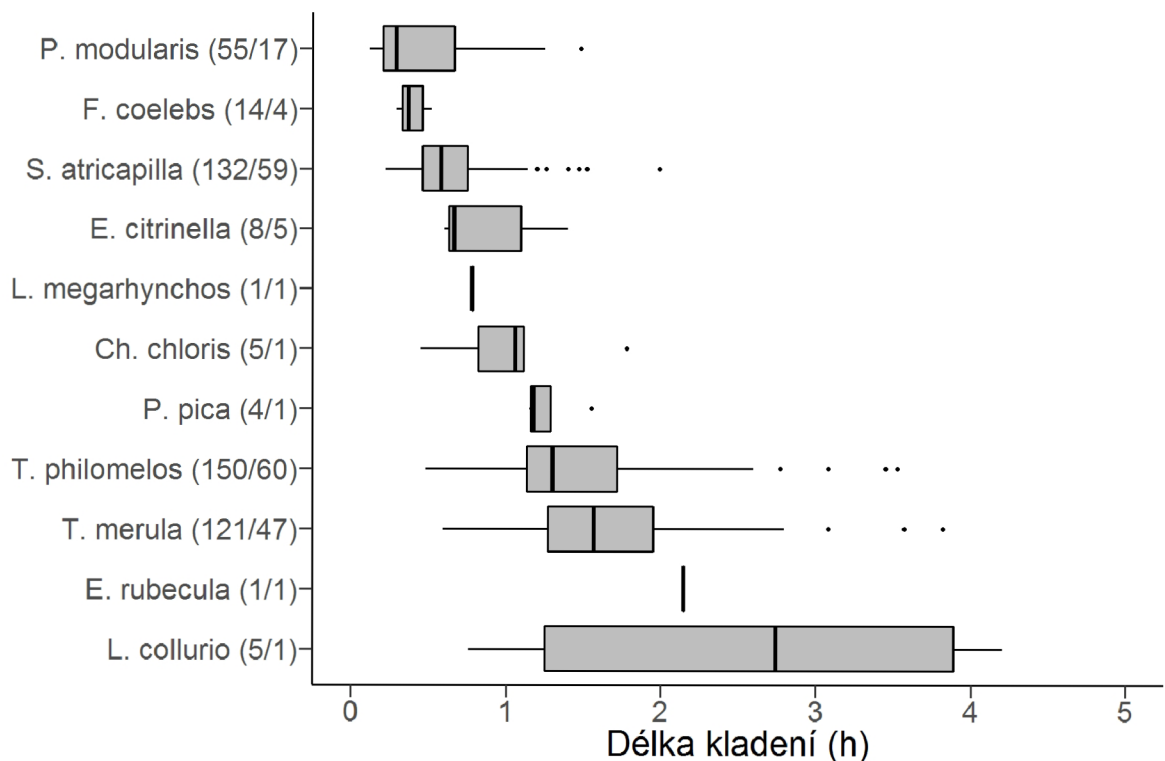
Druh	Medián	(Medián)	Průměr	(Průměr)	Min.	Max.	SD	(SD)	n	(n)
F. coelebs	0.40	0.35	0.40	0.36	-0.13	0.80	0.27	0.25	14	4
S. atricapilla	0.44	0.48	0.53	0.57	-0.09	2.34	0.42	0.41	133	60
Ch. chloris	0.50	0.77	0.77	0.77	0.42	1.55	0.48	-	5	1
P. modularis	0.72	1.00	0.96	1.03	-0.16	2.67	0.78	0.53	56	18
L. collurio	1.03	0.83	0.83	0.83	-0.24	1.92	1.01	-	5	1
E. rubecula	1.26	1.26	1.26	1.26	1.26	1.26	-	-	1	1
E. citrinella	1.59	1.43	1.47	1.42	0.33	2.84	0.78	0.63	8	5
P. pica	2.42	2.39	2.39	2.39	1.71	3.04	0.69	-	4	1
L. megarhynchos	3.47	3.47	3.47	3.47	3.47	3.47	-	-	1	1
T. philomelos	4.70	4.63	4.84	4.72	-0.01	15.64	2.14	2.10	151	60
T. merula	4.71	4.83	4.83	4.91	1.88	11.14	1.24	1.25	121	47

Tab. 2: Délka kladení vejce (h). Hodnoty statistik byly spočítány z časů pro jednotlivá vejce nebo z průměrů pro hnízda (v závorce). Druhy jsou seřazeny vzestupně podle hodnoty mediánu. Tučně jsou zvýrazněny druhy se vzorkem alespoň čtyř snůšek.

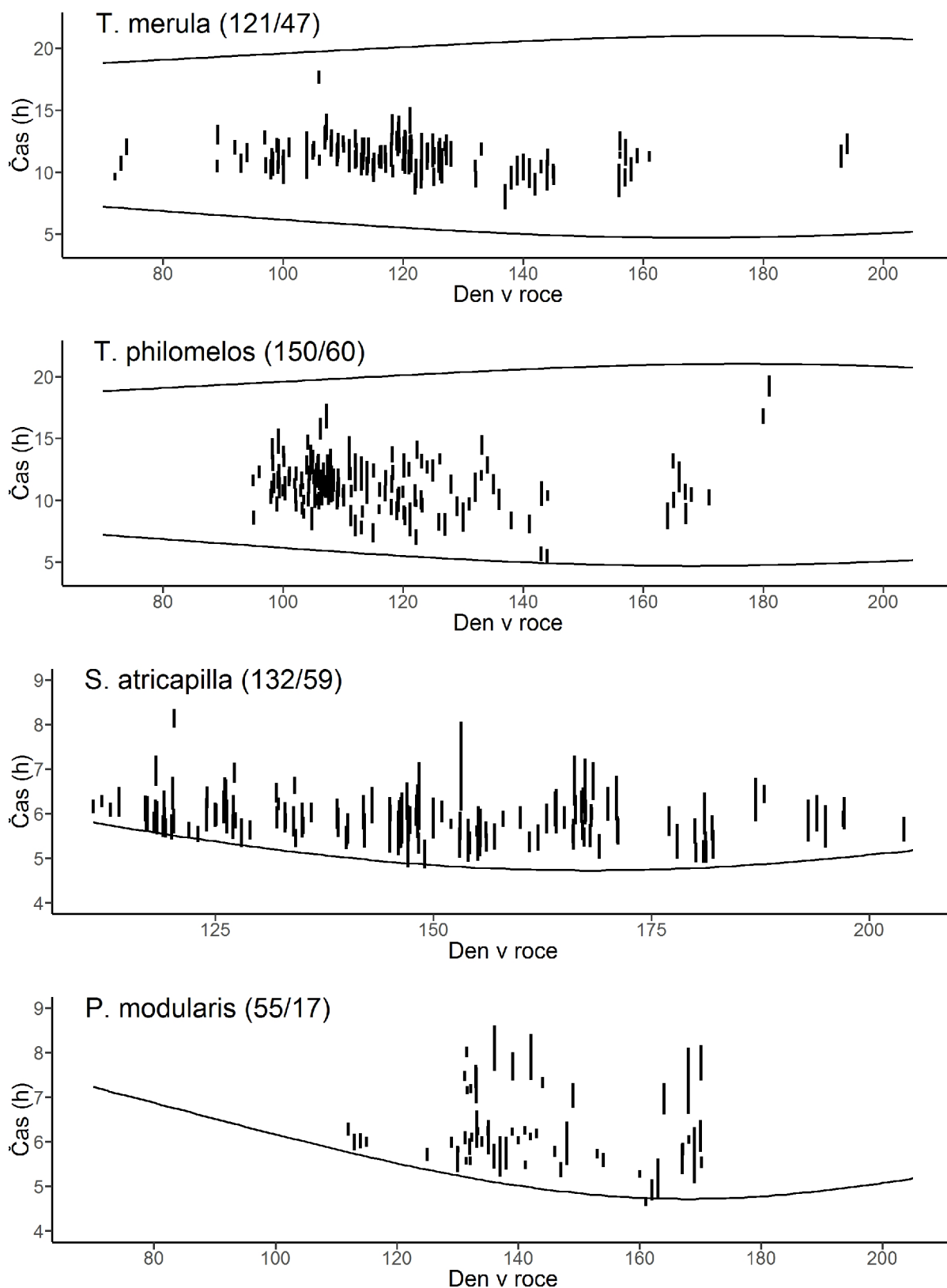
Druh	Medián	(Medián)	Průměr	(Průměr)	Min.	Max.	SD	(SD)	n	(n)
P. modularis	0.29	0.40	0.44	0.43	0.12	1.48	0.32	0.22	55	17
F. coelebs	0.37	0.40	0.39	0.41	0.29	0.52	0.07	0.05	14	4
S. atricapilla	0.58	0.60	0.64	0.65	0.22	1.99	0.28	0.21	132	59
E. citrinella	0.66	0.66	0.87	0.85	0.60	1.40	0.34	0.35	8	5
L. megarhynchos	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78	0.78	-	-	1	1
Ch. chloris	1.06	1.04	1.04	1.04	0.45	1.78	0.49	-	5	1
P. pica	1.18	1.27	1.27	1.27	1.15	1.55	0.19	-	4	1
T. philomelos	1.30	1.37	1.44	1.42	0.48	3.53	0.50	0.38	150	60
T. merula	1.57	1.59	1.67	1.60	0.59	3.82	0.61	0.48	121	47
E. rubecula	2.15	2.15	2.15	2.15	2.15	2.15	-	-	1	1
L. collurio	2.74	2.57	2.57	2.57	0.76	4.21	1.54	-	5	1



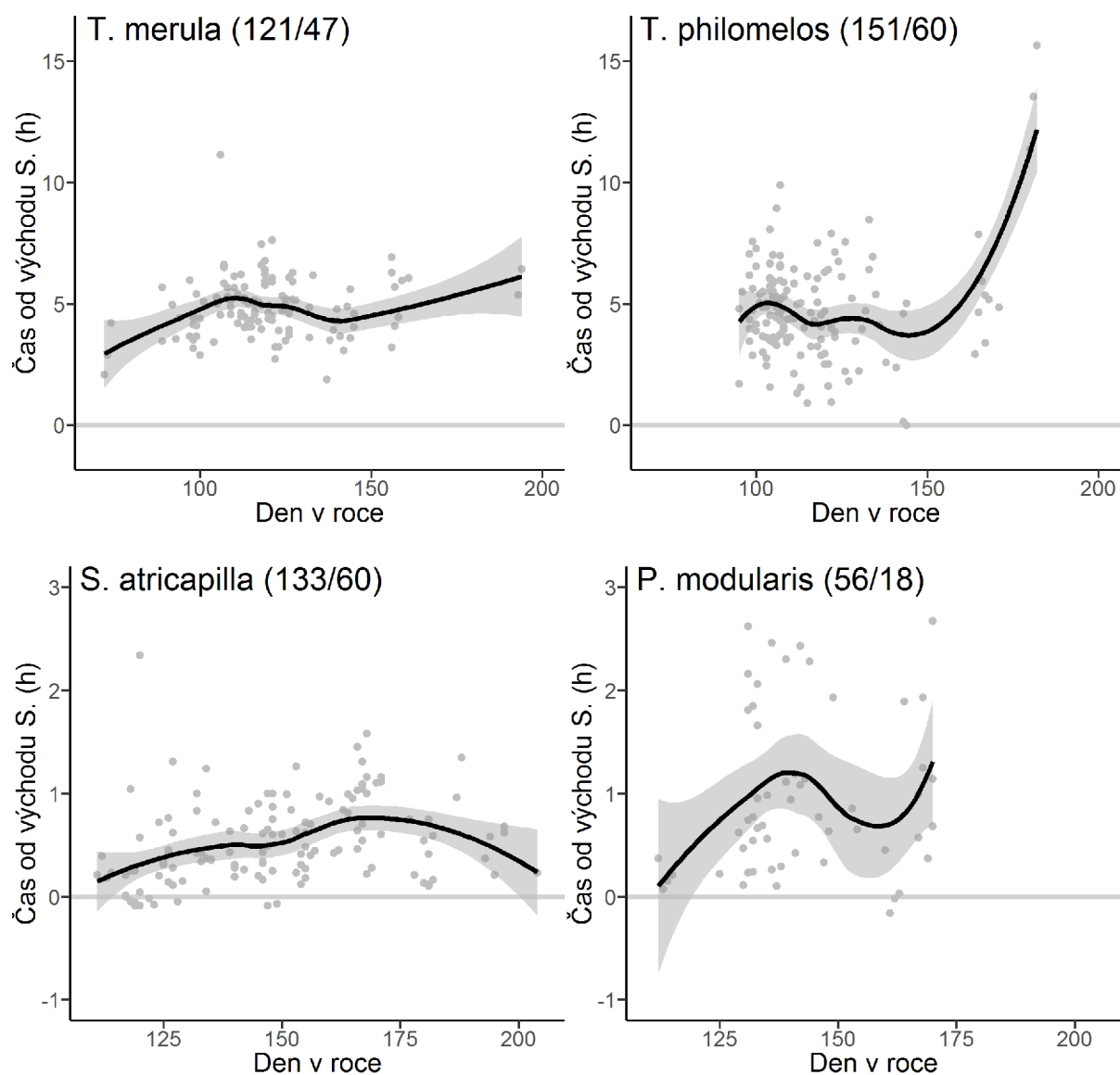
Obr. 1: Čas kladení jednotlivých vajec - relativní čas začátku směny kladení od východu Slunce (h). U drozda zde nejsou zobrazeny dvě extrémní hodnoty času kladení (15.64 h a 13.53 h, viz Obr. 3). Počty vajec/hnízd jsou uvedeny v závorce.



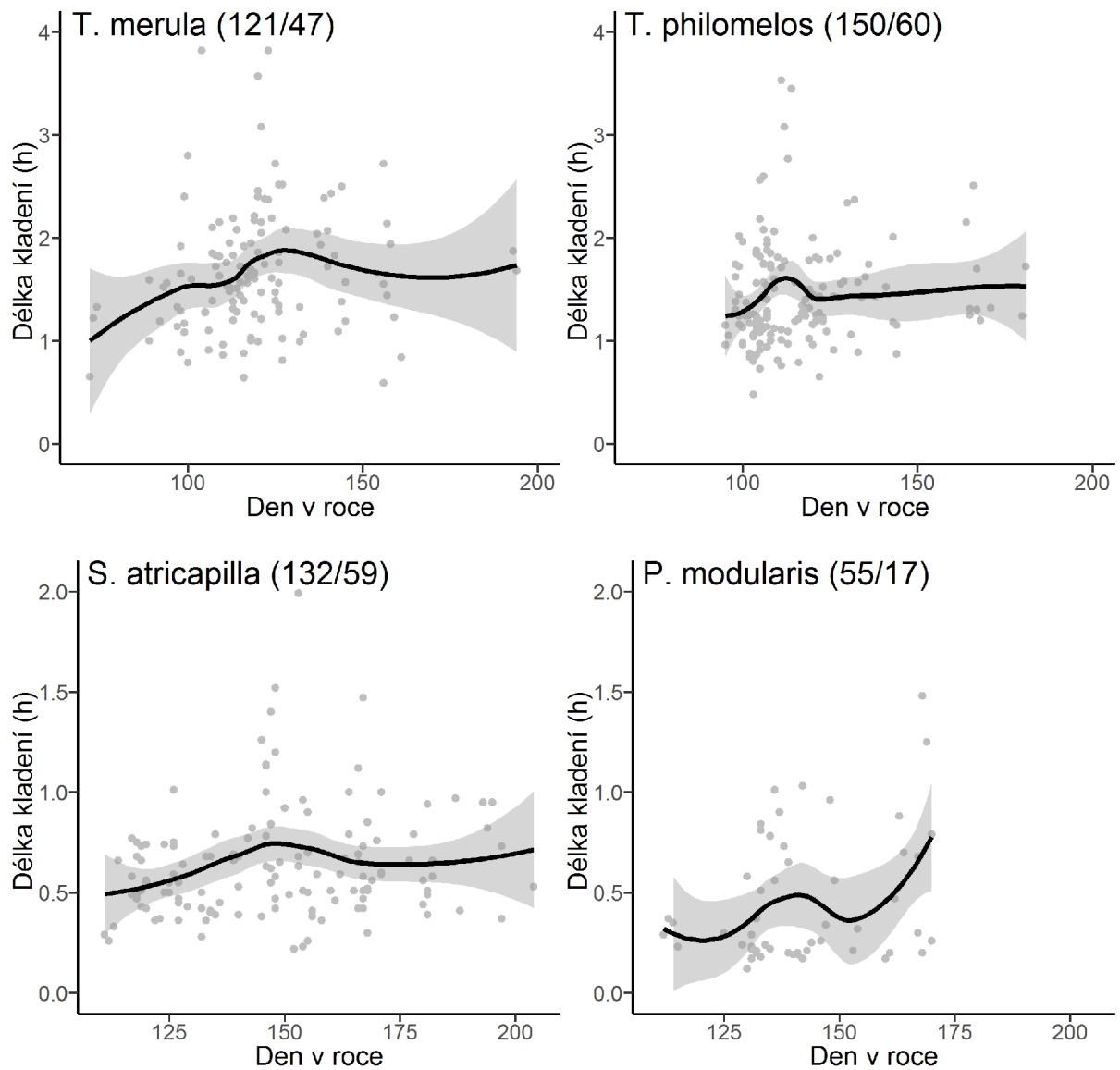
Obr. 2: Délka kladení jednotlivých vajec (h) . Počty vajec/ hnízd jsou uvedeny v závorce.



Obr. 3: Čas a délka kladení jednotlivých vajec v průběhu sezóny na všech lokalitách. Každá vertikální úsečka představuje kladení jednoho vejce. Křivky znázorňují čas východu a západu Slunce (SELČ) na lokalitě Olomouc. Časový posun mezi nevýchodnější a nejzápadnější lokalitou během dnů kladení činí pro východ Slunce průměrně 0.07 h (cca 4 min) a pro západ Slunce 0.21 h (cca 13 min). Počet vajec/hnízd je uveden u názvu druhu.



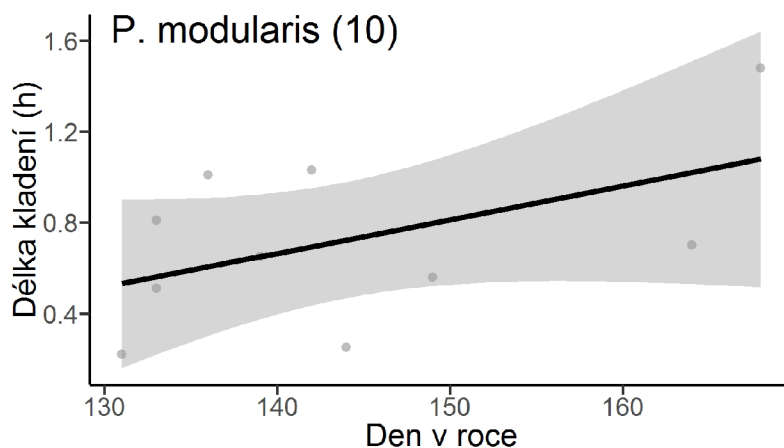
Obr. 4. Relativní čas kladení vajec vůči východu Slunce v průběhu sezóny. Body označují začátek směny kladení jednotlivých vajec (viz obr. 3). Křivka (± 0.95 CI) byla proložena metodou LOESS. Vliv opakovaných měření (více vajec z jedné snůšky) zde není zohledněn. Počet vajec/hnízd je uveden u názvu druhu.



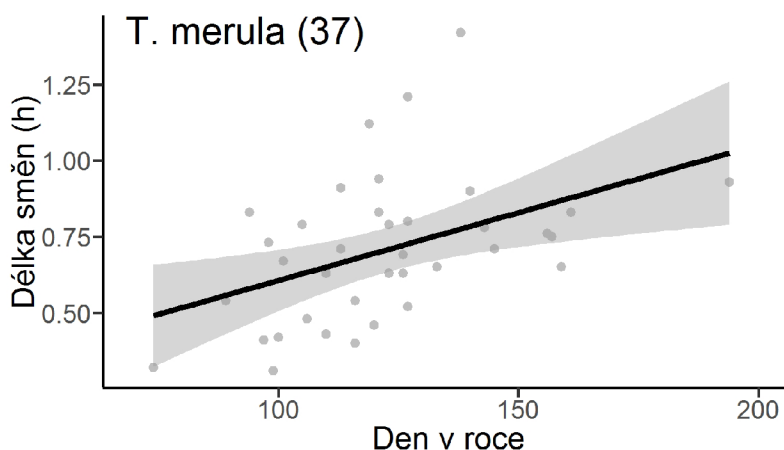
Obr. 5. Délka kladení vajec v průběhu sezóny. Body označují délku času kladení (čas od začátku do konce směny kladení jednotlivých vajec (viz obr. 3). Křivka (± 0.95 CI) byla proložena metodou LOESS. Vliv opakovaných měření (více vajec z jedné snůšky) zde není zohledněn. Počet vajec/hnízd je uveden u názvu druhu.

Tab. 3: Efekt dne roku (lineární trend) na chování na hnízdě během kladení vajec. LMM pro každou vysvětlovanou proměnnou zahrnoval kromě dne roku také efekt pořadí vejce (první vs. následující) a náhodný efekt hnízda (intercept). Uveden je odhad a 0.95 CI. Významné efekty (CI neobsahuje nulu) jsou uvedeny tučně.

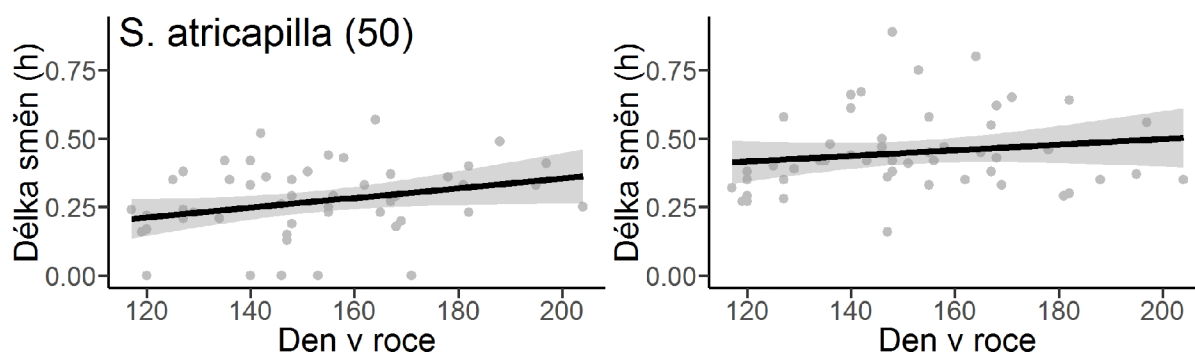
Vysvětlovaná proměnná	T. merula	T. philomelos	S. atricapilla (M)	S. atricapilla (F)	P. modularis
Délka kladení	0.004 (-0.003, 0.010)	0.003 (-0.003, 0.008)		0.002 (-0.001, 0.004)	0.006 (0.001, 0.011)
Délka intervalu kladení	-0.003 (-0.018, 0.012)	-0.0005 (-0.014, 0.013)		0.0005 (-0.003, 0.004)	0.008 (-0.010, 0.026)
Délka všech směn	0.004 (0.001, 0.008)		0.002 (0.0003, 0.003)	0.001 (0.0001, 0.003)	
Počet směn	0.019 (-0.046, 0.085)		-0.004 (-0.090, 0.081)	0.018 (-0.059, 0.097)	
Přítomnost - aktivní část dne	0.004 (0.002, 0.005)		0.001 (-0.001, 0.002)	0.001 (-0.0000, 0.003)	
Přítomnost - 24h	0.002 (0.001, 0.003)		0.001 (-0.0003, 0.002)	0.002 (0.0003, 0.004)	
Pořadí směny kladení	0.004 (-0.028, 0.037)			0.003 (-0.005, 0.010)	
Podíl směn samce na celkovém počtu směn			0.0005 (-0.001, 0.002)		
Podíl přítomnosti samce - aktivní část dne			0.001 (-0.0008, 0.003)		
Podíl přítomnosti samce - 24 h			0.0005 (-0.001, 0.002)		



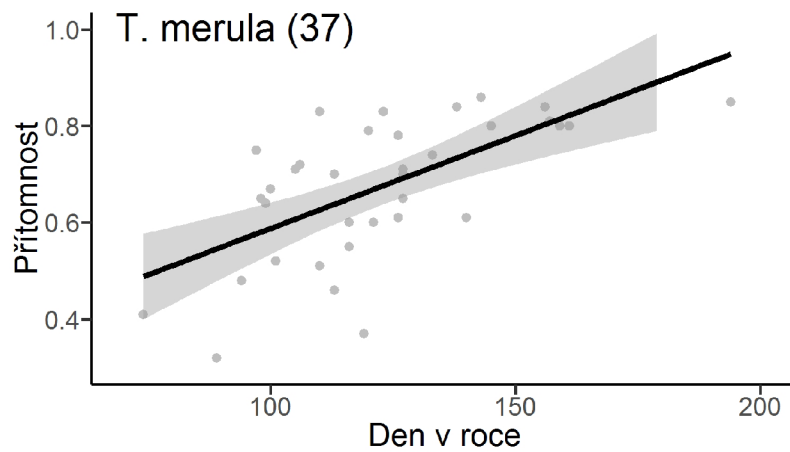
Obr. 6: Délka kladení posledního vejce snůšky v průběhu sezóny u pěvušky modré. Zobrazena je přímka jednoduché lineární regrese; efekt dne (0.95 CI): 0.0148 (-0.006, 0.036). Počet vajec (snůšek) je uveden u názvu druhu.



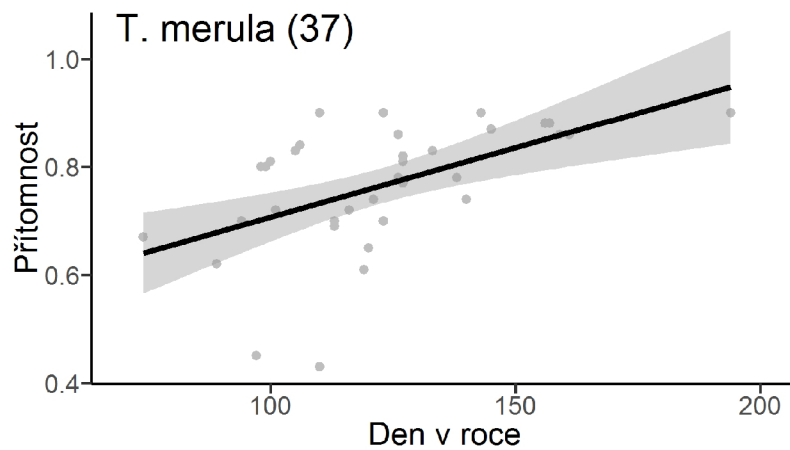
Obr. 7: Délka všech směn v den snesení posledního vejce snůšky v průběhu sezóny u kosa, černého. Zobrazena je přímka jednoduché lineární regrese; efekt dne (0.95 CI): 0.0044 (0.001, 0.007). Body označují průměrnou délku času směny daného dne. Počet vajec (snůšek) je uveden u názvu druhu.



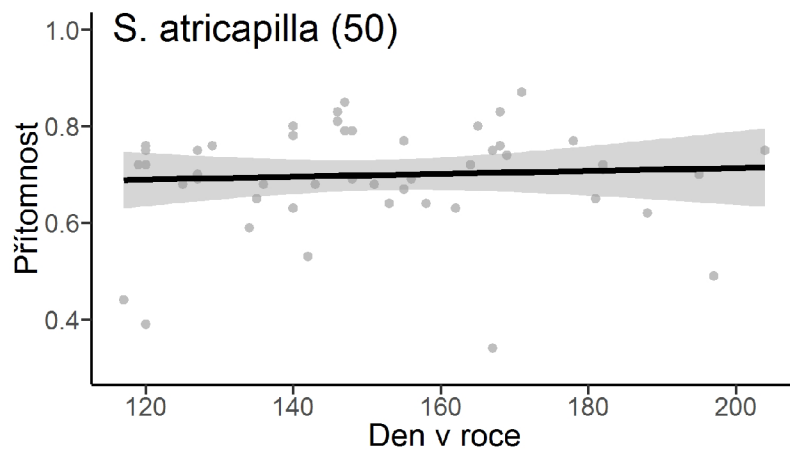
Obr. 8: Délka všech směn v den snesení posledního vejce snůšky v průběhu sezóny u samce (M) a samice (F) pěnice černohlavé. Zobrazena je přímka jednoduché lineární regrese; efekt dne (0.95 CI): M: 0.0018 (0.00005, 0.004) a F: 0.0010 (-0.0009, 0.003). Body označují průměrnou délku času směny daného dne. Počet vajec (snůšek) je uveden u názvu druhu.



Obr. 9: Přítomnost kosa černého na hnízdě během aktivní části dne u posledního vejce snůšky v průběhu sezóny. Zobrazena je přímka jednoduché lineární regrese; efekt dne (0.95 CI): 0.0038 (0.002, 0.005). Body označují poměr přítomnosti daného dne. Počet vajec (snůšek) je uveden u názvu druhu.



Obr. 10: Přítomnost kosa černého na hnízdě během 24 h u posledního vejce snůšky v průběhu sezóny. Zobrazena je přímka jednoduché lineární regrese; efekt dne (0.95 CI): 0.0026 (0.001, 0.004). Body označují poměr přítomnosti daného dne. Počet vajec (snůšek) je uveden u názvu druhu.



Obr. 11: Přítomnost samice pěnice černohlavé na hnízdě během 24 h u posledního vejcesnůšky v průběhu sezóny. Zobrazena je přímka jednoduché lineární regrese; efekt dne

(0.95 CI): 0.0003 (-0.001, 0.002). Body označují poměr přítomnosti daného dne. Počet vajec (snůšek) je uveden u názvu druhu.

4.2. Závislost na pořadí vejce

Délka kladení (Obr. 12, Tab. 2 a 4). U žádného druhu se významně nelišila délka kladení prvního vejce vůči následujícím vejcím (efekt, 0.95 CI): kosa (0.011; -0.303, 0.332), drozd (-0.044; -0.255, 0.168), pěnice (-0.042; -0.149, 0.063), pěvuška (-0.195; -0.454, 0.063). Délka kladení posledního vejce vůči předcházejícím vejcím byla významně kratší u kosa (-0.454; -0.669, -0.243) a drozda (-0.293; -0.443, -0.143). U pěnice byla kratší, ale významně se nelišila (-0.053; -0.140, 0.036). Naopak delší byla u pěvušky (0.319; 0.132, 0.508).

Délka intervalu kladení (Obr. 13, Tab. 4). U všech druhů interval mezi prvním a druhým vejcem zhruba odpovídal délce jednoho dne. Průměr (\pm SE) byl pro kosa 23.58 (\pm 0.35) h, drozda 23.29 (\pm 0.30) h, první dva intervaly pěnice 23.76 (\pm 0.07) h a pěvušku 23.61 (\pm 0.38) h. První interval byl oproti následujícím intervalům kratší (efekt, 0.95 CI): kosa (-0.789; -1.533, -0.044), drozd (-0.950; -1.606, -0.294), první dva intervaly pěnice (-0.308; -0.482, -0.134), pěvuška (-0.843, -1.643, -0.043). Poslední interval byl oproti předchozím výrazně delší, kromě intervalu pěnice, který se blížil 24 hodinám. Průměr (\pm SE) byl pro kosa 25.33 (\pm 0.12) h, drozda 25.18 (\pm 0.13) h, pěnici 24.10 (\pm 0.06) h a pěvušku 25.60 (\pm 0.12) h. Značně se odlišoval od předchozích intervalů u všech druhů (efekt, 0.95 CI): kosa (2.030; 1.709, 2.351), drozd (1.944; 1.638, 2.252), pěnice (0.285; 0.106, 0.463) a pěvuška (1.749; 1.479, 2.018).

Délka směn (Obr. 14, Tab. 4). Průměrná délka všech směn dne kladení nevykazovala u kosa jasnou závislost na pořadí. Směny u prvního vejce s průměrem (\pm SE) 0.64 (\pm 0.06) h se oproti ostatním nelišily (efekt, 0.95 CI): 0.006; -0.116, 0.129. U posledního vejce s průměrem (\pm SE) 0.70 (\pm 0.05) h byly směny oproti předchozím nevýznamně delší (efekt, 0.95 CI): 0.084; -0.002, 0.167. Délka směn pěnice se s postupující snůškou prodlužovala. Směny prvních dvou vajec s průměrem (\pm SE) u samce 0.09 (\pm 0.03) h i samice 0.27 (0.03) h byly oproti ostatním významně kratší pro obě pohlaví (efekt, 0.95 CI): samec (-0.140; -0.183, -0.098) a samice (-0.118; -0.172, -0.066). Směny na posledním vejci oproti předchozím byly výrazně delší s průměrem (\pm SE) u samce 0.26 (\pm 0.02) h a samice 0.45 (\pm 0.02) h, což potvrzuje také efekt pořadí (efekt, 0.95 CI): samec (0.079; 0.040, 0.119) a samice (0.108; 0.066, 0.153).

Počet směn (Obr. 15, Tab. 4). Směn bylo v den snesení prvního vejce méně ve srovnání s následujícími vejci snůšky u obou hodnocených druhů (efekt, 0.95 CI): kosa (-5.232; -8.054, -2.462), první dvě vejce pro samce pěnice (-4.919; -7.272, -2.593) a samici pěnice (-7.236; -10.366, -4.108). Průměr (\pm SE) pro kosa byl 7.61 (\pm 1.45), samce pěnice 6.62 (\pm 1.43) a samici pěnice 12.14 (\pm 1.62) směn. Směn postupně přibývalo. Počet směn u posledního vejce byl oproti předchozím vyšší (efekt, 0.95 CI): kosa (4.381; 2.531, 6.281), samec pěnice (4.371; 2.527, 6.173) a samice pěnice (5.391; 2.954, 7.803). Průměr (\pm SE) pro kosa byl 15.32 (\pm 0.96), samce pěnice 13.06 (\pm 0.99) a samici pěnice 20.70 (\pm 1.08) směn.

Přítomnost - aktivní část dne (Obr. 16, Tab. 4). Přítomnost během aktivní části dne u kosa postupně rostla. Přítomnost u prvního vejce se výrazně odlišovala od zbytku snůšky (efekt, 0.95 CI): (-0.238; -0.344, -0.133), průměr (\pm SE) byl 0.25 (\pm 0.05). U posledního vejce byla přítomnost oproti ostatním vyšší (efekt, 0.95 CI): (0.282; 0.224, 0.342) s průměrem (\pm SE) 0.67 (\pm 0.02). U pěníce přítomnost také postupně rostla jak u samce, tak samice. Přítomnost byla kratší oproti ostatním u prvních dvou vajec pro samce (efekt, 0.95 CI): (-0.155; -0.202, -0.108) s průměrem (\pm SE) 0.05 (\pm 0.03) i samici (efekt, 0.95 CI): (-0.248; -0.325, -0.172) s průměrem (\pm SE) 0.23 (\pm 0.04). Vyšší přítomnost byla u posledního vejce pro samce (efekt, 0.95 CI): (0.117; 0.076, 0.158) s průměrem (\pm SE) 0.26 (\pm 0.02) i samici (efekt, 0.95 CI): (0.203; 0.142, 0.263) s průměrem (\pm SE) 0.57 (\pm 0.02).

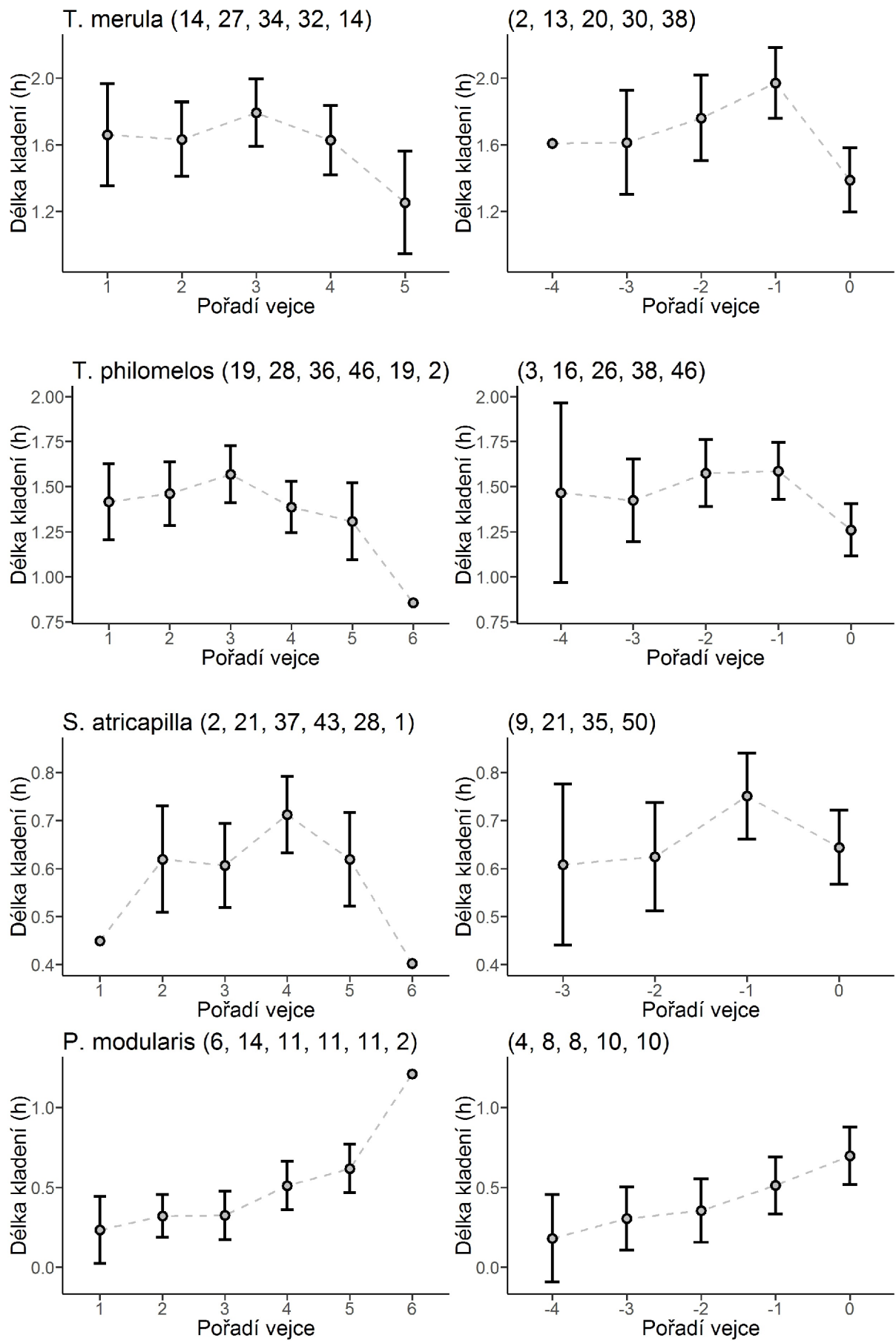
Přítomnost - 24h (Obr. 17, Tab. 4). Přítomnost na hníždě během celého dne a noci u kosa plynule narůstala. U prvního vejce byla oproti ostatním nižší (efekt, 0.95 CI): (-0.370; -0.454, -0.287), s průměrem (\pm SE) 0.28 (\pm 0.04), nejvyšší byla u posledního vejce (efekt, 0.95 CI): (0.215; 0.153, 0.276) s průměrem (\pm SE) 0.76 (\pm 0.03). Přítomnost postupně narůstala také u pěníce. U prvních dvou vajec byla přítomnost nejnižší u samce (efekt, 0.95 CI): (-0.106; -0.137, -0.075) s průměrem (\pm SE) 0.03 (\pm 0.02) i samice (efekt, 0.95 CI): (-0.388; -0.484, -0.292) s průměrem (\pm SE) 0.13 (\pm 0.04). Nejvyšší byla u posledního vejce pro samce (efekt, 0.95 CI): (0.079; 0.052, 0.102) s průměrem (\pm SE) 0.17 (\pm 0.01) i samici (efekt, 0.95 CI): (0.404; 0.345, 0.463) s průměrem (\pm SE) 0.70 (\pm 0.02).

Pořadí směny kladení (Obr. 18, Tab. 4). U pořadí směny kladení kosa jsem pozorovala nárůst počtu směn před směnou kladení, avšak rozdíl mezi prvním a následujícími vejci nebyl významný (efekt, 0.95 CI): (-0.964; -2.575, 0.652) s průměrem (\pm SE) 3.69 (\pm 0.81) směn. Při porovnání pořadí směny kladení u posledního vejce a předchozích vajec, předchází směnu kladení významně více směn (efekt, 0.95 CI): (3.460; 2.623, 4.301) s průměrem (\pm SE) 6.73 (\pm 0.48) směn. U pěníce pořadí směny kladení mezi vejci zůstávalo stejné. Nezaznamenala jsem významný rozdíl u prvního vejce (efekt, 0.95 CI): (0.278; -0.159, 0.713) s průměrem (\pm SE) 1.74 (\pm 0.20), ani posledního vejce (efekt, 0.95 CI): (0.193; -0.185, 0.572) s průměrem (\pm SE) 1.64 (\pm 0.14).

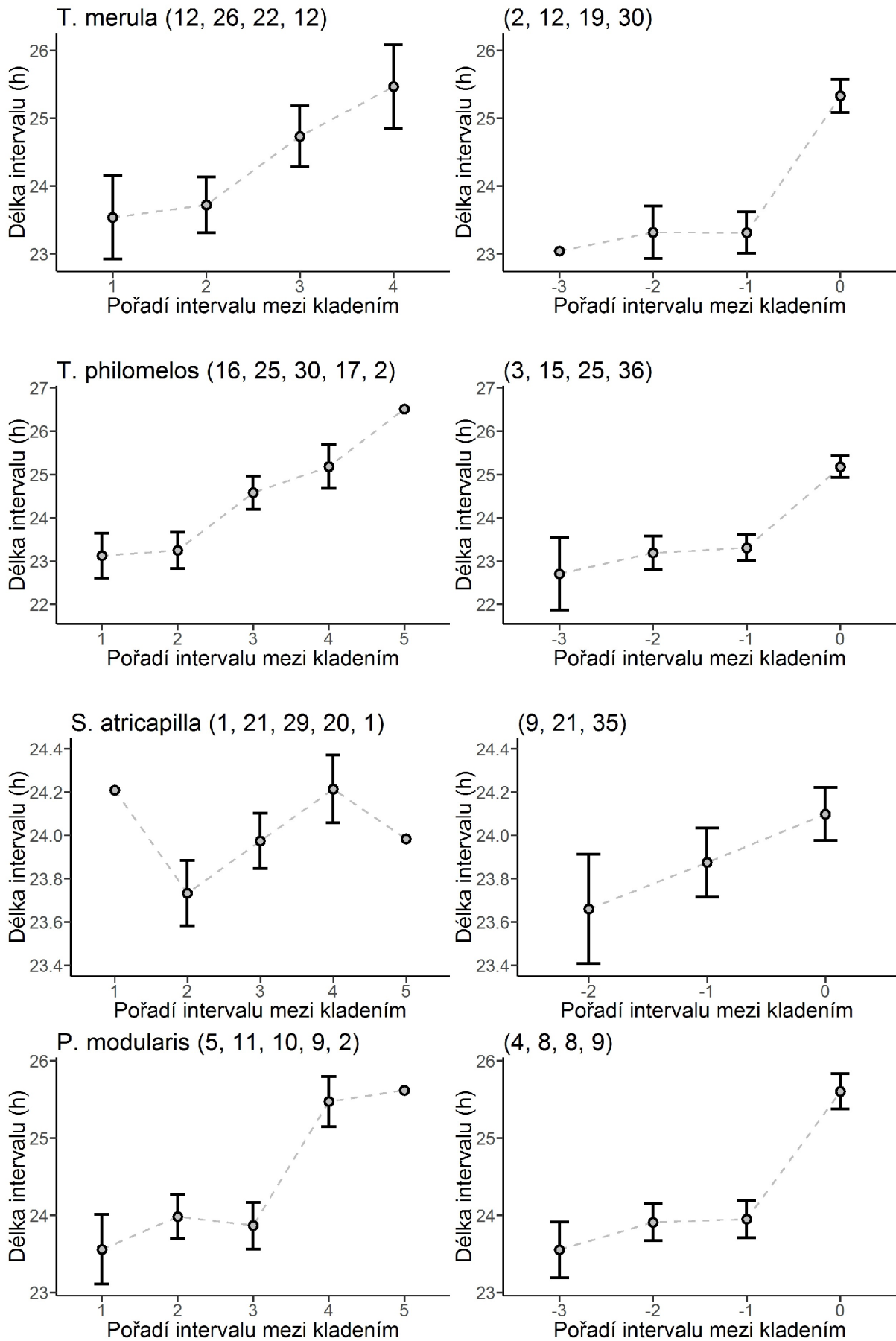
Podíl směn samce na celkovém počtu směn (Obr. 19). U pěníce se podíl samčích směn na celkovém počtu směn podle pořadí vejce mírně zvyšoval. Avšak rozdíl mezi prvními dvěma a ostatními vejci nebyl významný (efekt, 0.95 CI): (-0.047; -0.107, 0.013) s průměrem (\pm SE) 0.29 (\pm 0.03), významně se nelišilo ani poslední vejce oproti předchozím (efekt, 0.95 CI): (0.031; -0.018, 0.080) s průměrem (\pm SE) 0.36 (\pm 0.03).

Podíl přítomnosti samce - aktivní část dne (Obr. 20). Podíl samčí přítomnosti postupně vzrůstal. Nejnižší byl u prvních dvou vajec oproti ostatním (efekt, 0.95 CI): (-0.099; -0.148, -0.050) s průměrem (\pm SE) 0.17 (\pm 0.03) a nejvyšší u posledního vejce vůči předchozím (efekt, 0.95 CI): (0.058; 0.015, 0.101) s průměrem (\pm SE) 0.30 (\pm 0.03).

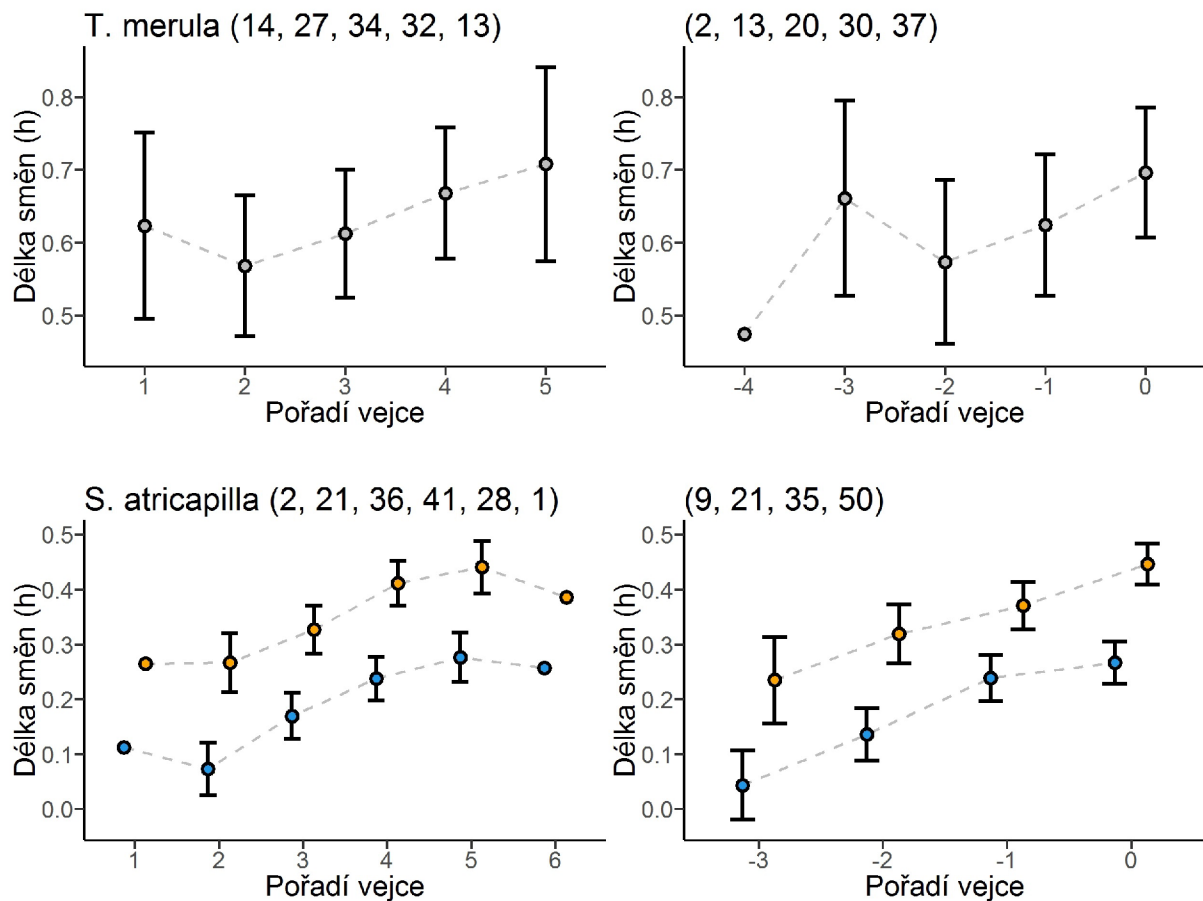
Podíl přítomnosti samce - 24h (Obr. 21, Tab. 4). Podíl samčí přítomnosti na hníždě během celého dne v průběhu kladení nevykazoval jasný trend. U prvních dvou vajec oproti ostatním byl podíl kratší (efekt, 0.95 CI): (-0.062; -0.101, -0.023) s průměrem (\pm SE) 0.13 (\pm 0.02), u posledního se oproti předchozím významně nelišil (efekt, 0.95 CI): (-0.006; -0.040, 0.027) s průměrem (\pm SE) 0.19 (\pm 0.02).



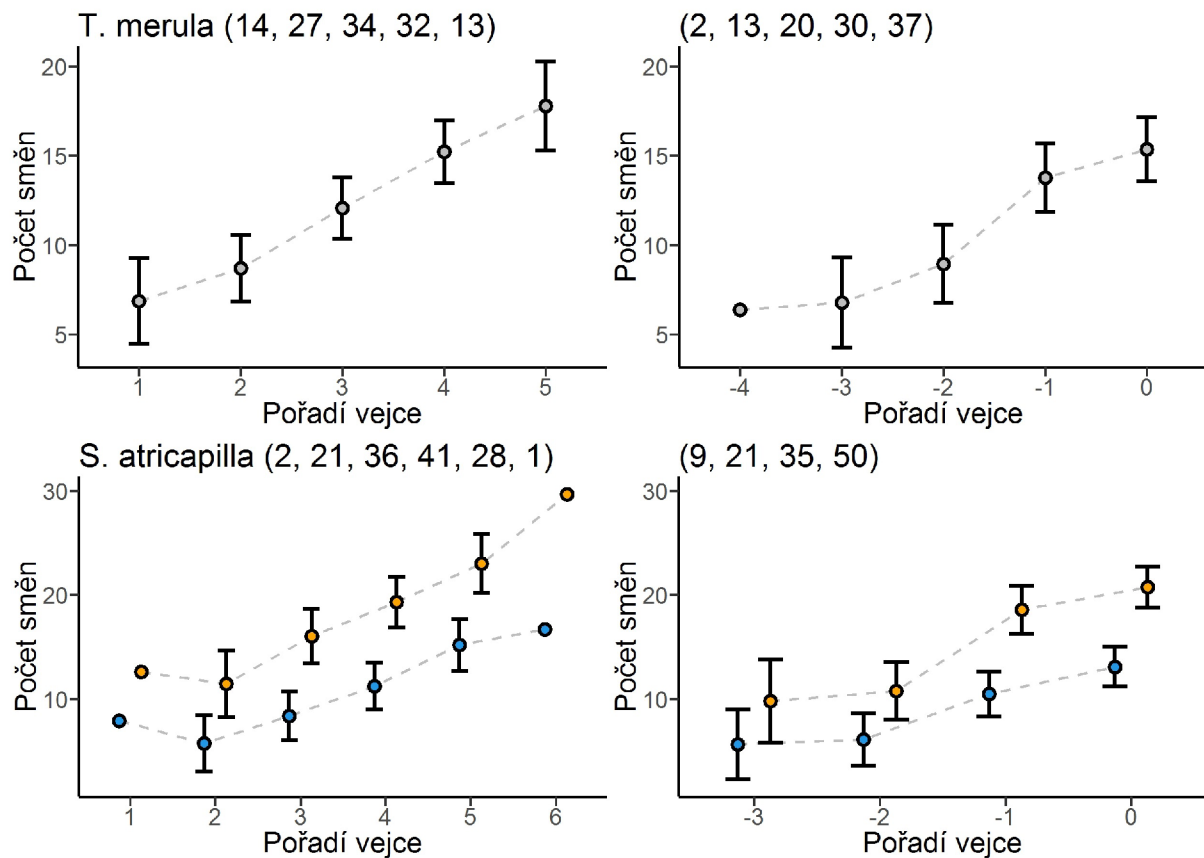
Obr. 12: Délka kladení (průměr \pm 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). Velikosti vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.



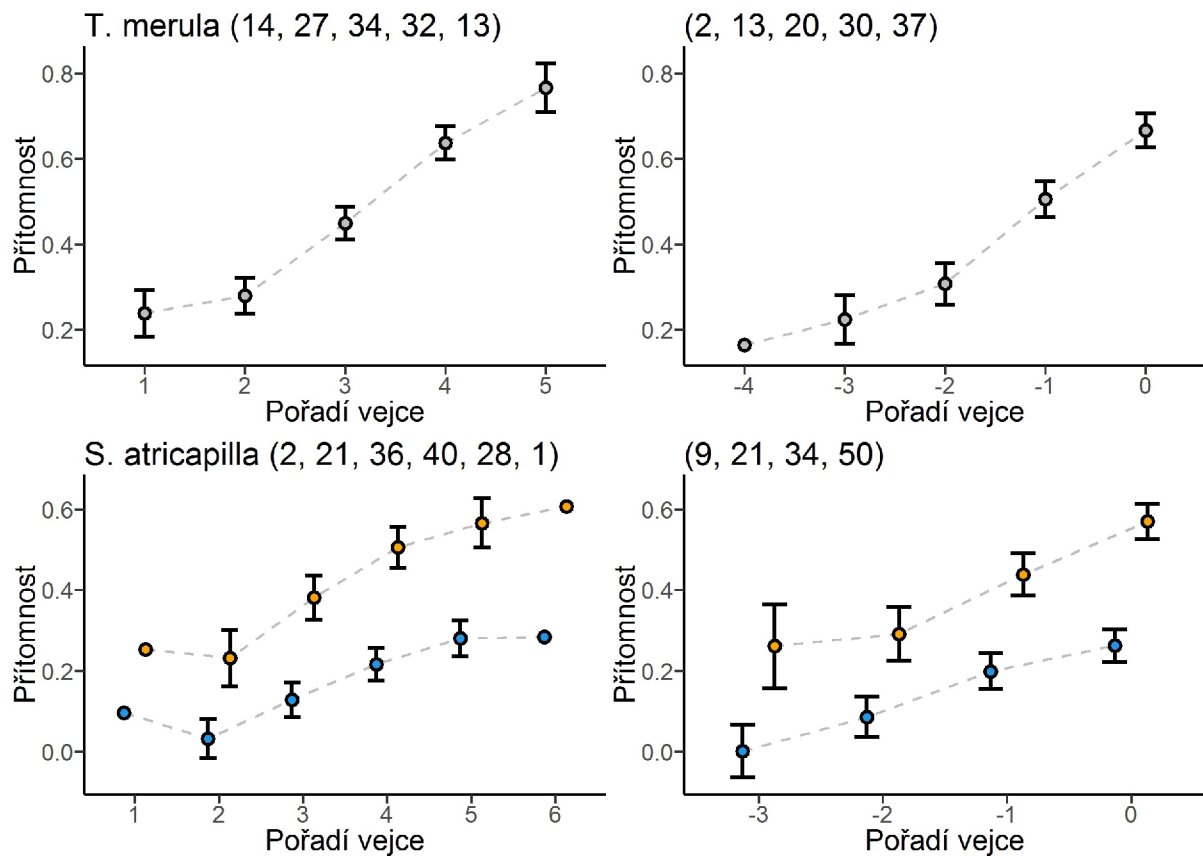
Obr. 13: Délka intervalu kladení (průměr \pm 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) intervalu. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). Velikosti vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.



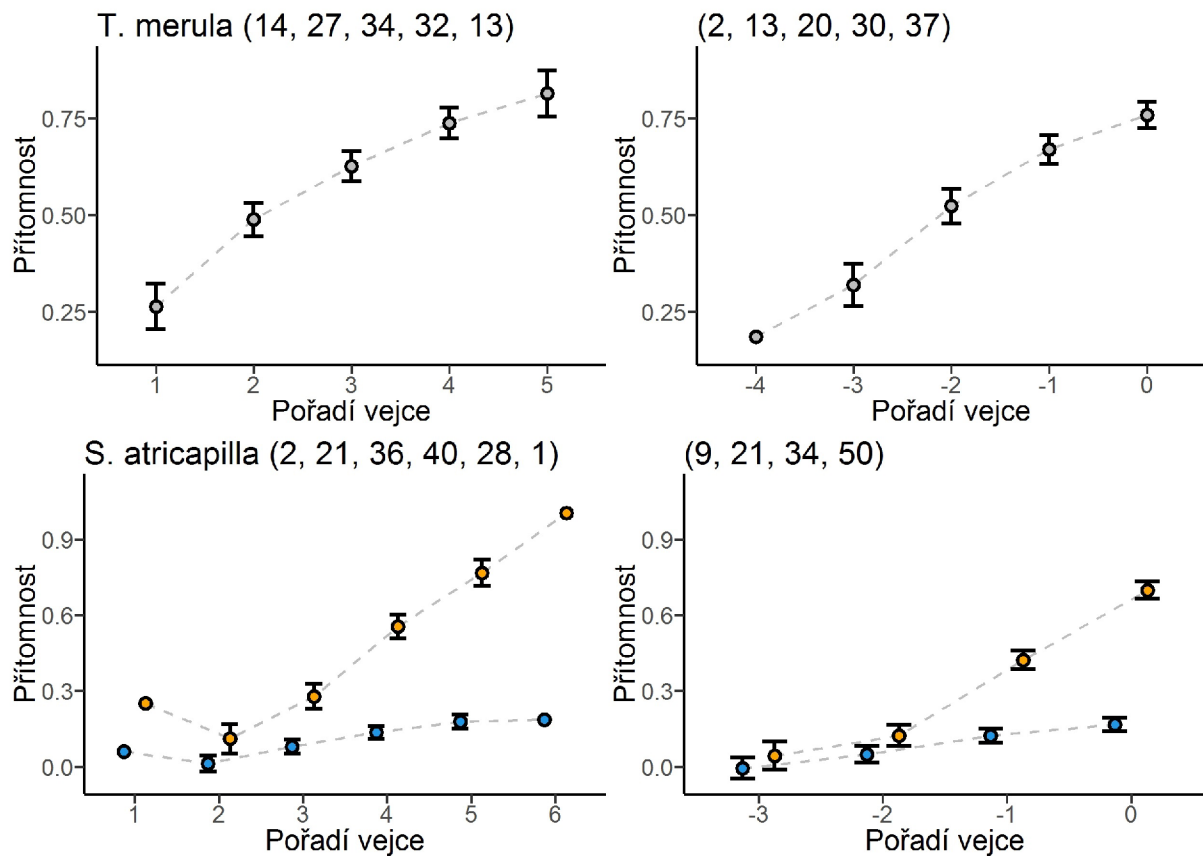
Obr. 14: Délka všech směn (průměr \pm 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). U pěnice jsou průměry pro pohlaví rozlišeny barevně: M - modré body, F - žluté body. Velikosti vzorku jsou uvedeny v závorce.



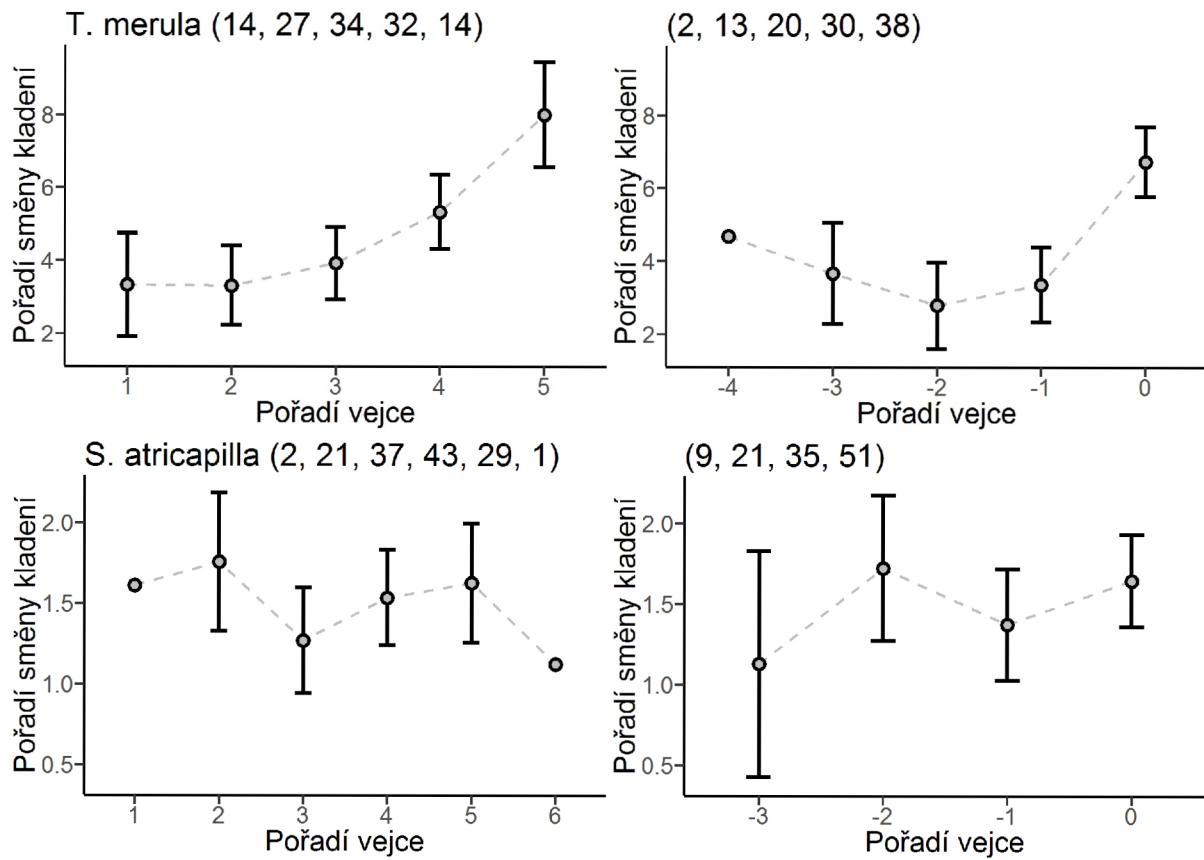
Obr. 15: Počet směn (průměr \pm 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). U pěnice jsou průměry pro pohlaví rozlišeny barevně: M - modré body, F - žluté body. Velikosti vzorku jsou uvedeny v závorce.



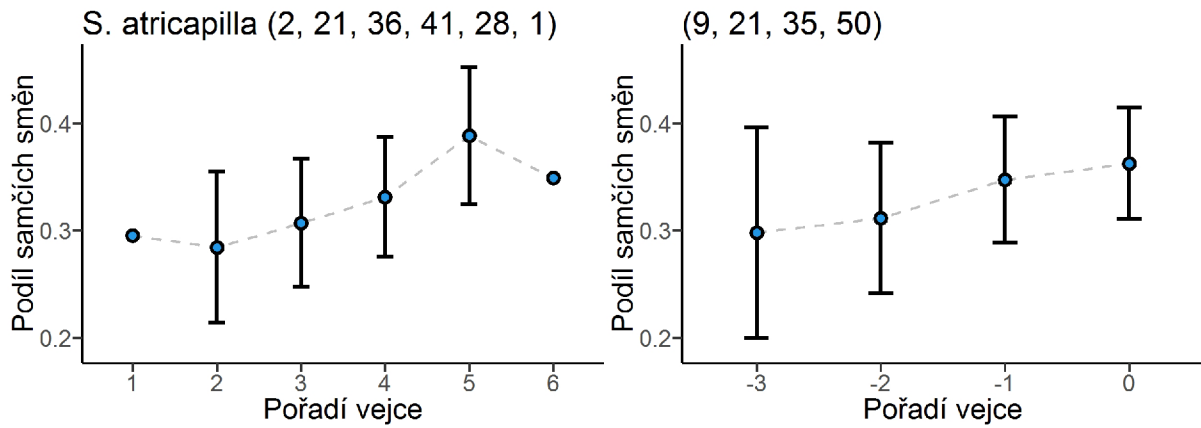
Obr. 16: Přítomnost na hnízdě během aktivní části dne (průměr \pm 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). U pěnice jsou průměry pro pohlaví rozlišeny barevně: M - modré body, F - žluté body. Velikosti vzorku jsou uvedeny v závorce.



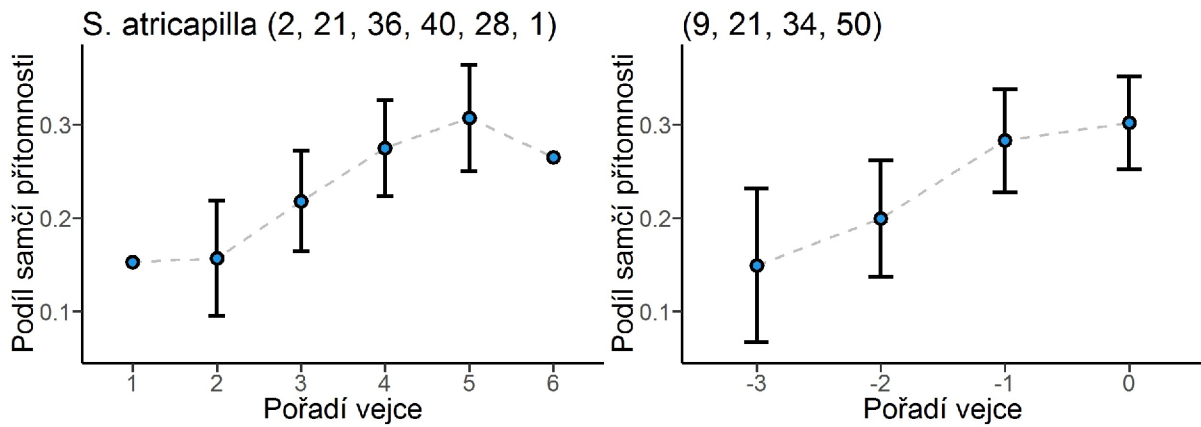
Obr. 17: Přítomnost na hnízdě během 24h (průměr \pm 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne ne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). U pěníce jsou průměry pro pohlaví rozlišeny barevně: M - modré body, F - žluté body. Velikosti vzorku jsou uvedeny v závorce. 0.815, 0.759



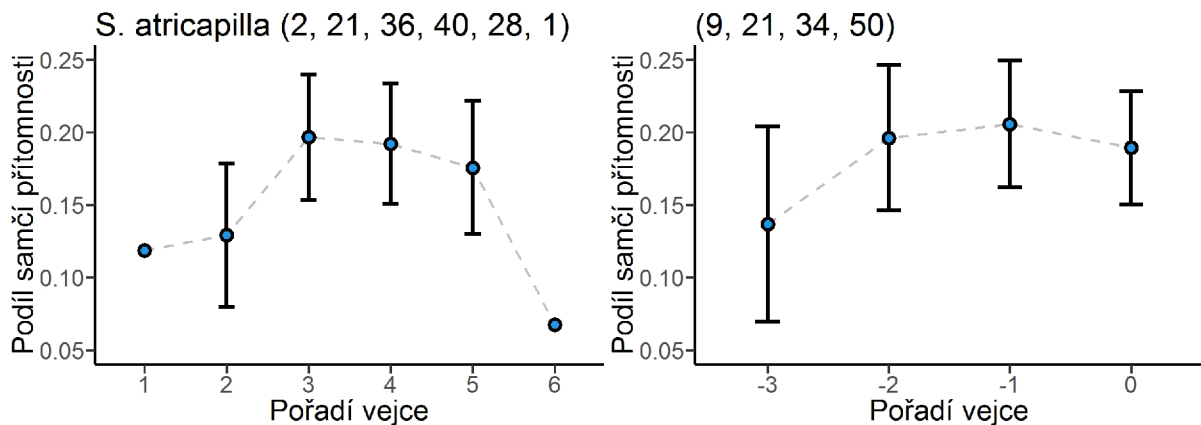
Obr. 18: Pořadí směny kladení (průměr \pm 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). Velikost vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.



Obr. 19: Podíl směn samce pěníce na celkovém počtu směn (průměr ± 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). Velikost vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.



Obr. 20: Podíl přítomnosti samce pěníce během aktivní části dne (průměr ± 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). Velikost vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.



Obr. 21: Podíl přítomnosti samce pěníce během 24 h (průměr ± 0.95 CI) dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Zobrazeny jsou predikce LMM zahrnujícího pevný efekt dne roku (lineární trend) a náhodný efekt hnízda (intercept). Velikost vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.

Tab. 4: Přehled efektu pořadí vejce (faktor se dvěma hladinami) na chování na hnízdě během kladení vajec. Uveden je směr významného efektu (CI neobsahuje nulu) + (pozitivní směr), - (negativní směr), 0 (efekt nebyl významný).

Vysvětlovaná proměnná	T. merula	T. philomelos	S. atricapilla (M)	S. atricapilla (F)	P. modularis
Délka kladení					
první vs. následující	0	0		0	0
poslední vs. předcházející	-	-		0	+
Délka intervalu kladení					
první vs. následující	-	-		-	-
poslední vs. předcházející	+	+		+	+
Délka všech směn					
první vs. následující	0		-	-	
poslední vs. předcházející	0		+	+	
Počet směn					
první vs. následující	-		-	-	
poslední vs. předcházející	+		+	+	
Přítomnost - aktivní část dne					
první vs. následující	-		-	-	
poslední vs. předcházející	+		+	+	
Přítomnost - 24h					
první vs. následující	-		-	-	
poslední vs. předcházející	+		+	+	
Pořadí směny kladení					
první vs. následující	0			0	
poslední vs. předcházející	+			0	
Podíl směn samce na celkovém počtu směn					
první vs. následující			0		
poslední vs. předcházející			0		
Podíl přítomnosti samce - aktivní část dne					
první vs. následující			-		
poslední vs. předcházející			+		
Podíl přítomnosti samce - 24 h					
první vs. následující			-		
poslední vs. předcházející			0		

4.3. Pozastavená kladení

V pěti hnízdech u šesti vajec došlo k pozastavení kladení, kdy samice nesnesla vejce daného dne a vynechala minimálně jeden den kladení. Kvůli tomu byly intervaly kladení mimořádně dlouhé a z hodnocení byly vyloučeny. Vždy se jednalo o první nebo druhý interval, tedy druhé a třetí vejce snůšky. U kosa jsem toto chování zaznamenala na dvou hnízdech. V prvním případě samice kosa pozastavila kladení po prvním vejci a interval do druhého vejce byl min. 35.73 h. Poté stejná samice pozastavila kladení po druhém vejci a vynechala další den, interval mezi vejci byl 46.73 h. U druhého případu kosa samice pozastavila kladení po prvním vejci, následující snesla až po 47.22 h. Další dva dlouhé intervaly jsem pozorovala u drozda. Jedna samice pozastavila kladení po prvním vejci a druhé následovalo po 45.68 h. Další samice pozastavila kladení po druhém vejci na min. 51.34 h. V jednom případě u pěvušky samice pozastavila kladení po prvním vejci, druhé snesla po 45.98 h.

5. Diskuse

5.1. Čas a délka kladení

Pozorované časy kladení většiny z 11 druhů pěvců přibližně odpovídají tvrzení, že pěvci kladou „brzy ráno“ (Schifferli 1979). Ve většině prací však tento čas nebyl blíže specifikován a nebyl posuzován dle východu slunce (Brackbill 1958, Veiga 1992, Frith 1994). Proto nebylo možné toto chování přesně srovnávat s údaji v pracích, které byly provedeny u zkoumaných druhů již dříve.

Zdá se, že druhy ze stejných čeledí kladou v podobný čas (McMaster et al. 2004). Je proto možné, že odlišnosti v čase kladení mezi různými skupinami pěvců mohou být ovlivněny fylogenetickým vývojem. Ze zástupců pěnkavovitých (Fringillidae) snášela pěnkava obecná nejdříve ze všech druhů, dle mediánu 0.40 h po východu Slunce (n = 14). Cramp a Perrins (1994 a) zmiňují údaj „brzy ráno“. Podobně zvonek kladl 0.50 h po východu Slunce (n = 5), avšak kvůli menšímu vzorku nemusí být u těchto dvou druhů výsledek reprezentativní. Z jiných zástupců čeledi uvádí několik autorů podobné, různě přesné časy, např. Conder (1948) u stehlíka obecného (*Carduelis carduelis*), Cramp a Perrins (1994a) u dlaska tlustozobého (*Coccothraustes coccothraustes*), či Weaver a West (1943) u čížka severoamerického (*Spinus pinus*). Pěvuška ze stejné nadčeledi Passeroidea a čeledi pěvuškovití (Prunellidae) kladla 0.72 h po východu Slunce (n = 56). Čas kladení strnada obecného byl 1.59 h po východu Slunce (n = 8), což se shoduje s tvrzením Crampa a Perrinse (1994b), kteří uvádí u tohoto i jiných strnadovitých (Emberizidae) čas kladení „brzy ráno“. Pěnice černohlavá kladla 0.44 h po východu Sluce (n = 133). Jiní zástupci z čel. pěnicovití (Sylviidae), dle Crampa a Brookse (1992) snáší „brzy ráno“, např. pěnice bělobřichá (*Curruca leucomelaena*), nebo dvě hodiny po východu Slunce pěnice bělohřdlá (*Curruca melanocephala*). Pro sýkory (Paridae) z nadčeledi Sylvioidea uvádí kladení do několika desítek minut od východu slunce Haftorn (1996). Drozd zpěvný kladl 4.7 h po východu Slunce (n = 151), podobně kos černý 4.71 h (n = 121) s velkým rozptylem času během dne. Kladení v různých ranních až dopoledních hodinách, ale i večer u druhů z rodu *Turdus* uvádí

Snow (1958), Pikula (1969), McMaster et al. (2004), či Arheimer a Svensson (2008). Vypadá to, že čeleď drozdovití (*Turdidae*) se odlišuje rozptylem kladení od ostatních pěvců, jak zmiňuje také Skutch (1952). U zástupců z blízké čeledi lejskovití (*Muscicapidae*), červenky obecné a slavíka obecného, jsem pozorovala čas kladení jednoho vejce v jednom hnízdě. U červenky byl čas 1.26 h a slavíka 3.47 h po východu Slunce. U takto malého vzorku však nemůžu přesný čas kladení odhadnout a srovnávat. U jiných lejskovitých autoři zaznamenali jak druhy kladoucí brzy ráno tak během dopoledne (Creutz 1955, Cramp a Perrins 1993, Kren a Zoerb 1997). Čas kladení straky se pohyboval kolem 2.42 h po východu Slunce, Trost (1999) uvádí čas kladení brzy ráno. U jiných krkavcovitých (*Corvidae*) uvádí např. Colemann (1972) u havrana polního (*Corvus frugilegus*) postupně se zpožďující čas kladení v ranních až dopoledních hodinách s intervalem mezi vejci od jednoho do pěti dní. U dalších zástupců, např. sojky či krkavce, jsou časy proměnlivé od brzkých ranních hodin do večera s různým intervalem mezi vejci (Cramp a Perrins 1994a). Záznam ťuhýka obecného ukázal kladení 1.03 h po východu Slunce (n = 5), což je relativně brzy ve srovnání s kladením do pozdních ranních hodin, které uvádí Cramp a Perrins (1993). Také u jiných zástupců z čeledi ťuhýkovití (*Laniidae*) je značný rozptyl v čase kladení během dne (Cramp a Perrins 1993, Cade a Atkinson 2002).

Délka kladení by také mohla souviset s příbuzností. U zástupců pěnkavovitých byl čas 0.37 h (n = 14) pro pěnkavu a 1.06 (n = 5) pro zvonka, což je více než uvádí např. Conder (1948) u stehlíka. Čas strnada ze stejné nadčeledi, 0.66h (n = 8), je také vyšší. Rozdíly však můžou být způsobeny menším vzorkem a nemohla jsem je objektivně hodnotit. Kratší čas vůči pěnkavovitým i strnadovi ukazuje spolehlivější výsledek 0.29 h (n = 55) u pěvušky. Čas 0.58 h (n = 132) jsem zaznamenala u pěnice. Délka kladení u kosa 1.57 h (n = 121) a drozda 1.30 h (n = 150) ukazuje na výrazně delší čas kladení než u předchozích skupin. Podobně McMaster et al. (2004) u drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*) zjistili vyšší délku kladení než u ostatních druhů studie. U příbuzných červenky a slavíka vypadá čas také vyšší, ale velikost vzorku neumožňuje přesnější srovnání, podobně jako u zástupců z nadčeledi Corvida, straky s časem kladení 1.18 h (n = 4) a ťuhýka s časem 2.74 h (n = 5). Drozdovití se pravděpodobně liší od ostatních skupin pěvců jak v čase tak délce kladení. McMaster et al. (2004) tvrdí, že druhy kladoucí později mají také delší dobu kladení a zároveň větší druhy pěvců pravděpodobně kladou později než menší druhy, což lze u drozdovitých pozorovat. Mnoho autorů se ale otázkou délky kladení u pěvců, kromě parazitických druhů, nezabývalo.

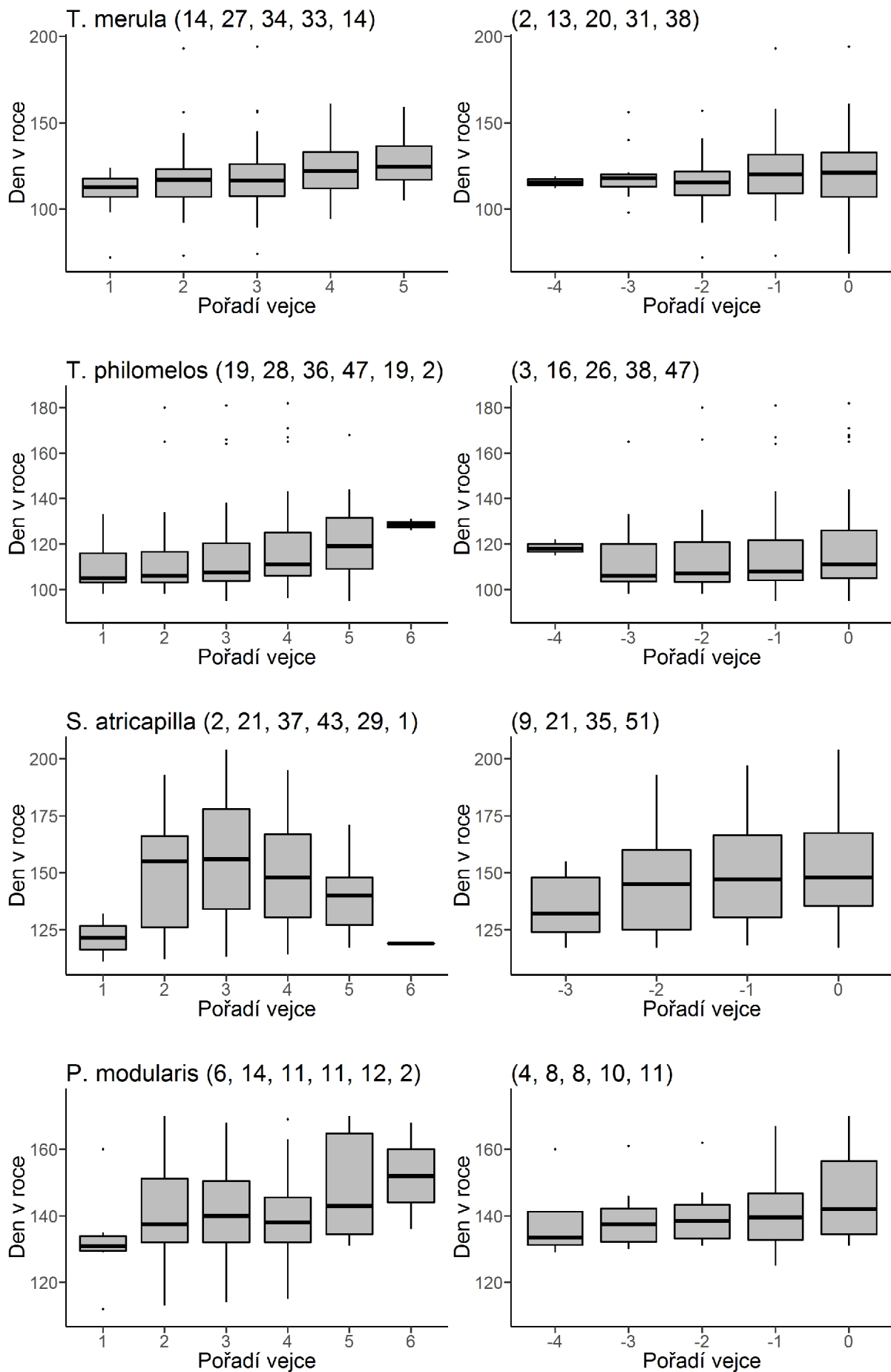
U kosa a drozda se relativní čas kladení od východu Slunce mezi jednotlivými vejci během sezóny neměnil. Podobně dřívější či pozdější hodinu kladení s postupující sezónou, tedy stále stejný relativní čas uvádí Weatherhead et al. (1991) u drozda stěhovavého i přes větší rozptyl kladení během dopoledních hodin. Neměnicí se relativní čas kladení popisuje také Muma (1986) u vlhovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*), tedy menšího pěvce s větší vazbou na brzké ranní hodiny. McMaster et al. (1999) u lesňáčka žlutého (*Setophaga petechia*) nezjistili vztah mezi časem kladení vajec a měnícím se časem východu Slunce. Důvodem v jejich případě mohla být malá variance východu Slunce během sezóny. U pěnice byl čas relativně pozdější v době nejdelšího dne. Data pro pěvušku nevykazovala jasný trend, důvodem však mohl být menší velikost vzorku a pokrytí během sezóny. Určujícím faktorem začátku kladení je tedy pravděpodobně u značného množství druhů východ Slunce, což v laboratorních podmínkách dokazuje také Houdelier et al. (2002) u křepelky japonské (*Coturnix c. japonica*). Východ Slunce tak funguje jako bod, od kterého ptáci načasují kladení.

Ultimátní příčinou může být např. optimalizace času shánění potravy. Je možné že některé, zvláště hmyzožravé druhy kladou brzy ráno kvůli tomu, že je tento čas nejméně vhodný pro shánění potravy a je proto využit ke kladení. Naopak druhy, které se mohou krmit během celého dne kladou později a mohou shánět potravu ještě před snášením (McMaster et al. 2004). Této hypotéze by odpovídal i vyšší počet směn před kladením u kosa (kolem tří až sedmi směn) než u pěnice, která klade první až druhou směnu na hnízdě (Obr. 18). Hypotézu však nepodporuje např. pozorování samic hmyzožravého skalníka indického, které sháněly potravu ještě před snášením (Sethi et al. 2010). Oppenheimer et al. (1996) navrhli, že úspora energie kladením dříve, než samice začne shánět potravu, by teoreticky měla být větší u druhů s větším poměrem vejce k hmotnosti těla a druhů s náročnější technikou sběru potravy. Toto tvrzení však Oppenheimer et al. (1996) výsledky nepodpořili. U hmyzožravého druhu, který měl náročnější techniku shánění potravy a relativně větší vejce autoři nepozorovali vazbu na brzké hodiny a naopak u zrnožravého druhu s menším vejcem ano. Alternativním vysvětlením rozdílů může být odlišnosti ve fyziologii tvorby vejce (Oppenheimer et al. 1996).

U délky kladení jsem pozorovala mírný nárůst, či absenci sezónního trendu. Biologická interpretace v tomto případě není jasná, zdánlivý nárůst u pěvušky (Obr. 5 a 6) může být způsoben menším vzorkem vajec. Zkreslení výsledků může být způsobeno také nerovnoměrným rozložením vajec různého pořadí ve vzorku během sezóny. Zdá se totiž, že ke konci sezóny přibývá hnízd nalezených v pozdější fázi kladení, často až v den snesení posledního vejce (Obr. 22). Např. u přítomnosti na hnízdě během 24 h pro pěnici je efekt dne roku kladný (Tab. 3), avšak při porovnání pouze posledních vajec není trend tak výrazný (Obr. 11). V případě pěvušky však výrazný pozitivní trend přetrvává i při hodnocení pouze posledních vajec, sezóna tak skutečně může mít na délku kladení vliv. Rostoucí sezónní trend je také u délky směn (Obr. 7) a přítomnosti během aktivní části dne i celého dne (Obr. 9 a 10) u kosa. Vysvětlením může být úspora času, kdy se u snůšek zahájených v pozdním období sezóny zvyšuje intenzita inkubace dříve v pořadí kladení, než u snůšek na začátku sezóny. Jedinci tak mohou reagovat na nedostatek zbývajících času na úspěšné vyhníždění. Důvod proč tento trend není tak silný u pěnice není jasný.

5.2. Závislost na pořadí vejce

Délka kladení. Zdá se, že délka kladení se u kosa a drozda od prvního vejce prodlužovala, poté zhruba od poloviny snůšky začínala klesat a nejkratší kladení bylo u posledního vejce. Podobný trend zaznamenal Feare et al. (1980) u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*). U pěnice zůstávalo kladení stále přibližně stejně dlouhé. Kladení pěvušky mělo rostoucí trend. U všech druhů se však průkazně lišilo jen poslední vejce vůči ostatním. U pěvců popsal odlišnou délku kladení posledního vejce např. Gill (2003), který u střízlíka amazonského (*Cantorchilus leucotis*) zaznamenal u prvních dvou vajec průměr kolem 17 min, ale u posledního 36 min. Také McMaster et al. (1999) ve studii o lesňáčku žlutém popisují delší směnu kladení u posledního vejce oproti předchozím, kdy už samice začala plně inkubovat. Autoři této studie zároveň sledovali samotný akt kladení podle chování samice, ten se mezi vejci snůšky nelišil. Naopak rozdíl mezi délkou kladení vajec různého pořadí nezaznamenal Sethi et al. (2010) u skalníka indického. Podobně u “něpěvců“ existuje variabilita v rámci snůšky. Např. u bernešky velké (*Branta canadensis*) zaznamenal Cooper (1978) postupné prodlužování délky



Obr. 22: Zastoupení vajec různého pořadí v průběhu sezóny dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Velikosti vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.

kladení od 152 min do 348 min. Důvodem může být nastupující inkubační chování. Naopak u husice australské (*Tadorna tadornoides*) bylo poslední kladení kratší (Marchant a Higgins 1990).

Délka intervalu kladení. Zdá se, že největší rozdíl v délce intervalu kladení byl u většiny druhů mezi předposledním a posledním intervalem až na pěníci, kde byl trend prodlužování intervalu plynulejší. Pokud trvá interval 24 hodin, jak uvádí literatura u mnoha pěvců (např. Cramp a Perrins 1993), tak se čas kladení nemění. Je-li interval delší než 24h, způsobí to postupné opoždění času kladení. Interval delší než 24 h je častý u pěvců i jiných řádů ptáků. Např. Oppenheimer et al. (1996) zaznamenali u tyranovce Oberholserova (*Empidonax oberholseri*) interval mezi vejci kolem 27 h, čas kladení měl proto široký rozptyl, kolem deseti hodin během dne. V některých případech docházelo i k přeskočení dne kladení. Naopak kratší interval, kolem 21 h 45 min uvádí Arheimer a Svensson (2008) u drozda kvíčaly (*Turdus pilaris*). Kratší interval kladení by teoreticky měl mít podobný efekt, tedy prodlužování rozptylu času kladení, jako delší interval. Jako hlavní možný důvod autor uvádí snížení rizika predace v době snášení. Kratšími intervaly se doba nakladení celé snůšky zkrátila o 9 % (Arheimer a Svensson 2008). V tomto případě si proto myslím, že přínos adaptivního zkrácení intervalu převažuje nad nutností kladení v konkrétním čase. Rozdíl v délce intervalu kladení mezi jednotlivými vejci popsal u špačků chovaných v zajetí Meier (1992). Interval kladení mezi vejci trval 24 h, avšak delší byl poslední, který trval 24 h a 54 min. Jako možnou příčinu této odchylky uvádí útlum činnosti vaječníků a vejcovodů na konci období kladení. Oproti tomu McMaster et al. (1999) u lesňáčka žlutého odchylku intervalu od 24 h mezi vejci ve snůšce nepozorovali. Postupné zkracování intervalu po prvních dvou vejcích do posledního vejce uvádí Cooper (1978) u bernešky velké.

Délka směn. Průměrná délka všech směn během dne kladení se u kosa významně nelišila u prvního ani posledního vejce vůči ostatním. Oproti tomu u pěníce jsem zaznamenala postupné znatelné prodlužování směn jak u samce, tak samice, což může být jedna z příčin zvyšující se přítomnosti na hnízdě (viz níže). U sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) Cooper a Voss (2013) uvádí, že samice postupně zkracovala délku směn na hnízdě během období inkubace. Toto chování může souviset s tepelnými ztrátami vejce, které rostou s postupným vývinem zárodku. Samice proto kompenzuje vyšší tepelné ztráty a udržuje stálou teplotu vajec krátkými, často se opakujícími směnami jak na hnízdě, tak mimo hnízdo, které využívá hlavně k nakrmení (Cooper a Voss 2013). U mnou pozorovaných druhů tyto změny nemusely být patrné, neboť jsem srovnávala pouze období kladení vajec, ne celé období inkubace, jako autoři práce. Na dobu kladení se zaměřili Morton a Perreyra (2010), kteří pozorovali postupný pokles v délce směn přítomnosti i absence, zároveň se zvyšující se celkovou přítomností, do snesení posledního vejce u drozda rezavoocasého (*Catharus guttatus*) a drozda stěhovavého. Wiebe et al. (1998) u poštolky obecné zjistili, že samice kladly většinou co druhý den. Inkubace probíhala jak ve dnech kladení tak i ve dnech mezi snesením vejce, avšak délka směn měla tendenci být delší v den snesení vejce.

Počet směn na hnízdě postupně rostl u kosa i obou pohlaví pěníce. Zatímco u kosa se pravděpodobně jedná o hlavní příčinu rostoucí přítomnosti na hnízdě, neboť délka směn zůstávala stejná, u pěníce má na rostoucí přítomnost vliv také narůstající délka směn. Podobně

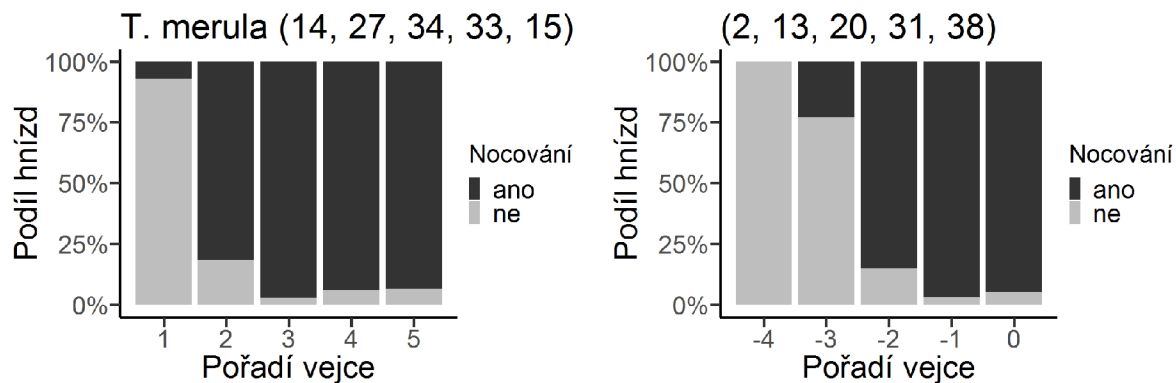
u jiných druhů pěvců rostl počet směn s postupným snášením vajec (Zerba a Morton 1983, Morton a Perreyra 2010). Cooper a Voss (2013) uvádí zvyšování frekvence směn mimo hnízdo v průběhu celého období inkubace.

Přítomnost během aktivní části dne postupně rostla u kosa i pěnice. Podobně u některých drozdovitých Morton a Perreyra (2010) uvádí postupný růst přítomnosti na hnízdě u po sobě jdoucích vajec snůšky a zároveň postupné zvyšování času inkubace, kdy teplota přesáhla fyziologickou nulu. Autor měřil přítomnost během aktivní části dne od východu do západu Slunce, tedy ne jako v této práci od prvního zasednutí samice na hnízdo či odlet po noční směně do posledního zasednutí na hnízdo. Čas východu a západu se ale se zahájením a koncem denní aktivity samice na hnízdě z většiny překrývají, výsledky jsou proto srovnatelné. Oproti tomu zahájení denní inkubace zaznamenal Williams a DeLeon (2019) u jiříčky modrolesklé (*Progne subis*) až od předposledního vejce. Také u nepěvců, např. u lysky americké (*Fulica americana*), rostla přítomnost samice na hnízdě během aktivní části dne s postupujícími dny kladení, což mělo prokazatelný vliv na pořadí líhnutí mláďat. Výsledky studie podporují hypotézu o životaschopnosti vajec, tedy že s dřívější inkubací (přítomností) se chrání zárodky ve vejcích. Naopak autor nepodporuje hypotézu o docílení věkové hierarchie a následné redukce počtu mláďat v případě nedostatku potravy (Arnold 2011). Přítomnost během kladení u papouška vrabčího (*Forpus passerinus*) vykazovala tři typy nástupu inkubace během denních hodin dle rychlosti a intenzity růstu přítomnosti (Grenier a Beissinger 1999).

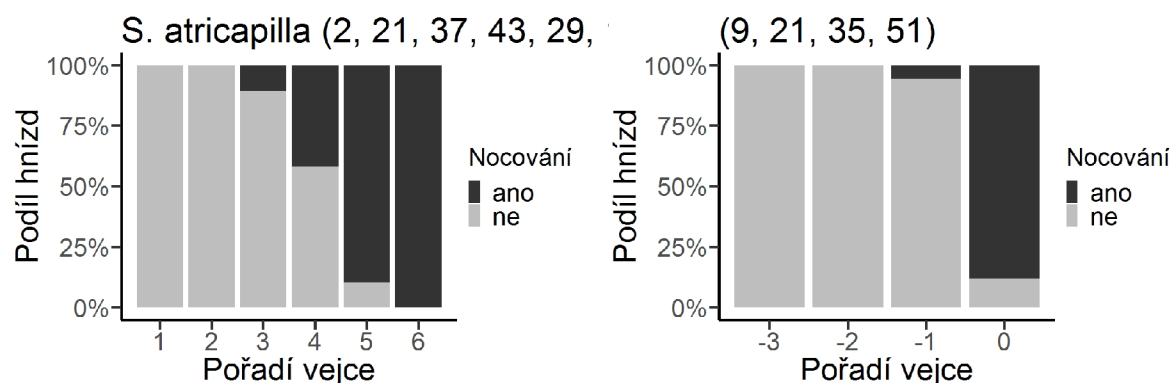
Na konci kladení dosáhla přítomnost samice na hnízdě během aktivní části dne u kosa podílu 0.67, což je méně než uvádí Fojtlová (2020) u kosa při inkubaci kompletní snůšky. Přítomnost pěnice se u posledního vejce podobala více přítomnosti při plné inkubaci (Brázdil 2020). Pro samce měla hodnotu 0.26 a pravděpodobně se ještě v průběhu hnízdění prodlužovala. Pro samici činila 0.57, což je téměř stejná hodnota jako uvádí Brázdil (2020). Zdá se tedy, že samčí přítomnost tvoří menší část přítomnosti na hnízdě také v době kladení vajec a zároveň nastupuje později, než u samice.

Přítomnost na hnízdě - 24h. Také přítomnost na hnízdě během celého dne se postupně zvyšovala s narůstající snůškou. Velký nárůst přítomnosti byl pravděpodobně způsoben u obou druhů zahájením noční inkubace. U kosa samice často začínala s noční inkubací již od druhého vejce (Obr. 23). Pro první vejce jsem však neměla příliš velký vzorek, proto jsem velký rozdíl mezi přítomností před a po zahájení noční inkubace nepozorovala. U pěnice se noční směnou přítomnost také prodloužila, noční směna ale začala zhruba u prostředních do posledních vajec snůšky (Obr 24), proto jsem rozdíl nemohla znatelněji pozorovat. V celkových datech proto kvůli různě velkým snůškám a zahájením noční přítomnosti u vejce různého pořadí vypadá nástup přítomnosti plynule, i když náhlé zvýšení přítomnosti po zahájení noční přítomnosti u jednotlivých hnízd mohlo být velké.

Wang a Beissinger (2009) stanovili pro jednotlivé snůšky 11 typů nástupu denní a noční inkubace, dle její kontinuity a rychlosti růstu. Podle podobnosti je dále řadí do čtyř kategorií. Nástup denní inkubace by se mohla u pěnice a kosa podobat typu *Slow Rise*, který se vyznačuje postupným nárůstem přítomnosti na hnízdě až do plné inkubace. Tento typ autoři uvádí jako častý typ nástupu denní inkubace. Zjistili ho např. u sýkory šedohnědé (*Baeolophus inornatus*) a sialie západní (*Sialia mexicana*). Nástup noční inkubace v mé práci



Obr. 23: Nocování samice kosa na hnízdě dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Velikosti vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.



Obr. 24: Nocování samice pěnice na hnízdě dle pořadí od prvního (1, vlevo) a posledního (0, vpravo) vejce. Velikosti vzorku pro příslušné pořadí jsou uvedeny v závorce.

zahrnuje pobyt na hnízdě během 24 h, nelze ho proto pozorovat samostatně. Domnívám se ale, že nástup byl podobný typu *Rapid Rise*. Po zahájení noční přítomnosti většina ptáků pokračovala v noční přítomnosti až do dokončení snůšky. Autoři tento typ popisují jako běžný typ nástupu noční inkubace u většiny druhů. Oba typy spadají do kategorie *Uninterrupted Rising (Rising)*, která se vyznačuje nepřerušovaným, různě intenzivním růstem od počátku do konce nástupu inkubace. Toto srovnání však není s mou prací zcela přesné, neboť autoři práce porovnávali nástup inkubace dle teploty vajec v hnízdě, ne jen podle přítomnosti samice na hnízdě. Není totiž jisté, zda samice zahřívá snůšku vždy když je přítomna na hnízdě (Anderson 1997). Wang a Beissinger (2009) sice srovnávali záznamy inkubace z kamer se záznamy z teplotních čidel a zjistili jen malý rozdíl a to v nadhodnocování inkubace u kamer, jednalo se však již o plnou inkubaci. Autoři také srovnávali inkubaci rozdělenou na denní a noční, kdy hranice tvořil východ a západ slunce, ne jako v mém případě první a poslední směna, tedy aktivní část dne a noční směna. V některých případech jsou v jejich práci započítány navíc dny po dokončení snůšky.

U pěvců uvádí nástup inkubace např. Haftorn (1978) u králíčka obecného (*Regulus regulus*). Přítomnost a inkubace postupně rostla a byla plně vyvinuta před snesením předposledního vejce. Noční přítomnost autor zaznamenal od začátku kladení, dle měření teploty však nastupovala noční inkubace postupně, zároveň s denní. Noční pobyt na hnízdě tedy nutně neznamenal inkubaci. Samice králíčka na začátku noční směny zaujala inkubační postoj, ale v průběhu noci postoj změnila a přestala inkubovat. Vejce i přesto udržovala nad úroveň teploty okolního prostředí, samotným vyzařováním tělesného tepla. U sýkory koňadry (*Parus major*) uvádí Haftorn (1981) inkubaci od prvního vejce, s dřívějším nástupem noční

a o něco později denní inkubací. U strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) zjistil Zerba a Morton (1983) rostoucí přítomnost s ustálením od předposledního vejce, tedy podobně jako jsem zaznamenala u pěnice. Mead a Morton (1985) zjistili u strnadce bělopásého (*Zonotrichia leucophrys oriantha*), že přítomnost začala od prvního vejce, ale noční přítomnost až od předposledního vejce. Inkubaci autoři nemohli porovnat, protože hnízda kontrolovali vizuálně, avšak líhnutí vajec odpovídalo pořadí snášení. Podobně jako jsem pozorovala u kosa (Obr. 24)., uvádí Morton a Perreyra (2010) u dvou druhů drozdovitých první noční směnu mezi prvním a druhým vejcem. Teplotu však samice ze začátku udržovala pouze na hodnotách mezi okolní a inkubační teplotou, s dalšími vejci teplota rostla.

U zástupců jiných řádů, např. u kachen zjistil Loos a Rohwer (2004) také postupný nástup inkubace. Teplota byla již od druhého vejce nad hranicí potřebnou pro embryonální vývoj, což je v rozporu s dříve rozšířeným názorem, že vrubozobí efektivně inkubují až po dokončení snůšky aby tím docílili synchronního líhnutí. Pozvolný nástup inkubace s vnitrodruhovou variabilitou zaznamenali Wiebe et al. (1998) u poštolky obecné. Platilo, že samice mohla být přítomná na hnízdě, aniž by teplota musela dosáhnout úrovně inkubační teploty. Autor rozdělil nástup inkubace na tři základní typy. Nejčastějším byl rostoucí (*rising*), u malé části jedinců zaznamenal nástup stabilní (*steady*) a pulzní (*pulsed*), které pravděpodobně souvisely s horší kondicí samice.

Pozvolný nástup přítomnosti na hnízdě a s ní často spojená inkubace má vliv na prodloužení doby líhnutí mláďat. Často se první snesená vejce líhnou dříve, než později snesená. Tento trend je patrný zvláště u posledních vajec v rámci snůšky. Zároveň u větších snůšek může nastat inkubace později (Haftorn 1981). Inkubace před dokončením snůšky může zapříčinit asynchronní líhnutí mláďat a s tím související částečné ztráty potomstva. To může být adaptací na aktuální dostupnost potravy, kdy později vylíhnutí jedinci jsou slabší a uhynou při nedostatku přísunu potravy, zatímco přežijí alespoň starší, silnější mláďata (Ricklefs 1965). Brzký nástup přítomnosti na hnízdě může být také způsobem, jak ochránit životaschopnost vajec, která u neinkubovaných vajec klesá s časem (Arnold et al. 1987, Veiga 1992). Zdá se, že nízké teploty nepředstavují tak vysoké riziko jako nadměrně vysoká teplota (Zerba a Morton 1983). Riziko poškození zárodku proto může být zvýšené v podmínkách s vysokými teplotami, jako jsou tropy (Stoleson a Beissinger 1999). Pokud by platila hypotéza, že neinkubovaná vejce mají menší životaschopnost, je možné, že kosí vejce jsou náchylnější k poškození, protože noční inkubaci zahajuje samice často již na začátku kladení. Oproti tomu u pěnice, která zahajuje noční inkubaci později, by mohla být vejce odolnější. Jiným důvodem může být úspora času a snížení rizika predace alespoň pro některá lépe vyvinutá mláďata, která se vylíhla dříve než zbytek snůšky (Hussel 1972). Také je možné, že tento jev nemusí být adaptací (Wiebe et al. 1998). Mead a Morton (1985) navrhují, že asynchronní líhnutí je pouze vedlejší efekt hormonálních změn řídících kladení a inkubaci.

U posledního vejce kos dosáhl přítomnosti 0.76. U samice pěnice to bylo 0.70, tedy méně než u kosa, ale na přítomnosti se podílel také samec, jehož přítomnost doplnila dalších 0.17, celkově tedy byla přítomnost na konci kladení vyšší u pěnice, což odpovídá předpokladu pro druhy s biparentální inkubací, u kterých bývá celková přítomnost vyšší než u druhů kde inkubuje pouze jedno pohlaví (Matysioková a Remeš 2014).

Pořadí směny kladení. U kosa se zdá, že naklazení posledního vejce předchází více směn než u předchozích vajec, u kterých jsem nepozorovala jasný trend. Oproti tomu u pěnice se vždy jednalo o první nebo druhou směnu samice v daný den. Pokud jsou ptáci z nějakého důvodu nuceni klást brzy ráno, jako je tomu u pěnice, mělo by klazení předcházet méně směn. Příčiny by mohly být podobné, jako u času kladení, např. optimalizace potravní strategie (McMaster et al. 2004), nebo vyšší energetické nároky či omezení mobility u druhů s větším poměrem hmotnosti těla a vejce (Oppenheimer et al. 1996), či méně pravděpodobná hypotéza o riziku rozbití vejce při aktivitách samice před klazením (Schifferli 1979).

Podíl směn samce pěnice. Podíl samčích směn s přibývajícími vejci snůšky postupně rostl. Bohužel jsem nenašla jinou práci která by poskytovala srovnatelná data.

5.3. Pozastavená klazení

V některých případech došlo během kladení u kosa, drozda a pěvušky k pozastavení kladení a prodloužení intervalu kladení. U pěvců, kteří mají interval kladení běžně dlouhý 24 h je občasné vynechání dne poměrně časté (Nilsson a Svensson 1993, Peer a Sealy 2000, Wang 2009). V některých studiích může jít o metodickou chybu, pokud je hnízdo částečně předováno. Poté vejce daného dne zdánlivě není při kontrole přítomno a může tak vzniknout dojem, že jedinec vynechal den kladení. V případě souvislého kamerového záznamu, jako v této práci, by měla být tato chyba vyloučena.

Uvolnění vajíčka (folikulu) do vejcovodu předchází tvorba žloutku, následně vajíčko prochází vejcovodem a je obalováno bílkem a skořápkou. K ovulaci může dojít pouze v omezeném časovém úseku nazývaném *open period*, který denně trvá kolem osmi hodin. Během této doby dochází k uvolňování luteinizačního hormonu, který umožní stimulaci ovulace. Pokud zrání vajíčka trvá déle než 24 h, ovulace se bude opožďovat do té doby, než se přestane shodovat s *open period* a k ovulaci poté dojde až další den na začátku další *open period*. To způsobí i následný posun v klazení vejce (Wiebe a Martin 1995, Oppenheimer et al. 1996). Toto chování bych proto teoreticky měla pozorovat u druhů, které mají interval o něco delší než 24 h, což nemá žádný z druhů v mé práci. U konkrétních jedinců jsem pro porovnání délky směn předcházející vynechání kladení neměla dostatečné údaje, protože se většinou jednalo již o první interval, tedy interval mezi prvním a druhým vejcem. Nilsson a Svensson (1993) tvrdí, že přerušení souvisí s množstvím potravní nabídky. Tomas (2015) uvádí, že vynechaná klazení je možná strategií jak načasovat dobu líhnutí vajec na období s nejvyšší potravní nabídkou.

6. Závěr

V této práci jsem popsala některé aspekty chování na hnízdě během kladení u čtyř druhů otevřeně hnízdících pěvců. Klazení kosa černého a drozda zpěvného bylo oproti klazení pěnice černohlavé a pěvušky modré zahájeno později po východu Slunce a s větším rozptylem během dne. Zároveň trvalo déle. V průběhu sezóny se čas kladení pěnice relativně opožďoval vůči východu slunce. Délka kladení se v průběhu sezóny prodlužovala u pěvušky. Při

porovnání vajec podle pořadí v rámci snůšky byla délka kladení posledního vejce kratší u většiny druhů. Délka intervalu kladení, délka směn, počet směn a přítomnost na hnízdě se s pořadím často prodlužovala. Pořadí směny kladení v rámci dne u kosa rostlo a u pěnice zůstávalo stejné. Kratší kladení v dřívějších ranních hodinách u pěnice a pěvušky odpovídá tvrzení o optimalizaci potravní strategie, kdy je pro hmyzožravé druhy výhodnější klást dříve a kratší dobu, než u omnivorních jako je kos a drozd. Délka směn, počet směn a přítomnost na hnízdě zvyšující se s pořadím vejce poukazují na nástup částečné inkubace, která byla zjištěna i u jiných druhů pěvců. Důvodem inkubace před dokončením snůšky může být např. ochrana životaschopnosti zárodku ve vejci či úspora času rodiče. Pro srovnání skutečné inkubace a přítomnosti na hnízdě by bylo přínosné sledovat vývoj teploty snůšky. Čas a délka kladení může souviset s fylogenezí druhů. Např. u rodu *Turdus* se zdá, že je odlišný od ostatních dosud studovaných skupin pěvců.

7. Literatura

Anderson, T. R. 1997. Intermittent incubation during egg laying in House Sparrows. *Wilson Bulletin* 109, 324–328.

Arheimer, O. & Svensson, S. 2008. Breeding performance of the Fieldfare *Turdus pilaris* in the subalpine birch zone in southern Lapland: a 20 year study. *Ornis Svecica* 18, 17–44.

Arnold, T. W. 2011. Onset of incubation and patterns of hatching in the American Coot. *Condor* 113: 107–118.

Arnold, T. W., Rohwer, F. C. & Armstrong, T. 1987. Egg viability, nest predation, and the adaptive significance of clutch size in prairie ducks. *American Naturalist* 130: 643–653.

Brackbill, H. 1958. Nesting behavior of the Wood Thrush. *Wilson Bulletin* 70: 70–89.

Brázdil, T. 2020. Inkubační chování pěnice černohlavé. Diplomová práce, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

Cade, T. J. & Atkinson, E.C. 2002. Northern Shrike (*Lanius excubitor*). In *The Birds of North America*, No. 671 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

Clark, A. B. & Wilson, D. S. 1981. Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction, and nest failure. *Quarterly Review of Biology* 56: 253–277.

Coleman, J. D. 1972. The Breeding Biology of the Rook *Corvus frugilegus* L. in Canterbury, New Zealand. *Notornis* 19: 118–39.

Conder, P. J. 1948. The breeding biology and behaviour of the Continental Goldfinch *Carduelis carduelis carduelis*. *Ibis* 90: 493–525.

Cooper, C. B. & Voss, M. A. 2013. Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. *Plos One* 8: e65521.

Cooper, J. A. 1978. The history and breeding biology of the Canada Geese of Marshy Point, Manitoba. *Wildlife Monographs* 61: 3–87.

Cramp, S. & Brooks, D.J., eds. 1988. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, Volume V: Flycatchers to Thrushes. Oxford University Press, Oxford.

Cramp, S. & Brooks, D.J., eds. 1992. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, Volume VI: Warblers. Oxford University Press, Oxford.

Cramp, S. & Perrins, C.M., eds. 1993. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, Volume VII: Flycatchers to Shrikes. Oxford University Press, Oxford.

Cramp, S. & Perrins, C.M., eds. 1994 (a). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, Volume VIII: Crows to finches. Oxford University Press, Oxford.

Cramp, S. & Perrins, C.M., eds. 1994 (b). Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, Volume IV: Bunting and New World Warblers. Oxford University Press, Oxford.

Creutz, G. 1955. Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* [Pallas]). *Journal für Ornithologie* 96: 241–326.

Edgar, A. T. 1966. Welcome Swallows in New Zealand 1958 –1965. *Notornis* 13: 27–60.

Feare, C. J., Spencer, P. L. & Constantine, D. A. T. 1982. Time of egg-laying of starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 124: 174–178.

Flint, P. L., Lindberg, M. S., MacCluskie, M. C. & Sedinger, J. S. 1994. The adaptive significance of hatching synchrony of waterfowl eggs. *Wildfowl* 45: 248–254.

Fojtlová, M. 2020. Inkubační chování kosa černého v lesním a urbánním prostředí. Diplomová práce, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

Frith, C. B. 1994. Egg laying at long intervals in bowerbirds (Ptilonorhynchidae). *Emu* 94: 60–61.

Gill, S. A. 2003. Timing and duration of egg laying in duetting Buff-breasted Wrens. *Journal of Field Ornithology* 74: 31–36.

- Grenier, J. L. & Beissinger, S. R. 1999. Variation in the onset of incubation in a neotropical parrot. *Condor* 101: 752–761.
- Haftorn, S. 1981. Incubation during the egg-laying period in relation to clutch-size and other aspects of reproduction in the Great Tit *Parus major*. *Ornis Scandinavica* 12: 169–185.
- Haftorn, S. 1978. Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest *Regulus regulus*. *Ornis Scandinavica* 9: 2–21.
- Haftorn, S. 1996. Egg-laying behavior in tits. *Condor* 98: 863–865.
- Houdelier, C., Guyomarc'h, C. & Lumineau, S. 2002. Daily temporal organization of laying in Japanese quail: variability and heritability. *Chronobiology international* 19: 377–392.
- Hussell, D. J. 1972. Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecological monographs* 42: 317–364.
- Kren, J. & Zoerb, A.C. 1997. Northern Wheatear (*Oenanthe oenanthe*). In *The Birds of North America*, No. 316 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Lack, D 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302–352.
- Loos, E. R. & Rohwer, F. C. 2004. Laying-stage nest attendance and onset of incubation in prairie nesting ducks. *Auk* 121: 587–599.
- Marchant, S. & Higgins, P. J. 1990: *Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic birds. Volume I: Ratites to ducks, part B: Australian Pelican to Ducks.* Oxford University Press, Melbourne.
- 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.
- McMaster, D. G., Neudorf, D. L., Sealy, S. G. & Pitcher, T. E. 2004. A comparative analysis of laying times in passerine birds. *Journal of Field Ornithology* 75: 113–122.
- McMaster, D. G., Sealy, S. G., Gill, S. A. & Neudorf, D. L. 1999. Timing of egg laying in Yellow Warblers. *Auk* 116: 236–240.
- Mead, P. S. & Morton, M. L. 1985. Hatching asynchrony in the Mountain White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys oriantha*): A selected or incidental trait?. *Auk* 102: 781–792.
- Meijer, T. 1992. Egg-laying patterns in captive starlings. *Ardea* 80: 301–310.

- Morton, M. L. & Pereyra, M. E. 2010. Development of incubation temperature and behavior in thrushes nesting at high altitude. *Wilson Journal of Ornithology* 122: 666–673.
- Muma, K. E. 1986. Seasonal changes in the hour of oviposition by Red-winged Blackbirds in southwestern Ontario. *Journal of Field Ornithology* 57: 228–229.
- Nilsson, J. Å. & Svensson, E. 1993. The frequency and timing of laying gaps. *Ornis Scandinavica* 24: 122–126.
- Oppenheimer, S. D., Pereyra, M. E. & Morton, M. L. 1996. Egg laying in Dusky Flycatchers and White-crowned Sparrows. *Condor* 98: 428–430.
- Peer, B. D. & Sealy, S. G. 1999. Laying time of the Bronzed Cowbird. *Wilson Bulletin* 111: 137–139.
- Peer, B. D. & Sealy, S. G. 2000. Conspecific brood parasitism and egg rejection in Great-tailed Grackles. *Journal of Avian Biology* 31: 271–277.
- Pikula, J. 1969. Contribution towards the knowledge of ecology and breeding biology of *Turdus philomelos* in Czechoslovakia. *Zoologické listy* 18: 313–368.
- Ricklefs, R. E. 1965. Brood reduction in the Curve-billed Thrasher. *Condor* 67: 505–510.
- Sealy, S. G., Neudorf, D. L. & Hill, D. P. 1995. Rapid laying by Brown-headed Cowbirds *Molothrus ater* and other parasitic birds. *Ibis* 137: 76–84.
- Sethi, V. K., Bhatt, D., Kumar, A. & Naithani, A. B. 2010. Aspects of Egg Laying in Indian Robin (*Saxicoloides fulicata*). *Life Science Journal* 7: 138–140.
- Schifferli, L. 1979. Warum legen Singvögel (*Passeres*) ihre Eier am frühen Morgen. *Ornithologische Beobachter* 76: 33–36.
- Skutch, A. F. 1952. On the hour of laying and hatching of birds' eggs. *Ibis* 94: 49–61.
- Slagsvold, T. 1986. Asynchronous versus synchronous hatching in birds: experiments with the pied flycatcher. *Journal of Animal Ecology* 55: 1115–1134.
- Snow, D. W. 1958. The breeding of the Blackbird *Turdus merula* at Oxford. *Ibis* 100: 1–30.
- Stoleson, S. H. & Beissinger, S. R. 1999. Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *Journal of Animal Ecology* 68: 951–962.
- Summers, R. W. 2006. Patterns of nest attendance by a pair of Parrot Crossbills. *British Birds* 99: 562–568.

- Thompson, W. L. 1960. Agonistic behavior in the House Finch. Part I: Annual cycle and display patterns. *Condor* 62: 245–271.
- Trost, C. H. 1999. Black-billed Magpie (*Pica pica*). In *The Birds of North America*, No. 389 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Veiga, J. P. 1992. Hatching asynchrony in the house sparrow: a test of the egg-viability hypothesis. *American Naturalist* 139: 669–675.
- Wang, J. M. & Beissinger, S. R. 2009. Variation in the onset of incubation and its influence on avian hatching success and asynchrony. *Animal Behaviour* 78: 601–613.
- Wang, J. M. & Beissinger, S. R. 2011. Partial incubation in birds: its occurrence, function, and quantification. *Auk* 128: 454–466.
- Weatherhead, P. J., Montgomerie, R. D. & McRae, S. B. 1991. Egg-laying times of American Robins. *Auk* 108: 965–967.
- Weaver, R. L. & West, F. H. 1943. Notes on the breeding of the Pine Siskin. *Auk* 60: 492–504.
- White, F. N. & Kinney, J. L. 1974. Avian Incubation: Interactions among behavior, environment, nest, and eggs result in regulation of egg temperature. *Science* 186: 107–115.
- Wiebe, K. L. & Martin, K. 1995. Ecological and physiological effects on egg laying intervals in ptarmigan. *Condor* 97: 708–717.
- Wiebe, K. L., Wiehn, J., & Korpimäki, E. 1998. The onset of incubation in birds: can females control hatching patterns? *Animal Behaviour* 55: 1043–1052.
- Williams, H. M. & DeLeon, R. L. 2020. Deep learning analysis of nest camera video recordings reveals temperature-sensitive incubation behavior in the purple martin (*Progne subis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 74: 1–12.
- Zerba, E. & Morton, M. L. 1983. The rhythm of incubation from egg laying to hatching in Mountain White-crowned Sparrows. *Ornis Scandinavica* 14: 188–197.