

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Denní doba a délka snášení vajec u ptáků

Bakalářská práce
Marie Hánová
Biologie a ekologie

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.
Olomouc 2018

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Denní doba a délka snášení vajec u ptáků vypracovala pod vedením školitele bakalářské práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury.

V Olomouci dne 25. 7. 2018

Podpis:

Ráda bych touto cestou vyjádřila poděkování školiteli Doc. Karlu Weidingerovi za jeho cenné rady a trpělivost při vedení mé bakalářské práce. Rovněž bych chtěla poděkovat Janu Filipi, Stanislavu Matuškoví, Josefu Hetclovi a Jiřímu Dvořákovi za poskytnuté informace o kladení u chovaných ptáků. Velký dík patří také mé rodině, která je mi vždy velkou oporou.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Marie Hánová

Název práce: Denní doba a délka snášení vajec u ptáků

Typ práce: bakalářská práce

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

Rok obhajoby: 2018

Abstrakt:

Čas a délka kladení je jedním z méně prozkoumaných aspektů hnízdní biologie u ptáků. Od konce 19. století do současnosti se pro zjištění času kladení v rámci dne nejčastěji používá přímá kontrola a souvislé pozorování hnízd. Mezi novější a přesnější metody patří sledování pomocí senzorů a kamer. Čas kladení je velmi variabilní, avšak v hrubých kategoriích lze většinu druhů rozdělit na ptáky kladoucí brzy ráno, dopoledne, v noci, nebo kdykoli během dne. Čas snášení vykazuje variabilitu nejen mezi druhy, ale i mezi jedinci v rámci druhu a na úrovni snůšky. Výsledný čas kladení je kombinací fyziologických a ekologických faktorů, které zatím nejsou zcela prozkoumány. Čas kladení je třeba interpretovat vždy v souvislosti s variabilitou délky intervalu mezi kladením po sobě jdoucích vajec. Délka směny kladení jednoho vejce rovněž vykazuje značnou variabilitu na všech studovaných úrovních. Z faktorů vysvětlujících tuto variabilitu je nejznámější mezi-/vnitrodruhový hnízdní parazitismus, kdy parazitické kladení je zrychlené. Dosavadní publikovaná data o času a délce směny kladení nejsou dostatečně kvalitní pro srovnávací analýzy.

Klíčová slova: čas kladení, délka směny kladení, interval kladení, snášení, ovulace

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Marie Hánová

Title: Laying time and laying bout in birds

Type of thesis: bachelor thesis

Supervisor: Doc. Mgr. Karel Weidinger, Dr.

The year of presentatiton: 2018

Abstract:

Time of day of laying and length of laying are ones of the less explored aspects of birds' biology. Direct control and continuous observation of nests are most frequent used methods for nest monitoring, from the end of the 19th century to the present time. Newer and more precise methods include sensors and camera tracking. Laying time is very variable, but in rough categories most species can be divided into birds that lay early in the morning, in the morning, at night or throughout the day. Laying time may vary between species, individuals, and eggs. Laying time is a combination of physiological and ecological factors that have not yet been fully investigated. Laying time should always be interpreted in relation to the variability of the laying interval. The duration of laying one egg (laying bout) also varies at all levels studied. One of the factors explaining this variability is the most well-known inter-/intraspecific breeding parasitism when parasitic laying is shorter. The previously published data on the laying time and laying bout are not good enough for comparative analysis.

Keywords: laying time, laying bout, laying interval, oviposition, egg deposition, ovulation

Obsah

1. Úvod.....	7
2. Metodika	9
3. Výsledky	10
3.1. Používané metody	10
3.1.1. Opakované kontroly hnízd	10
3.1.2. Souvislé přímé pozorování hnízd.....	12
3.1.3. Monitoring hnízd pomocí senzorů	13
3.1.4. Monitoring hnízd pomocí kamer.....	14
3.1.5. Letální metody - pitva folikulů	15
3.1.6. Výzkum v chovech.....	16
3.2. Čas kladení	17
3.2.1. Mezdruhová variabilita času kladení	17
3.2.2. Vnitrodruhová variabilita času kladení	22
3.2.3. Variabilita času kladení v rámci snůšky	23
3.3. Délka směny kladení	26
3.3.1. Mezdruhová variabilita směny kladení	26
3.3.2. Vnitrodruhová variabilita směny kladení.....	27
3.3.3. Variabilita směny kladení v rámci snůšky	28
4. Závěr	30
5. Literatura	31

1. Úvod

Jedním z charakteristických znaků ptáků je rozmnožování pomocí vajec, oviparie. Zárodek vyvíjející se ve vejci je po snesení plně závislý na zdrojích obsažených ve vejci, zcela nezávislý na výživě od matky. Tvorba vejce začíná vznikem žloutků ve vaječniku samice, po sestupu do vejcovodu může být vejce oplodněno. Během ovulace, tedy po uvolnění vajíčka z vaječniku, vzniká vždy jen jedno vejce. Žloutek je postupně opatřen chalázovými poutky, vrstvami bílku, podskořápečnými membránami a skořápkou, nakonec se tvoří kutikula (Podulka et al. 2004). Poté je vejce připraveno ke snášení, dochází ke kladení. Mnoho studií se zabývalo načasováním kladení v rámci hnízdní sezóny (Ulenaers a Dhondt 1991, Pulliainen et al. 1994, Meijer a Langer 1995, Bêty et al. 2003). Mezi možné vlastnosti jedinců ovlivňující začátek snůšky patří např. věk hnízdicí samice (Perrins 1970) nebo délka pouta mezi partnery hnízdicího páru (Perrins 1970). Platí, že druhy hnízdicí v temperátní zóně mají hnízdní sezónu omezenou na přibližně tři měsíce v roce, zatímco tropické druhy mohou hnízdit v intervalu až šesti měsíců (Podulka et al. 2004). Dalšími ekologickými faktory jsou např. nabídka potravy (Perrins 1970), délka fotoperiody (Farner 1985), nebo teplota prostředí (Smith 1982). Z výzkumů je zřejmé, že správné načasování má velký dopad na úspěšnou reprodukci, přežívání mláďat a tím i na celkovou fitness jedinců.

Poměrně málo pozornosti se však dostává načasování kladení v rámci dne, tj. kdy ptáci snášejí vejce v rozmezí 24 hodinového denního rytmu. Poznání tohoto aspektu ptačího chování a vlivů na něj působících, může být neméně důležité pro pochopení kompletní hnízdní biologie ptáků. Přesto je o tématu načasování kladení v rámci dne u většiny druhů stále málo známo a variabilita v denní době kladení mezi druhy i v rámci druhu a případný adaptivní význam této variability zůstává nejasný.

Obecně platí představa, že většina ptáků klade brzy ráno (Schifferli 1979, Podulka et al. 2004), ale jak se ukázalo, není to tak jednoznačné. Skutch (1952) uvádí první komplexnější pojednání o čase kladení u ptáků, v práci uvádí načasování 40 tropických amerických druhů. Mezi další větší studie zabývající se tímto tématem patří souhrn časů kladení některých evropských druhů (Schifferli 1979). Podle doby snášení rozdělil autor druhy na dvě skupiny. První skupinu tvořili ptáci hnízdicí brzy ráno a druhou tvořil zbytek druhů, které hnízdí v jiné části dne. Problém načasování řeší také studie zaměřené na vybrané druhy pěvců (Nolan 1978, Weatherhead et al. 1991,

Oppenheimer et al. 1996, Gill 2003) a v menší míře také nepěvců (Seel 1973, Watson et al. 1993, Wiebe a Martin 1995). Poznatky o načasování se také vyskytují roztroušeně v popisech hnízdní biologie jednotlivých druhů (např. Fordham 1964, Alison 1975, Schreiber et al. 1979). Mezi novější rešerše týkající se načasování kladení v rámci dne patří práce shrnující dosavadní poznatky o čase snášení vlhovců (Icteridae) a některých hostitelů vlhovce hnědohlavého (*Molothrus ater*) (Scott 1991). McMaster et al. 2004 uvádí časy a délku kladení 21 druhů pěvců.

Interval kladení je celkem často sledovaná proměnná, jedná se o čas mezi snesením dvou po sobě jdoucích vajec. Interval kladení přímo ovlivňuje, nebo je ovlivňován časem kladení, proto jsou údaje o něm bez přesného času kladení pouze odhadem. U pěvců se interval většinou pohybuje okolo jednoho dne (Meijer 1992, Meek a Robertson 1995, McMaster et al. 1999), u ostatních skupin ptáků je to od jednoho do několika dní (Vermeer 1963, Watson et al. 1993, Mallory a Lumsden 1994). Pokud je interval výrazně delší nebo kratší než 24 h mění se i čas kladení, u vícekusových snůšek tak mohou být vejce snesena v různý čas.

Směna kladení vejce u ptáků, tedy délka nepřerušovaného pobytu samice na hnízdě, během kterého je sneseno vejce, je taktéž opomíjené téma. U většiny druhů začíná inkubace vajec až po dokončení snůšky (Podulka et al. 2004), proto se samice zdržuje na hnízdě jen určitou dobu, často jen během směn kladení. Více pozornosti je tradičně věnováno délce směny u hnízdních parazitů, jak pěvců tak nepěvců (Seel 1973, Peer a Sealy 1999). Údaje o směně kladení u ostatních neparazitických druhů jsou většinou uvedené v pracích, kde byl zjišťován i čas snášení (Nolan 1978, Muma 1986, McMaster et al. 1999). Například Sealy et al. (1995), shrnuli poznatky o délkách směn hnízdních parazitů, jak mezidruhových, tak i vnitrodruhových.

V této práci chci shrnout dostupné poznatky o načasování kladení vajec u ptáků v rámci dne. V první části popíšu druhy metod, pomocí kterých se načasování zjišťuje, v druhé a třetí části uvedu dosavadní poznatky o časech a délkách směn kladení a zmíním možné příčiny jejich variability.

2. Metodika

Pro hledání informací jsem z citačních databází používala Web of Science (<http://www.webofknowledge.com>); vyhledávání jsem ukončila k datu 20.6.2018. Pro vyhledávání článků jsem použila tato klíčová slova v různých kombinacích: birds, egg, oviposition, deposition, laying, ovulation, timing, nesting. Problémem bylo, že vyhledáváním pomocí těchto slov bylo vygenerováno velké množství článků, ale jen minimum z nich se týkalo studovaného problému, např. při zadání kombinace „time oviposition bird egg“ bylo nalezeno 99 prací, ale pouze osm obsahovalo některou ze žádaných informací. U vhodných článků, vybraných na základě titulu a abstraktu, jsem dále prohledávala plné texty, zda obsahují informaci o načasování a délce kladení. U vhodných článků jsem dále prohledávala citované a citující práce.

Z monografické literatury jsem nejdříve prohledávala Handbook of the Birds of the World. Systematicky jsem prohledala prvních osm svazků. Snažila jsem se najít existující informace o charakteristickém načasování kladení v kapitolách pro jednotlivé čeledě, v podkapitole "Breeding". Bylo zde minimum informací o načasování v rámci dne, maximálně informace typu brzy ráno (např. Alcedinidae), v noci (Todidae) atd. Úsilí vynaložené na hledání v tomto zdroji nebylo adekvátní nalezeným výsledkům, proto jsem po osmém svazku prohledávání v tomto zdroji ukončila. Dále jsem prohledávala edice The Birds of North America (720 druhů), Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa (807 druhů) a Handbook of Australian, New Zealand and Antarctic Birds (956 druhů), kde bylo údajů podstatně víc. Údaje o kladení jsem se snažila získat také od lidí, nebo spolků chovajících ptáky v zajetí. Pomocí e-mailu jsem oslovila čtyři sokolnické organizace, 17 holubářů a jednu zoologickou zahradu. Odpověděli tři sokolníci, ale bez potřebných informací. Z holubářů odpovědělo šest, z toho čtyři s poskytnutím informací o chovaných ptácích. Zoologická zahrada odpověděla, ale taktéž neměla požadované informace.

Počet druhů informací se v každém zdroji lišil, ale pokud to bylo možné, tak jsem z článků vypisovala k jednotlivým druhům čas snášení, délku směny, čas mezi snesením jednotlivých vajec, datum studie (pro zjištění délky dne), velikost vzorku (počet hnízd a/nebo vajec) a metodu výzkumu.

Údaje se zásadně lišily v kvalitě záznamu. Na jedné straně šlo o práce kdy autor uvádí podrobnosti o metodice i čase kladení (Nolan 1978, McMaster et al. 1999), kdy

autoři například rozlišují délku směny kladení (pobyt na hnízdě) i skutečnou délku kladení. Na druhé straně existují také záznamy bez uvedení metodiky, velikosti vzorku, konkrétního času či dalších podrobností (Johnson 1995). Následující porovnání je proto ve velmi hrubých kategoriích. Většinou nebyly k dispozici kvantitativní údaje o načasování, ale jen slovní popis. Proto jsem musela jednotlivé druhy pro zjednodušení zařadit do kategorií. Pokud autor uvedl čas slovně např. "brzy ráno", byl druh zařazen do příslušné kategorie. Pokud byl uveden konkrétní čas, tak jsem jako horní hranici kategorie brzy ráno zvolila čas 08:00, nebo 3 h po východu slunce, pro kategorii "ráno až dopoledne" čas 12:00, pro kategorii "odpoledne" čas 18:00 a kategorii "večer nebo v noci" čas 03:00. Kategorii "kdykoliv během dne", jsem použila u druhů, kde byl příliš široký časový interval kladení, nebo několik různých časů během dne.

Kvůli nepřesnosti údajů nebylo možné převádět čas vzhledem k východu sluce. Cílem práce nebyla srovnávací analýza zohledňující fylogenezi. Údaje o kladení jednotlivých druhů jsem se pokusila shrnout na úrovni čeledi. Použila jsem klasifikaci podle Handbook of the Birds of the World Alive (<https://www.hbw.com>).

3. Výsledky

3.1. *Používané metody*

3.1.1. Opakované kontroly hnízd

V terénních podmínkách je nejčastější a nejdéle užívanou metodou pro zjištění času kladení vajec u ptáků a celkově hnízdní biologie přímá kontrola hnízd (tab. 1). Nejstarší záznam použití metody pro zjištění načasování kladení jsem zjistila u popisu pozorování hnízdění lesňáčka loisiánského (*Vermivora bachmanii*) (Widmann 1897). Jedná se o metodu, kdy autor v jistých časových intervalech opakovaně navštěvuje hnízdo, hnízdní budku či noru za účelem zjištění obsahu hnízda. Nevýhodou je, že tímto způsobem se většinou vyruší hnízdící samice a výsledky načasování kladení či inkubace mohou být zkresleny. Problém může být také narušení okolí hnízda a následná predace, která zapříčiní menší hnízdní úspěšnost a tím další zkreslení výsledků (Westmoreland a Best 1985). Další nevýhodou je velká nepřesnost údajů. V případě prací uvádějících čas

kladení se interval návštěv pohybuje od hodin (Feare et al. 1982, Meijer 1992, Oppenheimer et al. 1996) do několika dní (Morse et al. 1969). Často jsou kontroly dvakrát až třikrát denně (Weidmann 1956, Vermeer 1963, Watson et al. 1993). Proto je tato metoda pro zjištění načasování kladení v rámci dne, oproti načasování v rámci sezóny, nepříliš vhodná. Výsledky jsou udávány ve velkých časových rozmezích, např. u vlaštovky zelené (*Tachycineta thalassina*) uvádí Combellack (1954) čas snášení 18:05 až 08:20, či je údaj popsán pouze slovně, např. brzo ráno u strnada černovousého (*Calcarius mccownii*) (Mickey 1943), v noci nebo brzo ráno u alkouna obecného (*Cephus grylle*) (Winn 1950). Čas kladení se většinou udává jen jako vedlejší výsledek při návštěvách hnízd za jiným účelem, např. zjišťování velikosti snůšek. Výhodou metody je technická nenáročnost kontrol a tím i možnost monitoringu většího počtu hnízd. Přímá kontrola je mnohdy nezbytná i u ostatních typů sledování hnízd, např. pro výměnu baterií u kamerového zařízení (Summers 2006), nebo v kombinaci s přímým pozorováním pro zjištění obsahu hnízda, či značení vajec (Parmelee et al. 1959, Wiebe a Martin 1995).

Pokud se kontrola hnízd provádí alespoň dvakrát denně, je čas snášení většinou vypočítán jako střed dvou kontrol, kdy při jedné nebylo vejce přítomno a při další již ano (Brackbill 1958, Weatherhead et al. 1991). Druhy s intervalem kladení kolem 24 hodin jsou v novějších pracích (Meek a Robertson 1995, McMaster et al. 1999, Arendt 2011) hodnoceny metodou kterou publikoval Scott (1993). Tento způsob je méně časově náročný, kontrola hnízd je vyžadována jednou denně, avšak je potřeba většího vzorku hnízd. Princip spočívá v určení mediánu času snesení vejce daného dne. Prováděné kontroly musí být rozděleny podle hodiny kdy byly prováděny. U kontrol musí být záznam, zda bylo vejce, jehož snesení se ten den očekává, v danou hodinu přítomno či ne. V hodinu, kde poměr přítomnosti vejce překročí 50% hranici nad nepřítomností, se střed tohoto intervalu pokládá za čas (medián) snášení. Na příkladu dat uvedených v tabulce 2 je to v rozmezí 06:30 - 07:30, medián je tedy 07:00.

Tabulka 1: Zastoupení používaných metod v nalezených publikacích kde byla metoda výslovně zmíněna.

Metoda	Počet prací
opakovaná kontrola hnízd	116
přirozené souvislé přímé pozorování hnízd	86
podmínky senzory	18
kamery	12
pitva folikulů	2
chov	16
celkem prací	180

Tabulka 2: Podíl snesených vajec a čas kontroly hnízda pozorovatelem u drozdce černohlavého (*Dumetella carolinensis*), London, Ontario, EST (Eastern Standard Time). (Zdroj dat: Scott 1993: Table 1.)

čas návštěvy (EST)	vejce v daný den		podíl hnízd s	
	přítomno	nepřítomno	přítomným vejcem	
04:30 - 05:29	0	27	0/27 (0%)	
05:30 - 06:29	4	32	4/36 (11%)	
06:30 - 07:29	18	14	18/32 (56%)	
07:30 - 08:29	26	6	26/32 (81%)	
po 08:29	88	1	88/89 (99%)	

3.1.2. Souvislé přímé pozorování hnízd

Velmi často používanou metodou je souvislé pozorování hnízd (tabulka 1). Jeden z prvních publikovaných časů kladení zjištěný pomocí přímého pozorování se nachází v popisu hnízdění lesňáčka modrohřbetého (*Dendroica caerulescens*) (Harding 1931). Mezi jednotlivými studiemi se způsob pozorování značně liší, ale celkově lze říct, že se jedná o monitoring hnízdního chování, se snahou o co nejmenší narušení přirozeného chování ptáků (McMaster et al. 1999). Délka pozorování může trvat několik hodin (Schantz 1939), až celý den, od východu slunce do setmění (Nolan 1978), nebo v noci (Jouventin et al. 1985). Otevřená hnízda jsou často sledována z pozorovatelem. Ty mohou být ukryty v blízkosti hnízda, ve vzdálenosti umožňující

pozorovat detailní chování pouhým okem (McMaster et al. 1999), či dále, desítky až stovky metrů (Schreiber 1977, Birkhead a Lessells 1988) vyžadující použití dalekohledů. U dutinově hnízdících druhů je chování ptáku sledováno před hnízdem (Meek 1995), nebo může být přístup k pozorování bez narušení řešen průhledy do dutiny. Jackson (1976) pozoroval hnízdící šplhavce z pozorovatelný skrze zasklený otvor, který vytvořil na původní dutině. Taktéž budky mohou být vybaveny skleněnou stěnou, např. u rorýse obecného (*Apus apus*) (Lack a Lack 1951), či sýkor (Haftorn 1996). U druhů obývajících hnízdní nory (např. Procellariidae), je možné vyhloubit k hnízdu pozorovací otvor (Jouventin et al. 1985). Nezřídka jsou publikována také pozorování z “okna“, kdy pták zahnízdí v blízkosti domu a autor tak má dobrou příležitost k nerušenému pozorování průběhu hnízdění (Potter 1980). Zajímavostí je popis hnízdního chování u stehlíka obecného (*Carduelis carduelis*), který autor zaznamenal z blízkosti pár metrů ve vězení v Německu, jakožto válečný zajatec (Conder 1948). Nevýhodou souvislého pozorování je velká časová náročnost, v některých případech i technická náročnost. Výhodou je menší narušení přirozeného chování ptáků a poměrně přesný přehled o dění na hnízdě. Čas snášení bývá ze sledování určen jako přilet nebo usazení samice na hnízdo (Nolan 1978), nebo jako čas středu směny na hnízdě, kdy bylo vejce sneseno (Scott 1991).

3.1.3. Monitoring hnízd pomocí senzorů

Jeden z prvních údajů o kladení zaznamenaný pomocí přístrojů popisuje Schantz (1939). Jednalo se o sledování dvou hnízd drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*) pomocí elektrické aparatury v kombinaci s přímým pozorováním, kde senzor byl tvořen zvonečkem zaznamenávajícím vztup jedince na hnízdo. Od tohoto roku do současnosti jsem našla používání různých druhů senzorů pro načasování snášení u 17 prací. U většiny případů jde o termoreceptory, či senzory změny váhy, tedy o zařízení poskytující relativně přesný záznam dění na hnízdě. Výhodou je menší časová náročnost pro pozorovatele a malý, nebo žádný vliv na přirozené chování ptáků (Persson 1999). Nevýhodou je vyšší technická náročnost a skutečnost, že dění na hnízdě není pozorované přímo, ale prostřednictvím měřených proměnných.

V minulosti byl u hnízdních budek často používaný elektrický mechanismus skládající se z rotujícího válce a kovové jehly připevněné u vletového otvoru. Při každém výletu a vletu jedince do hnízda jehla zaznamenala pohyb na papír (Whitehouse a Armstrong 1953, Armstrong a Whitehouse 1977). Nejčastěji se pro účely zjištění

přítomnosti ptáků na hnízdě a tím i času kladení vyskytuje použití termoreceptorů. Mezi první práce zmiňující tuto metodu patří popis hnízdění strnadce pruhovaného (*Melospiza lincolni*) (Speirs a Andoff 1958). Persson (1999) umístil atrapy vajec s termistorem do hnízd bažanta obecného (*Phasianus colchicus*). Termistor zaznamenával změny teploty na hnízdě a ukládal záznamy do dataloggeru. Podle měnící se teploty, v kombinaci s kontrolou hnízda, autor zjistil čas snášení vejce (dočasné zvýšení teploty) a nástup inkubace (trvale zvýšená teplota). Podobně použil termoreceptor u stepokurů Wiebe a Martin (1995), u lžičáka pestrého (*Anas clypeata*) Afton (1980), nebo strnadce bělokorunkatého (*Zonotrichia leucophrys*) Oppenheimer et al. (1996). Speciálně upravené plošiny pod hnízdy se snímáním změn hmotnosti použili k výzkumu načasování inkubace a kladení u vrubozobých Breckenridge (1956) a Cooper (1978) v kombinaci s termoreceptorem. Weeden (1966) využil při studiu strnádka pokrovního (*Spizella arborea*) kontinuálního slunečního záření v polárních oblastech Aljašky. Přítomnost samice byla zaznamenána díky fotorezistoru na dně hnízdní kotlinky. Novější metodou je radiotelemetrie, použitá např. u bažantů (Kuck et al. 1970). Autor práce však popisuje, že sledování pohybů ptáků bylo pro zjištění času pobytu na hnízdě jen orientační, neboť nebylo možné přesně zjistit, zda samice skutečně seděly na snůšce, či se jen pohybovaly kolem hnízda. Další využitelnou metodou je označení samic pasivními čipy (PIT) a poté zaznamenávání přítomnosti na hnízdě pomocí automatické čtečky s data loggerem (Taylor et al. 2012).

3.1.4. Monitoring hnízd pomocí kamer

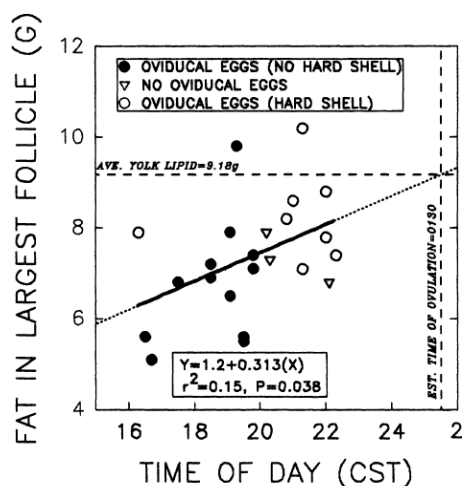
Jde o nejnověji využívanou a velmi přesnou metodu pro záznam hnízdění. Využití kamer zmiňuje 12 prací. Jednalo se o nahrávky s různou frekvencí snímků, od několika snímků za minutu z časosběrných, time-lapse kamer (Capen 1997), až po několik snímků za vteřinu (Summers 2006) a různou délkou záznamu. Pravděpodobně první použití kamer pro sledování času kladení uvádí Haftorn (1978) u králíčka obecného (*Regulus regulus*), kdy byl přímý přenos z hnízda sledován v blízké laboratoři; později použil autor stejnou metodu například u sýkor (Haftorn 1996), kdy kamery umístil do budek. U dutinových hnízdičů využili kamer také Houdelier et al. (2007) při výzkumu špačka obecného (*Sturnus vulgaris*). Simons (1985) zaznamenával průběh hnízdění kamerou umístěnou v hnízdní noře v kombinaci s receptory u vstupu hnízda a přímými kontrolami u jedné samice buňňáka tmavohřbetého (*Pterodroma*

phaeopygia). Otevřená hnízda nahrával např. Atkins et al. (2015) u racka šedokřídleho (*Larus glaucescens*), či Summers (2006) u křivky velké (*Loxia pytyopsittacus*). Parazitické snášení zaznamenal u slípky zelenonohé (*Gallinula chloropus*) McRae (1996) a kukačky chocholaté (*Clamator glandarius*) Soler et al. (2014). Výhodou metody je podrobný záznam dění na hnízdě, a přirozené chování ptáků nerušené lidskou činností. Nevýhodou je technická náročnost.

Z nahrávek může být přesný čas a délka kladení sledována podle chování samice sedící na hnízdě (Haftorn 1996, Houdelier et al. 2007, Atkins et al. 2015). Alternativně bývá zjišťováno pouze rozpětí času mezi posledním jasným záznamem hnízda bez nového vejce a prvním záznamem s novým vejcem (Summers 2006), případně střed tohoto časového intervalu (McRae 1996).

3.1.5. Letální metody - pitva folikulů

Alisaukas a Ankney (1994) použil u kachnice kaštanové (*Oxyura jamaicensis*) metodu, která určuje načasování ovulace a tím i zhruba čas kladení, který ovulaci předchází (Warren a Scott 1935a). Nejprve je nutné v období kladení odstřel několika samic daného druhu. Z vaječnicků ptáků se vyjmou největší folikuly (žloutky) a změří se v nich hmotnost obsažených živin a vyhodnotí se regresní vztah k času odstřelu ptáků. Autor v tomto případě (obr. 1) odhaduje začátek kladení po 20:00. U tří případů po tomto čase již nebylo ve vaječniku kachen přítomno plně vyvinuté vejce se skořápkou, avšak už došlo k ovulaci největšího folikulu. U sedmi kachen zastřelených po 20:00 bylo přítomno plně vyvinuté vejce se skořápkou, zatímco kachny ulovené před 20:00 měly ve vaječniku nedokončené vejce. Stejnou metodu, taktéž u vrubozobých, použil Esler (1999). Výhodou metody je relativně přesné určení času kladení. Nevýhodou je podmínka usmrcení zkoumaných jedinců a z toho plynoucí omezení pouze na druhy u nichž je odlov možný.



Obr. 1: Množství tuku v největším folikulu v závislosti na denní hodině u kachnice kaštanové. Data obsahují pouze samice s alespoň jedním postovulačním folikulem (všechny měly >5g tuku v největším vejci). (převzato z Alisauskas a Ankney 1994)

3.1.6. Výzkum v chovech

Nalezla jsem celkem 14 záznamů kladení pocházejících z pozorování, kontrol, nebo kamerových záznamů ptáků v zajetí. U všech se jednalo o nedomestikované druhy, které se vyskytují, nebo se vyskytovaly v přírodě. Jedinci byli odchyceni v terénu a poté chováni v umělých podmínkách simulující přirozené prostředí (Thompson 1960, Counsilman 1974, Kaufmann 1989), případně to byli ptáci chováni v zajetí po více generací (Pettigrew et al. 1986). Nevýhodou této metody může být ovlivnění přirozeného rytmu chování v nepřirozeném prostředí. Výhodou je neustálá kontrola nad pozorováním, větší přesnost záznamu aktivity jedinců a malá “terénní“ náročnost. Chov je také jedinou možností jak studovat hnízdní biologii a kladení silně ohrožených druhů, např. dnes již vyhubeného holuba stěhovavého (*Ectopistes migratorius*) (Blockstein 2002).

Příkladem práce v laboratorních podmínkách jsou experimenty na křepelce japonské (*Coturnix coturnix japonica*), kdy pomocí umělého osvětlení byla studována závislost času kladení na délce světelné části dne (Houdelier et al. 2002). Tento typ studia poskytuje výhodu kontroly nad vlivy, které na kladení působí a současně, pokud se jedná o domestikovaná zvířata, v podstatě není omezena velikost sledovaného vzorku. Nevýhodou může být vliv domestikace na chování ptáků (Houdelier et al. 2004).

3.2. Čas kladení

3.2.1. Mezidruhová variabilita času kladení

Otázce, do jaké míry je čas kladení jednotlivých druhů výsledkem fylogenetického vývoje bez zjevného selekčního tlaku, a do jaké míry je ovlivněn ekologickými faktory, bylo dosud věnováno jen minimum pozornosti (Oppenheimer et al. 1996, McMaster et al. 2004). Pro většinu druhů, často i pro celé vyšší taxony, chybí kvantitativní data vhodná pro srovnávací analýzu. Nicméně i v hrubých datech lze vypočítat určité trendy. Často uváděným časem kladení jsou brzké ranní hodiny, což je typické pro řád pěvců (Passeriformes). V některých případech pěvci kladou před východem slunce, např. králíček obecný (Haftorn 1978). Relativně dost studií se zabývá právě druhy které kladou brzy ráno, často z čeledí Paridae, Passerellidae či Parulidae. Obecně platí, že tyto druhy mají menší rozptyl času kladení, než druhy kladoucí později během dne (Fordham 1964). Mezi druhy s tendencí klást v pozdějších ranních hodinách, nebo dopoledne, patří kromě pěvců např. zástupci z čeledí Accipitridae a Picidae (tab. 3). Téměř výhradně v nočních hodinách kladou např. druhy z čeledi buňňáčkovití (Hydrobatidae) a buňňákovití (Procellariidae). Kladení vajec kdykoliv během dne je typické např. pro bahňáky (tab. 3).

Tab. 3: Zastoupení druhů (% v rámci čeledi) s různou denní dobou kladení: noc až brzy ráno (N/BR), brzy ráno (BR), ráno až odpoledne (R/D), poledne (P), odpoledne (O), večer až v noci (V/N), ráno a večer (RaV), ráno a odpoledne (RaO), odpoledne a večer (OaV), celý den (CD), celý den s preferencí určité denní doby (CDp). Čeledě jsou řazeny abecedně v rámci skupin s typickým časem kladení. Uvedeny jsou pouze čeledě s údajem pro alespoň 5 druhů. Součet nemusí být vždy 100% kvůli zaokrouhlovací chybě.

Čeď	Denní doba kladení											Počet druhů
	N/BR	BR	R/D	P	O	V/N	RaV	RaO	OaV	CD	CDp	
Převaha kladení brzy ráno												
Acanthizidae	8	50					8			33		12
Cardinalinae		82	18									11
Emberizidae		80	20									10
Fringillidae		52	43						4			23
Hirundinidae	20	70	10									10
Icteridae		78	17						4			23
Mimidae		71	29									7
Motacillidae		80	20									5
Muscicapidae		86	14									7
Paridae		100										9
Parulidae		81	15						4			26
Passerellidae	4	71	25									28
Sittidae		80								20		5
Troglodytidae		100										7
Vireonidae		100										10
Převaha kladení ráno a dopoledne												
Accipitridae		25	63	13								8
Artamidae			50		17				33			6
Corvidae		27	53					13	7			17
Maluridae		40	60									10
Picidae		43	57									7
Turdidae		15	69							15		13
Převaha kladení v noci												
Hydrobatidae						100						5
Procellariidae	6					94						17
Kladení celý den												
Charadriidae			14		14				71			7
Scolopacidae			8	8		8			69	8		13
Preference různé denní doby												
Alcidae	20		20			20			40			5
Calcariidae	20	40	20						20			5
Cuculidae		15	46	8	8			8	8	8		13
Laridae		33	8						42	17		12
Meliphagidae		21	29		7		7		36			14
Petroicidae		30	20					10	40			10
Phasianidae			7	14	36				29	14		14
Rallidae	31	8	23	8		15			15			13
Sternidae			31		23	8	8		15	15		13
Tyrannidae		26	47	11	5						11	19
Dva denní vrcholy kladení												
Columbidae		9	18		18		9	27	9	9		11

Zdá se, že většina ptáků řídí čas kladení podle délky dne, tedy času východu a západu slunce. Sezónní růst vaječníků je skoro u všech druhů stimulován prodlužující se fotoperiodou, která způsobuje následné hormonální změny. Výjimku tvoří například tučňák císařský (*Aptenodytes forsteri*), u kterého vyvolává reprodukční aktivitu zkracující se fotoperioda (Johnson 2015). Houdelier et al. (2003) u křepelky japonské prokázali u jedinců držených po dobu experimentu ve tmě prodloužení intervalu mezi vejci a tím i změnu času kladení. Ptáci tedy využívají východ slunce jako časovač, "hodiny", které řídí jejich celodenní režim. Druhy mění čas snášení, tedy reagují na změny fotoperiody i v rámci dní, např. Weatherhead et al. (1991) zjistili u drozda stěhovavého pozitivní korelaci mezi časem snesení vejce a změnou východu slunce v průběhu hnízdní sezóny. Podobně je tomu i u druhů s variabilnějším časem kladení (Atkins et al. 2015), i zástupců kladoucích v noci, kdy např. McRae (1996) zmiňuje negativní korelaci mezi časem východu slunce a snášením. Výše uvedený vztah ale nebyl nalezen vždy, např. Feare et al. (1982) tento vztah u špačka obecného nezjistili.

Mezidruhová variabilita může být tedy vysvětlena, mimo jiné, zeměpisnou šířkou, kdy příbuzné druhy v rámci čeledě vykazují odlišné, avšak relativně přesné dané časy kladení (tab. 3). Např. sněhule severní (*Plectrophenax nivalis*) a strnad severní (*Calcarius lapponicus*) (Hussell and Montgomerie 2002), oba z arktických oblastí mají odlišnou, dřívější a variabilnější, dobu kladení, než jejich příbuzní strnad límcový (*Calcarius ornatus*) a strnad černovousý hnízdící v nižších zeměpisných šířkách, kteří kladou typicky pro malé pěvce brzy ráno (DuBois 1937, Hill a Gould 1997).

Je možné, že v rámci pěvců koreluje pozdější čas kladení s tělesnou velikostí. McMaster et al. (2004) srovnávali čas kladení, délku směny kladení, hmotnost jedince a tloušťku skořápky u 22 zástupců různých čeledí pěvců. Zjistil že větší druhy pěvců mají tendenci klást později, spíše dopoledne než brzy ráno, oproti menším druhům. Zároveň druhy s menším vejcem k poměru hmotnosti těla kladou časněji v rámci dne.

Důvodem může být riziko rozbití vejce v určitém stádiu vývoje. Schifferli (1979) měřil hmotnost a vlastnosti vyvíjejícího se vejce u vrabce domácího (*Passer domesticus*) od odpoledních do nočních hodin. Zjistil, že skořápka je náchylnější k poškození v pozdějším stádiu vývoje, kdy je samice v klidu. Kladení brzy ráno proto vysvětluje snahou ptáků snést vejce co nejdříve po období nočního klidu, aby se zabránilo rozbití vejce a samici byl umožněn volný pohyb při její ranní aktivitě, např. shánění potravy (Schifferli 1979). Weatherhead et al. (1991) námítá, že samice nikdy není vystavena takové zátěži při vlastním pohybu, jako když je s ní manipulováno

v ruce. U drozda stěhovavého zjistil, že samice není vejcem v oviduktu omezována. Na druhou stranu vrabec domácí je poměrně menší druh než drozd stěhovavý a jeho vazba na brzké ráno je striktnější (Cramp a Perrins 1994), než u drozdovitých (Schantz 1939, Scott 1991) (tab. 3). Avšak McMaster et al. (1999) popisují pohybovou aktivitu samice lesňáčka žlutého (*Setophaga petechia*) brzy ráno před kladením. Lesňáček žlutý je vrabci domácímú velikostně podobnější, proto je výše uvedená hypotéza o rozbití vejce málo pravděpodobná i u malých pěvců.

Dalším vysvětlením pozdějšího času kladení u větších druhů pěvců oproti menším druhům může být potravní strategie. Větší druhy mohou mít delší časový prostor pro shánění potravy, proto si mohou dovolit klást později, zatímco menší hmyzožravé druhy mohou být omezené na určitou část dne, kdy je potrava dostupná, proto jsou nuceny klást co nejdříve (McMaster et al. 2004). Zároveň čas kolem východu slunce může být nejméně výhodný pro shánění kořisti u hmyzožravých druhů, neboť za nízkých ranních teplot má hmyz omezenou pohybovou aktivitu a tudíž je pro ptáky těžší ho najít (Kacelnik a Krebs 1983). Proto může být čas kolem východu slunce využit ke snášení (McMaster et al. 2004). Podobně divoké křepelky polní (*Coturnix coturnix*) vykazují omezenou aktivitu ve sběru potravy jednou během rána a poté odpoledne, mezi těmito časy mohou ptáci snášet (Hemon et al. 1986 in Houdelier et al. 2002, Houdelier et al. 2002). Backhouse a Gous (2005) u kura domácího (*Gallus gallus domesticus*) dokázali, že opožděná doba krmení vede k opožděnému snášení.

Čas kladení může být také ovlivněn potřebou načasovat líhnutí na určitou denní dobu (Houdelier et al. 2002). Např. u 11 druhů pěvců kladoucích brzy ráno uvádí autoři čas líhnutí většiny vajec v noci nebo dopoledne, zatímco u křepelky japonské, která klade v poledních až odpoledních hodinách, dochází k líhnutí pozdě odpoledne. Kuřata křepelky, která jsou po vylíhnutí velmi zranitelná, zůstávají v hnízdě přes noc a hnízdo opouští až ráno (Houdelier et al. 2002). Zároveň autoři tvrdí že kladení před a po aktivitě predátorů zvyšuje hnízdní úspěšnost, avšak neuvádí, kdy je predace snůšky u křepelky nejčastější, tedy zda je pro vylíhnutá kuřata bezpečnější zůstat na hnízdě přes noc. Zároveň by byl vliv načasování líhnutí možný pouze u druhů s pozvolným nástupem inkubace, neboť u druhů, které začínají inkubovat až po dokončení snůšky má vliv na líhnutí hlavně čas začátku inkubace (Wiebe et al. 1998).

Další hypotézou může být vliv času oplození na čas snášení. Např. u albatrosů laysánských (*Diomedea immutabilis*) probíhá kopulace kdykoli během dne, proto samice kladou také během celého dne (Fisher 1969). Birkhead a Lessells (1988) uvádí u

orlovce říčního (*Pandion haliaetus*) největší frekvenci kopulace v prvních dvou hodinách od východu slunce a zmiňují možnost, že se v tomto čase nachází interval nejvhodnější k oplození (fertilization window) po snesení vejce, kdy se samec nejvíce zdržuje poblíž samice. Cheng et al. (1983) definují fertilizační okno jako krátkou dobu, kdy nové spermie mají nejmenší pravděpodobnost kompetice se spermii již přítomnými v oviduktu a těmi, které budou následovat. Načasování kopulace a tím i kladení může fungovat podobně i u ráno kladoucích pěvců. S hypotetickou souvislostí mezi časem kladení a fertilizačním oknem, zvýšenou šancí na oplodnění a změnou chování samců, nesouhlasí Birkhead et al. (1995) pro nedostatek studií uvádějících přesný interval mezi kopulací a snášením. Navíc tato hypotéza nevysvětluje brzký čas kladení jako takový (McMaster et al. 2004).

Moller (1991) dáva do souvislosti s načasováním oplození a kladením zpěv samce, který vrcholí v době od stavby hnízda do snášení vajec. Intenzita zpěvu může být důležitá pro hormonální řízení vývoje vaječníků a nástup ovulace (Morton et al. 1985, Moller 1991) Stimulaci snášení podle intenzity zpěvu zmiňuje u lesňáčka šedého (*Vireo vicinior*) Barlow et al. (1999).

Různá časová aktivita predátorů může být dalším důvodem rozdílného mezidruhového času kladení. Wiebe a Martin (1995) zjistili u bělokurů čas kladení v poledních hodinách. Predaci snůšek zaznamenali nejčastěji mezi 23:00 až 07:00. Určitý čas kladení tak může být způsob jak se samice vyhne predaci a neupozorní na snůšku během kladení. Otázkou ale zůstává jak se samice vyhne predaci během inkubace, kdy je na hnízdě přítomna celý den.

Životní styl hnízdních parazitů může vysvětlovat variabilitu načasování kladení mezi příbuznými druhy, např. v čeledi Icteridae. Scott (1991) uvádí, že některé parazitické druhy vlhovců kladou před východem slunce, tedy dříve než jiné neparazitické druhy vlhovců a mohlo by tedy jít o adaptaci k úspěšné parazitaci. Výsledky jeho rešerše však tuto hypotézu nepodpořily (Scott 1991).

Jednou z příčin jistého času kladení může být snaha o omezení růstu bakterií na skořápce. Bakterie přítomné na povrchu skořápky spolu s nízkou okolní teplotou snižují životaschopnost vajec (Cook et al. 2003). D'alba et al. (2010) se zabývali efektem inkubace nedokončené snůšky na bakterie. Uvádí, že nárůst množství bakterií je větší ve vlhkém prostředí, vlhkost skořápky tak napomáhá větší infekci bakteriemi. Po snesení je vejce mokré, tedy ideální pro růst bakterií. Ptáci se proto mohou specializovat na kladení v určitou denní dobu, aby zabránili růstu těchto patogenů, např. kladením přes

poledne by vejce uschlo rychleji. Vliv může mít také vlhkost okolního prostředí. Horrocks et al. (2014) však nezjistil žádný vztah mezi vlhkostí prostředí a růstem bakterií na vejcích. Zároveň však nepopírá, že vlhkost na vejci je pro růst bakterií důležitá.

3.2.2. Vnitrodruhová variabilita času kladení

Čas kladení může být vázán na určitou denní dobu, nebo probíhá kdykoliv během dne. Kladení po celý den může být důsledkem variability času snášení mezi jedinci, nebo důsledkem variabilního intervalu mezi kladením vajec v rámci snůšky (>24h), kdy se s postupem snůšky čas snesení každého vejce v řadě mění (Alisauskas and Ankney 1994).

Esler (1999) zjistil u tří druhů kachen na Aljašce, že časy kladení byly rozprostřeny během dne i noci. Protože interval mezi vejci jednotlivých samic byl 24 h, jednalo se o variabilitu času kladení mezi jedinci. Tento výsledek, variabilitu v čase ovulace a kladení, spojuje s vlivem téměř celodenního světla v této arktické oblasti. Watson (1957) popisuje u sněhule severní čas kladení ráno do 10:00 v oblasti Cumberland Penninsula na Baffinově ostrově. Sutton a Parmelee (1954) uvádí u téhož druhu čas 02:01 - 04:45, z lokality na témže ostrově o zhruba 320 km jižněji (obě lokality se nacházejí ve stejném časovém pásmu). V severnější lokalitě je den v období hnízdění delší, než v jižnější lokalitě. Omezenější čas kladení tak může souviset s kratším dnem. Vnitrodruhová variabilita v čase kladení tak může být hypoteticky největší u druhů s širokým latitudálním rozšířením. Nenašla jsem ale práci, která by se přímo této problematice věnovala. Domnívám se, že jedinci, kteří hnízdí v oblastech za podmínek celodenního světla nemají konkrétní časový bod, tedy východ slunce, podle kterého by se řídili, jako je tomu u ptáků v nižších zeměpisných šířkách. Proto kladou během dne v různé době.

Výraznou odlišnost v čase kladení v rámci jednoho druhu lze pozorovat také u vnitrodruhových hnízdních parazitů. Například špaček obecný za normálních okolností klade od 06:00 do 12:00 s největší frekvencí kladení mezi 08:00 - 10:00. Parazitická kladení probíhala od 08:00 do 16:00. Zdá se, že parazitické samice se záměrně vyhýbaly kladení v čase, kdy byla hostitelská samice na hnízdě (Feare et al. 1982). Podobně tomu je i u vlaštovek pestrých (*Hirundo pyrrhonota*), kdy parazité kladli po celý den, oproti

neparazitickým jedincům, kteří byli vázáni na brzké ranní hodiny (Brown 1984, Brown a Brown 1989). Na druhou stranu u slípky zelenonohé byl čas kladení u parazitických i neparazitických samic velmi podobný, parazitické samice se přítomnosti hostitelských jedinců nevyhýbaly (McRae 1996).

Načasování kladení po celý den způsobené variabilitou mezi jedinci může být také antipredační strategií. Houdelier et al. (2002) uvádí, že samice se určitým časem kladení může vyhýbat času s nejvyšší aktivitou predátora, neupozorní tak svou přítomností na snůšku (viz také Wiebe a Martin 1995). Navíc, variabilní čas kladení mezi různými samicemi může být způsob jak se vyhnout jednotnému času kladení, kdy by byl predátor nejaktivnější a došlo by ke zničení všech snůšek. Čas kladení různých jedinců by bylo rozptýleno po celý den a predátor by si nemohl zafixovat jediný nejvýhodnější čas predace (Houdelier et al. 2002). Variabilní čas kladení by tak bylo výhodné mezi samicemi stále udržovat také proto, že lokální komunita predátorů zahrnuje druhy s různou denní aktivitou a navíc se může v čase měnit.

Denní doba kladení může být ovlivněna počasím v daný den. Např. Brackbill (1958) zjistil, že drozd lesní (*Hylocichla mustelina*) klade dříve v chladnějších dnech, než v těch teplejších. Pro všechna vejce snesená před polednem byla v čase 06:00 teplota mezi 11 až 14°C. Pro vejce snesená po poledni byla teplota 21°C ve stejný čas. Brzké kladení v chladnějších dnech může být prevencí růstu bakterií, nebo zde může být souvislost s potřebou samice nasycit se dříve v důsledku větších energetických ztrát spojených s chladnějším počasím. Pozorován byl i opačný trend, např. zpožděné kladení bělořita šedého (*Oenanthe oenanthe*) v chladném počasí (Kren a Zoerb 1997 in Cramp 1988).

3.2.3. Variabilita času kladení v rámci snůšky

Vejce jsou u volně žijících ptáků kladena často v intervalu 24 h (např. Passeriformes, Piciformes), nebo dvou až tří dnů (např. Accipitriformes). Variabilita v denní době kladení způsobena intervalem mezi vejci delším než 24 h může být pouze následkem fyziologických procesů při tvorbě vejce (Oppenheimer et al. 1996), nebo kombinací mezi fyziologickými a ekologickými vlivy. Např. Wiebe a Martin (1995) tvrdí, že délka intervalu je výsledkem kompromisu mezi energetickými a potravní nároky na kladení, které interval prodlužují a rizikem predace, které spolu s krátkou hnízdní sezónou interval zkracují.

Interval mezi vejci se skládá z časů mezi snesením vejce a ovulací, a časem který vejce stráví v oviduktu, kdy se tvoří bílek a skořápka (Naito et al. 1990). Warren a Scott (1935b) zjistili, že u kura domácího za normálních světelných podmínek trvá interval 25 až 30 h. Vejce (žloutek) se po ovulaci v oviduktu postupně vyvíjí v následujících úsecích pohlavního traktu samice (magnum, isthmus a uterus). V poslední oblasti se vejce vyvíjí nejdéle, průměrně 20,7 h. Rozdílný interval kladení je tedy z fyziologického hlediska způsoben hlavně změnou časového intervalu, kdy se vejce nachází v uteru. Pokud jedinec v experimentu vynechal jeden den kladení, bylo to způsobeno opožděnou ovulací, ne zadržením hotového vejce v uteru (Warren a Scott 1935b). Interval kladení je fyziologicky závislý na délce dne. Pokud byly slepice vystaveny 24h cyklu průměrný interval kladení byl 25,22 h, zatímco u 27h cyklu, 14 h světla a 13 h tmy, byl interval kladení průměrně 26,82 h. Zpoždění bylo způsobeno pravděpodobně delším pobytem vejce v oblasti magna, čemuž odpovídal i větší obsah bílku, také váha skořápky byla o něco vyšší než u vajec z 24h cyklu (Melek et al. 1972). Za podmínek dne o 23 h, 14 h světla a 8 h tmy, byl interval kladení kratší než u 24h skupiny, vejce měla sníženou hmotnost a pevnost skořápky. Změna času a vlastností vejce byla způsobena zkrácením setrvání v uteru (Naito et al 1990). Z toho vyplývá, že interval kladení může být do jisté míry ovlivněn i jinými faktory, než fyziologickými, např. časem snášení, avšak existuje minimální čas pro vývoj vejce, např 25 h u slepic, který způsobí hlavní posun času snášení. Zároveň je tedy pravděpodobnější navýšení intervalu kladení, např. zpožděním ovulace (viz Warren a Scott 1935b), než zkrácení intervalu kladení.

Kladení vajec kdykoliv během dne v důsledku intervalu delšího než 24 h je typické např. pro bahňáky z čeledi Charadriidae či Scolopacidae (tab. 3). I přesto, že se jedná o druhy polárních oblastí kde může hrát roli vliv zeměpisné šířky a celodenní světlo, bude v tomto případě pravděpodobně důležitější fyziologický vliv, tedy délka intervalu mezi vejci.

U druhů kladoucích větší množství vajec je kladení po celý den výraznější než u druhů jako jsou například holubi (Columbidae), kteří kladou většinou dvě vejce a vytvoří se tak zdánlivě dva denní vrcholy kladení (tab. č. 3).

U některých druhů byl zjištěn pozdější čas snesení, tj. delší interval, u předposledního či posledního vejce, i přes převažující interval mezi předchozími vejci 24 h, např. u drozdce karibského (*Margarops fuscatus*) (Arendt 2011), tyranovce černého (*Sayornis nigricans*) (Wolf 1991), lesňáčka pokřovního (*Setophaga discolor*)

(Nolan 1978), či slípky zelenonohé (McRae 1996). U jiných druhů, např. u špačka obecného (Feare et al. 1982) se zdá že od prvního vejce se čas kladení postupně urychluje, tedy že interval se zkracuje, pouze poslední interval je znatelně delší a vejce je sneseno později. U kajky mořské (*Somateria mollissima sedentaria*) zaznamenali Watson et al. (1993) taktéž postupné zkracování intervalu mezi vejci, avšak velmi dlouhý interval mezi posledními vejci.

Meijer (1992) upozorňuje na souvislost intervalu mezi vejci s měnícími se parametry vejce, konkrétně na pozitivní korelaci mezi hmotností vejce a délkou intervalu mezi vejci, včetně posledního vejce, které bylo o něco těžší než předposlední. McRae (1996) vysvětluje zpoždění posledního vejce relaxací orgánů produkujících skořápku po ukončení ovulace. Watson et al. (1993) spojují delší interval mezi posledními vejci s hormonálními změnami. U kajek je poslední vejce menší než ostatní (což je opak oproti vejcům špačka) a samice začíná inkubovat u předposledního vejce, tedy před tím než je vyvinuto poslední vejce. Fyzický kontakt s vejci stimuluje produkci prolaktinu a ten možná inhibuje vývoj vajec (Hall 1987, Watson et al. 1993). Naopak postupné zkracování intervalu mezi vejci, až do posledního vejce bylo zaznamenáno u bernešky velké (*Branta canadensis*) (Cooper 1978).

Dalším faktorem může být i věk samice. Schaefer (1953) zjistil, že tangara vlašťovčí (*Tersina viridis*) snáší vejce v intervalu 23 až 26 h, čas kladení by tak mohl být při větším množství vajec mírně posunut. Avšak mladší samice kladou co dva dny, čas kladení by tak zůstal fixován na určitou hodinu. Watson et al. (1993) zaznamenali u kajky mořské delší interval mezi vejci u snůšek s menším počtem vajec. Příklad se k názoru, že kratší interval mezi vejci je následkem horší hnízdni kondice samice, nebo věkem, neboť mladší samice kladly v delších intervalech.

Vliv na interval mezi vejci může mít i počasí. Poměrně časté je přeskokování dní, kdy např. ptáci, kteří kladou běžně v denním intervalu vynechají jeden den kladení (Davis et al. 1963). Nolan (1978) zaznamenal přestávku v kladení po sobě jdoucích vajec u jedné samice lesňáčka pokřovního (*Dendroica discolor*) dva a jeden den, v možném důsledku velmi chladných dnů. Avšak další čtyři případy přerušení, v téže studii, nebyly v důsledku změny počasí. Možný vliv počasí uvádí také Hoogland a Sherman (1976) u břehule říční (*Riparia riparia*), kdy samice také občas vynechaly den kladení. Avšak výše zmínění autoři zjistili přeskokování dní pomocí opakovaných kontrol hnízd, nešlo o kontinuální záznam. Je tedy možné, že některá vejce

“zmizela“ v důsledku nezaznamenané částečné predace (Weidinger, nepublikovaná data).

3.3. Délka směny kladení

Délku kladení jednoho vejce většina prací uvádí jako časový interval mezi posledním záznamem hnízda s určitým počtem vajec, po první záznam s novým vejcem během kterého byla samice souvisle přítomna na hnízdě (Sethi et al. 2010), popř. jako konkrétní čas vypuzování vejce (McMaster 1999). První způsob zahrnuje i čas odpočinku samice po snesení vejce (Nolan 1978) a skutečnou délku kladení tak nadhodnocuje. Druhý způsob vyžaduje pečlivé pozorování samice na hnízdě a odhad doby kladení z jejího chování. U pěvců je při kladení typické zrychlené dýchání s pravidelným otevíráním a zavíráním zobáku, hlava může být natočena mírně nahoru, peří je načepýřené a ocas je vodorovně nebo mírně zvýšený. V jedné fázi, s mírně vyvýšenou přední částí těla, začne samice rytmicky pohybovat ocasem nahoru a dolů, při tom může mít přivřené nebo úplně zavřené oči. Po této fázi je pravděpodobně vejce sneseno a samice poté chvíli sedí nehnutě na hnízdě (Haftorn 1996, McMaster et al. 1999). Uvedené chování je specifické např. pro sýkory (Haftorn 1996). Podobně u buňňáků samice také pohybuje ocasem při kladení (Simons 1985), zatímco u buňňáčků je kladoucí samice nápadná zvláštní zploštělou pozicí (Simons 1981). Problém s určením délky směny nastává u druhů, které na hnízdě před kladením sedí několik dní (Crockett 1975).

3.3.1. Mezidruhová variabilita směny kladení

Data o délce kladení u parazitických i neparazitických druhů shrnuli např. Sealy et al. (1995) a McMaster et al. (2004). Na základě dat z nalezených studií je délka směny u pěvců v průměru $36,2 \pm 19,8$ (SD) min (medián = 32,9 min, n = 40 druhů) s výjimkou parazitických druhů čeledi Icteridae (obr. 2.) a Viduidae (Sealy et al. 1995). U všech ostatních druhů je průměrná délka směny $72,8 \pm 83,5$ (SD) min (medián = 41,8 min, n = 25 druhů) s výjimkou parazitických druhů kukaček (Cuculiformes) a medozvěstky šupinkohrdlé (*Indicator variegatus*) (Sealy et al. 1995). Do těchto výpočtů jsem nezahrnula poslední vejce, u kterého je u většiny druhů čas snášení výrazně delší (Mallory and Lumsden 1994).

Nejvýraznější rozdíl v délce směny kladení je viditelný mezi parazitickými a neparazitickými druhy. Sealy et al. (1995) zjistili, že kladení vlhovce hnědohlavého je prokazatelně rychlejší než u neparazitických druhů z čeledi Icteridae (obr. 2 a 3) a dalších pěvců. Velmi krátkou směnu kladení mají také parazitické druhy kukaček. Např. kukačka obecná (*Cuculus canorus*) často stráví na hnízdě hostitele jen několik sekund (Seel 1973, Wyllie 1975). Vysvětlením zkrácené směny kladení může být strategie parazita omezit svůj pobyt na hnízdě a vyhnout se přítomnosti hostitele. Zároveň a nebo se parazit snaží nevyvolat pozornost predátora a neohrozit tím sebe ani hnízdo hostitele (Thomson 1964 in Seel 1973, Seel 1973, Sealy et al. 1995). Na druhou stranu Soler et al. (2014) popisují u kukačky chocholaté, že většina parazitických kladení, do hnízd straky obecné (*Pica pica*), probíhala za přítomnosti inkubujícího hostitele na hnízdě. Kukačky byly během kladení často hostitelem napadány (Soler et al. 2014).

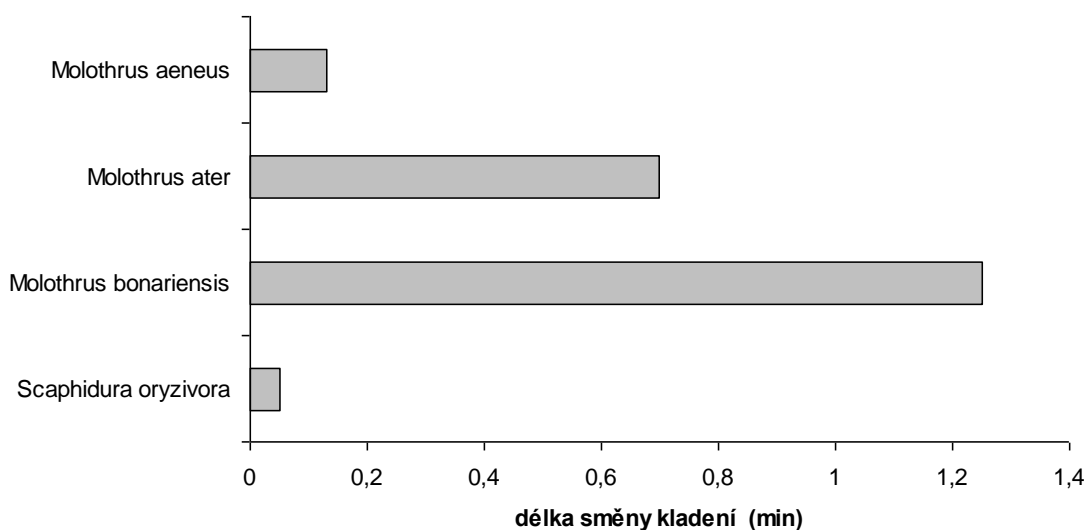
McMaster et al. (2004) našli vztah mezi denní dobou a rychlostí kladení u 21 druhů pěvců. Čím dříve v průběhu dne druhy kladly, tím kratší měly směnu kladení a naopak. Zároveň menší druhy kladly kratší dobu než ty větší. Autor uvádí, že tento trend může souviset s potravní strategií. Menší druhy mají možná omezenou dobu sběru potravy proto jsou nuceny klást nejen v určitou denní dobu, ale i rychleji. Např. hmyzožravé druhy mohou být omezeny časem aktivity kořisti. Větší druhy, např. všežravé, mají během dne více příležitosti ke krmení, proto mohou strávit na hnízdě více času po náročném procesu kladení (McMaster et al. 2004).

3.3.2. Vnitrodruhová variabilita směny kladení

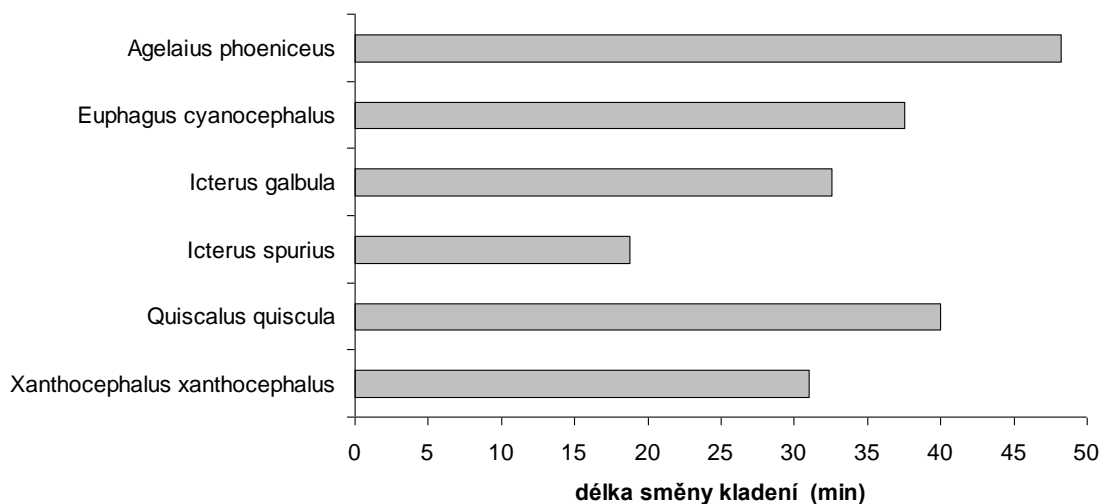
Příčiny vnitrodruhové variability v délce směny kladení nejsou příliš známy. Zřejmý vliv může mít vnitrodruhová parazitace, přičemž důvody zrychleného kladení parazitických jedinců jsou podobné jako u mezidruhové parazitace (viz výše). Typické jsou případy u vrubozobých (Anseriformes) či chřástalovitých (Rallidae) (obr. 4). Gill (2003) zaznamenal u střízlíkovce amazonského (*Cantorchilus leucotis*) průměrnou délku směny kladení $21,1 \pm 8,9$ (SD) min. Relativně velmi krátkou směnu kladení však zaznamenal při vniknutí cizí samice do teritoria, která začala interagovat se samcem sledovaného páru. Kladoucí samice ihned opustila hnízdo a cizí samici vyhnala, přičemž délka směny byla zkrácena na 11 min. Směna kladení tak může být přerušena, nebo zkrácena mimořádnými událostmi v okolí hnízda, jako je např. zde obrana teritoria.

3.3.3. Variabilita směny kladení v rámci snůšky

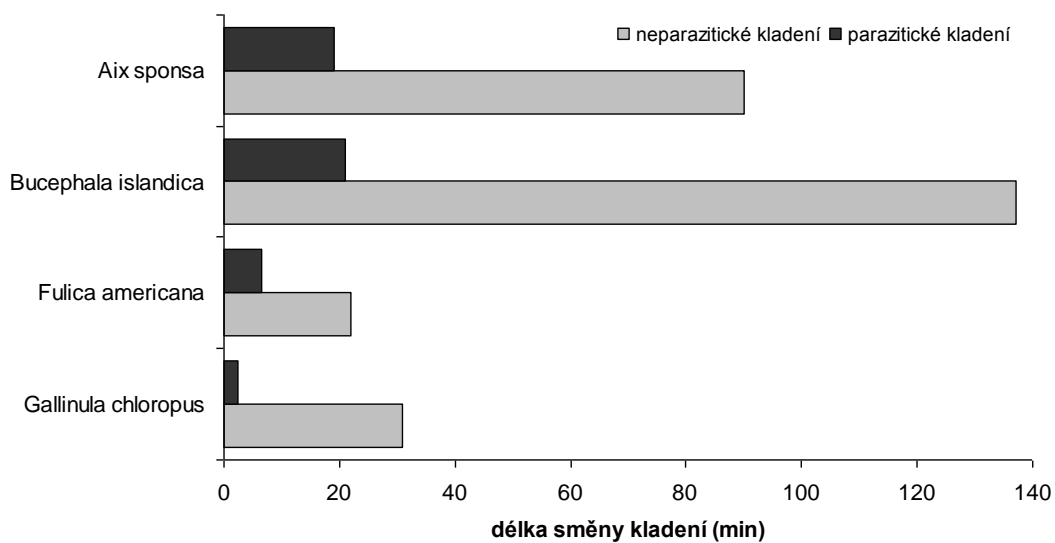
Variabilita v délce směny kladení se vyskytuje i na úrovni jedné snůšky. U mnoha druhů byla pozorována neobvykle dlouhá doba snášení posledního vejce. Např. Gill (2003) popisuje u střízlíka amazonského nejdelší kladení u posleních vajec ze snůšky, trvajících 35 a 38 min, oproti průměru 21 min. Kuck et al. (1970) zaznamenal prodloužení směny kladení u bažanta obecného z normální jedné až dvou hodin až na šest hodin u posledního vejce. U bernešky velké byla průměrná směna kladení 152 min, u posledních vajec 348 min (Cooper 1978). Prodlužující se směna kladení může souviset s postupným nástupem inkubace (Zerba and Morton 1983, Persson a Göransson 1999). U jiných druhů, např. husice australské (*Tadorna tadornoides*), se délka směny s pořadím vajec zkracovala ze 40 min na 8 min (Marchant a Higgins 1990), nebo byla delší u prvního a posledního vejce, např. u hohola severního (*Bucephala clangula*) (Eadie et al. 1995).



Obr. 2: Průměrná délka směny kladení u hnízdních parazitů z čeledi Icteridae. *Molothrus aeneus* n = 3 vejce (Peer and Sealy 1999); *Molothrus ater* n = 21 vajec (Sealy et al. 1995); *Molothrus bonariensis* n = 13 vajec (J.W.Wiley in Sealy et al. 1995); *Scaphidura oryzivora* n \geq 12 vajec (S.K. Robinson in Sealy et al. 1995).



Obr. 3: Průměrná délka směny kladení u neparazitických druhů z čeledi Icteridae. *Agelaius phoeniceus* n = 20 samic, *Icterus galbula* n = 8 samic, *Icterus spurius* n = 4 samice, *Xanthocephalus xanthocephalus* n = 8 samic (McMaster et al 2004); *Euphagus cyanocephalus* n = 4 samice, *Quiscalus quiscula* n = 6 samic (Sealy et al. 1995).



Obr. 4: Průměrná délka směny kladení u neparazitických/parazitických samic druhů z čeledi Anatidae a Rallidae. *Aix sponsa* n = 105/47 vajec (Clawson et al. 1979); *Bucephala islandica* n = 10/5 vajec (J.M. Eadie in Sealy et al. 1995); *Fulica americana* n = 2/1 vejce (B.E. Lyon in Sealy et al. 1995); *Gallinula chloropus* n = 5/6 samic (McRae 1996).

4. Závěr

Nejdéle užívanou a nejrozšířenější metodou pro monitoring času kladení vajec u ptáků je opakovaná kontrola hnízd a souvislé pozorování. Relativně přesné záznamy poskytují čidla (např. teplotní) umístěná přímo na hnízdě, nebo v jeho blízkosti. Nejpresnější údaje z přírody lze pořídit kamerovým záznamem. Laboratorní podmínky poskytují vhodný prostor pro ověření hypotéz.

Podle záznamů které jsem našla jsem ptáky rozdělila do hrubých kategorií dle načasování kladení na druhy kladoucí brzy ráno, dopoledne, v noci a kdykoliv během dne. Načasování kladení je řízeno různou kombinací fyziologických a ekologických faktorů, působících na úrovni druhů, jedinců i v rámci jedné snůšky, přičemž relativní význam těchto faktorů je patrně do značné míry druhově specifický. S velkou pravděpodobností platí, že ptáci odvíjí čas kladení od fotoperiody. Fotoperioda tedy řídí fyziologické, hormonální procesy kladení (Johnson 2015). U řady druhů pěvců se zdá, že větší druhy kladou později v průběhu dne, než menší druhy a současně druhy s menším vejcem k poměru hmotnosti těla kladou vejce časněji (McMaster 2004). Obecně též platí, že ptáci kladoucí ráno mají menší rozptyl času kladení, než ti, co kladou později (Fordham 1964). Kladení kdykoliv během dne může být důsledkem variability času kladení mezi jedinci, případně důsledkem variabilního intervalu (>24 h) mezi kladením vajec v rámci snůšky.

Délka směny kladení se u publikovaných údajů pohybovala podle druhu od několika sekund po několik hodin. Pro většinu druhů/skupin ptáků však tento údaj není známý, stejně jako příčiny variability. U pěvců se zdá, že menší druhy kladou kratší dobu (Mc Master et al. 2004). Větší pozornost byla věnována pouze hnízdním parazitům, kde kladení parazitických jedinců/druhů u vnitro/mezidruhových parazitů je výrazně rychlejší než neparazitické kladení.

Dosavadní publikovaná data nejsou dostatečně kvalitní pro srovnávací analýzy, proto tato práce zůstává na popisné úrovni. Pro další pokrok v této oblasti je žádoucí získat původní kvantitativní data o větším počtu druhů reprezentujících různé skupiny ptáků.

5. Literatura

Afton, A. D. 1980. Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. *Condor* 82: 132-137.

Alisauskas, R. T. & Ankney, C. D. 1994. Costs and rates of egg formation in Ruddy Ducks. *Condor* 96: 11-18.

Alison, R. M. 1975. Breeding biology and behavior of the Oldsquaw (*Clangula hyemalis* L.). *Ornithological Monographs* 18: 1-52.

Arendt, W. J. 2011. Hourly laying patterns of the Pearly-eyed Thrasher (*Margarops fuscatus*) in Puerto Rico. *The Wilson Journal of Ornithology* 123: 624-628.

Armstrong, E. A. & Whitehouse, H. L. 1977. Behavioural adaptations of the wren *Troglodytes troglodytes*. *Biological Reviews* 52: 235-294.

Atkins, G. J., Sandler, A. G., McLarty, M., Henson, S. M. & Hayward, J. L. 2015. Oviposition behavior in Glaucous-winged Gulls (*Larus glaucescens*). *The Wilson Journal of Ornithology* 127: 486-493.

Backhouse, D. & Gous, R. M. 2005. The effect of feeding time on shell quality and oviposition time in broiler breeders. *British Poultry Science* 46: 255-259.

Barlow, J. C., S. N. Leckie & C. T. Baril. 1999. Gray Vireo (*Vireo vicinior*). In *The Birds of North America*, No. 447 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

Best, H. A. 1973. The biology of the Snares Fernbird *Bowdleria punctata caudata* (Buller, 1894). M.Sc. thesis. University of Canterbury, Christchurch.

Bêty, J., Gauthier, G. & Giroux, J. F. 2003. Body condition, migration, and timing of reproduction in snow geese: a test of the condition-dependent model of optimal clutch size. *The American Naturalist* 162: 110-121.

Birkhead, T. R., Cunningham, E. J. A. & Cheng, K. M. 1996. The insemination window provides a distorted view of sperm competition in birds. *Proceedings of the Royal Society of*

London, Series B: 1187–1192.

- Birkhead, T. R. & Lessells, C. M. 1988. Copulation behaviour of the osprey *Pandion haliaetus*. *Animal Behaviour* 36: 1672-1682.
- Blockstein, D. E. 2002. Passenger pigeon (*Ectopistes migratorius*). In *The Birds of North America*, No. 611 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Brackbill, H. 1958. Nesting behavior of the Wood Thrush. *The Wilson Bulletin* 70: 70-89.
- Breckenridge, W. J. 1956. Nesting study of wood ducks. *The Journal of Wildlife Management* 20: 16-21.
- Brown, C. R. 1984. Laying eggs in a neighbor's nest: benefit and cost of colonial nesting in swallows. *Science* 224: 518-519.
- Brown, C. R. & Brown, M. B. 1989. Behavioural dynamics of intraspecific brood parasitism in colonial cliff swallows. *Animal Behaviour* 37: 777-796.
- Capen, D. E. 1977. The impact of pesticides on the white-faced ibis. Ph.D. Thesis, Utah State Univ., Logan.
- Clawson, R. L., Hartman, G. W. & Fredrickson, L. H. 1979. Dump nesting in a Missouri wood duck population. *The Journal of Wildlife Management* 43: 347-355.
- Combella, C. R. B. 1954. A nesting of violet-green swallows. *The Auk* 71: 435-442.
- Conder, P. J. 1948. The breeding biology and behaviour of the Continental Goldfinch *Carduelis carduelis carduelis*. *Ibis* 90: 493-525.
- Cook, M. I., Beissinger, S. R., Toranzos, G. A., Rodriguez, R. A. & Arendt, W. J. 2003. Trans-shell infection by pathogenic micro-organisms reduces the shelf life of non-incubated bird's eggs: a constraint on the onset of incubation? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*: 270: 2233-2240.
- Cooper, J. A. 1978. The history and breeding biology of the Canada Geese of Marshy Point, Manitoba. *Wildlife Monographs* 61: 3-87.
- Counsilman, J. J. 1974. Breeding biology of the Indian Myna in city and aviary. *Notornis* 21: 318-333.

- Cramp, S. & Perrins, C.M., eds. 1994. 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. & Simmons, K. E. L., eds. 1983. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, Vol. III: Waders to gulls. Oxford University Press, Oxford.
- Crockett, D. E. 1975. Kermadec Islands Expedition reports: the wedge-tailed shearwater (*Puffinus pacificus pacificus*) in the northern Kermadecs. *Notornis* 22: 1-9.
- D'Alba, L., Oborn, A. & Shawkey, M. D. 2010. Experimental evidence that keeping eggs dry is a mechanism for the antimicrobial effects of avian incubation. *Naturwissenschaften* 97: 1089-1095.
- Davis, J., Fiesler, G. F. & Davis, B. S. 1963. The breeding biology of the Western Flycatcher. *The Condor* 65: 337-382.
- DuBois, A. D. 1937. The McCown longspurs of a Montana prairie. *The Condor* 39: 233-238.
- Eadie, J. M., Mallory, M. L. & Lumsden, H. G. 1995. Common goldeneye (*Bucephala clangula*). In *The Birds of North America*, No. 170 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Esler, D. 1999. Time of day of ovulation by three duck species in subarctic Alaska. *Condor* 101: 422-425.
- Farner, D. S. 1985. Annual rhythms. *Annual Review of Physiology* 47: 65-82.
- Feare, C. J., Spencer, P. L. & Constantine, D. A. T. 1982. Time of egg-laying of starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis* 124: 174-178.
- Fisher, H. I. 1969. Eggs and egg-laying in the Laysan Albatross, *Diomedea immutabilis*. *The Condor* 71: 102-112.
- Fordham, R. A. 1964. Breeding biology of the Southern Black-backed Gull. I: Pre-egg and egg stage. *Notornis* 11: 3-34.
- Gill, S. A. 2003. Timing and duration of egg laying in duetting Buff-breasted Wrens. *Journal of Field Ornithology* 74: 31-36.

- 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. *The Condor* 98: 863-865.
- Hall, M. R. 1987. External stimuli affecting incubation behavior and prolactin secretion in the duck (*Anas platyrhynchos*). *Hormones and Behavior* 21: 269-287.
- Harding, K. C. 1931. Nesting habits of the black throated blue warbler. *The Auk* 48: 512-522.
- Hill, D. P. & L. K. Gould 1997. Chestnut-collared longspur (*Calcarius ornatus*). In *The Birds of North America*, No. 228 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.
- Hoogland, J. L. & Sherman, P. W. 1976. Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecological Monographs* 46: 33-58.
- Horrocks, N. P., Hine, K., Hegemann, A., Ndithia, H. K., Shobrak, M., Ostrowski, S. & Tieleman, B. I. 2014. Are antimicrobial defences in bird eggs related to climatic conditions associated with risk of trans-shell microbial infection? *Frontiers in Zoology* 11: 49.
- Houdelier, C., Bertin, A., Guyomarc'h, C., Richard, M. A. & Lumineau, S. 2007. Daily laying time in free-living European starlings: solar noon, a potential synchronizer. *Chronobiology International* 24: 235-252.
- Houdelier, C., Catherine, G. H., Sophie, L. & Jean-Pierre, R. 2004. Daily organization of laying in Japanese and European quail: Effect of domestication. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 301: 186-194.
- Houdelier, C., Guyomarc'h, C. & Lumineau, S. 2002. Daily temporal organization of laying in Japanese quail: variability and heritability. *Chronobiology International* 19: 377-392.
- Houdelier, C., Lumineau, S., Guyomarc'h, C. & Richard, J. P. 2003. Effect of a cranium-directed daily illumination cycle on the laying rhythm in Japanese quail. *Comptes Rendus Biologies* 326: 371-376.
- Hussell, D. J. T. & R. Montgomerie 2002. Lapland Longspur (*Calcarius lapponicus*). In *The Birds of North America*, No. 656 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of

Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

Cheng, K. M., Burns, J. T. & McKinney, F. 1983. Forced copulation in captive mallards III. Sperm competition. *The Auk* 100: 302-310.

Jackson, J. A. 1976. A comparison of some aspects of the breeding ecology of Red-headed and Red-bellied woodpeckers in Kansas. *The Condor* 78: 67-76.

Jakubas, D. 2011. The influence of climate conditions on breeding phenology of the grey heron *Ardea cinerea* L. in northern Poland. *Polish Journal of Ecology* 59: 179-192.

Johnson, A. L. 2015. Reproduction in the female. In *Sturkie's Avian Physiology*: 635-665.

Johnson, K. 1995. Green-winged teal (*Anas crecca*). In *The Birds of North America*, No. 193 (A. Poole and F. Gill, eds.). The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA, and The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

Jouventin, P., Mougin, J. L., Stahl, J. C. & Weimerskirch, H. 1985. Comparative biology of the burrowing petrels of the Crozet Islands. *Notornis* 32: 157-220.

Kacelnik, A. & Krebs, J. R. 1983. The dawn chorus in the great tit (*Parus major*): proximate and ultimate causes. *Behaviour* 83: 287-308.

Kaufmann, G. W. 1989. Breeding ecology of the Sora, *Porzana carolina*, and the Virginia Rail, *Rallus limicola*. *Canadian Field-naturalist* 103: 270-282.

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.

Kuck, T. L., Dahlgren, R. B. & Progulsk, D. R. 1970. Movements and behavior of hen pheasants during the nesting season. *The Journal of Wildlife Management* 34: 626-630.

Lack, D. & Lack, E. 1951. The breeding biology of the swift *Apus apus*. *Ibis* 93: 501-546.

Mallory, M. L. & Lumsden, H. G. 1994. Notes on egg laying and incubation in the Common Merganser. *The Wilson Bulletin* 106: 757-759.

- 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.
- 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. *The Auk* 116: 236-240.
- McRae, S. B. 1996. Brood parasitism in the moorhen: brief encounters between parasites and hosts and the significance of an evening laying hour. *Journal of Avian Biology* 27: 311-320.
- Meek, S. B. & Robertson, R. J. 1995. Time of day of egg laying by eastern bluebirds. *The Wilson Bulletin* 107: 377-379.
- Meijer, T. 1992. Egg-laying patterns in captive starlings. *Ardea* 80: 301-310.
- Meijer, T., & Langer, U. 1995. Food availability and egg-laying of captive European starlings. *Condor* 97: 718-728.
- Melek, O., Morris, T. R. & Jennings, R. C. 1973. The time factor in egg formation for hens exposed to ahemeral light - dark cycles. *British Poultry Science* 14: 493-498.
- Mermoz, M. E., & Reboreda, J. C. 1999. Egg-laying behaviour by shiny cowbirds parasitizing brown and yellow marshbirds. *Animal Behaviour* 58: 873-882.
- Mickey, F. W. 1943. Breeding habits of McCown's Longspur. *The Auk* 60: 181-209.
- Moller, A. P. 1991. Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *The American Naturalist* 138: 994-1014.
- Morse, T. E., Jakabosky, J. L. & McCrow, V. P. 1969. Some aspects of the breeding biology of the Hooded Merganser. *The Journal of Wildlife Management* 33: 596-604.
- Morton, M. L., Pereyra, M. E. & Baptista, L. F. 1985. Photoperiodically induced ovarian growth in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) and its augmentation by song. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 80: 93-97.
- 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.

- Naito, M., Nirasawa, K. & Oishi, T. 1990. Duration of egg formation in hens selected for increased rate of lay under 23 h and 24 h light - dark cycles. *British Poultry Science* 31: 371-375.
- Nolan, V. 1978. The ecology and behavior of the Prairie Warbler *Dendroica discolor*. *Ornithological Monographs* 26: 1-595.
- Oppenheimer, S. D., Pereyra, M. E. & Morton, M. L. 1996. Egg laying in Dusky Flycatchers and White-crowned Sparrows. *The Condor* 98: 428-430.
- Parmelee, D. F. 1959. The breeding behavior of the Painted Bunting in southern Oklahoma. *Bird-banding* 30: 1-18.
- Peer, B. D. & Sealy, S. G. 1999. Laying time of the Bronzed Cowbird. *The Wilson Bulletin* 111: 137-139.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112: 242-255.
- Persson, I. & Göransson, G. 1999. Nest attendance during egg laying in pheasants. *Animal Behaviour* 58: 159-164.
- Pettigrew, J. D., Little, L. & Steginga, T. 1986. Incubation period of the Australian grass owl *Tyto capensis longimembris*. *Emu* 86: 117-118.
- Podulka, S., Rohrbaugh, R. W. & Bonney, R. 2004. *Handbook of bird biology*. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York.
- Potter, E. F. 1980. Notes on nesting Yellow-billed Cuckoos. *Journal of Field Ornithology* 51: 17-29.
- Pulliainen, E. 1970. On the breeding biology of the Dotterel *Charadrius morinellus*. *Ornis Fennica* 47: 69-73.
- Pulliainen, E., Jussila, P., & Tunkkari, P. S. 1994. Variation in the laying intervals of the Pied Flycatcher and the Redstart. *Ornis Fennica* 71: 109-114.
- Rosengren, V. 1993. At what hour do Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* lay their eggs? *Ornis Fennica* 70: 47-49.
- Scott, D. M. 1991. The time of day of egg laying by the Brown-headed Cowbird and other icterines. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2093-2099.

- Scott, D. M. 1993. Novel method for estimating hours of oviposition, illustrated by data on Gray Catbirds. *The Condor* 95: 1048-1050.
- 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.
- Seel, D. C. 1973. Egg-laying by the cuckoo. *British Birds* 66: 528-535.
- 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.
- Schaefer, E. 1953. Contribution to the life history of the Swallow-Tanager. *The Auk* 70: 403-460.
- Schantz, W. E. 1939. A detailed study of a family of robins. *The Wilson Bulletin* 51: 157-169.
- Schifferli, L. 1979. Warum legen Singvögel (Passeres) ihre Eier am frühen Morgen. *Ornithologische Beobachter* 76: 33-36.
- Schreiber, E. A., Schreiber, R. W. & Dinsmore, J. J. 1979. Breeding biology of Laughing Gulls in Florida. Part I: nesting, egg, and incubation parameters. *Bird-Banding* 50: 304-321.
- Schreiber, R. W. 1977. Maintenance behavior and communication in the Brown Pelican. *Ornithological Monographs* 22.
- Simons, T. R. 1981. Behavior and attendance patterns of the Fork-tailed Storm-Petrel. *The Auk* 98: 145-158.
- Simons, T. R. 1985. Biology and behavior of the endangered Hawaiian Dark-rumped Petrel. *Condor* 87: 229-245.
- Skutch, A. F. 1952. On the hour of laying and hatching of birds' eggs. *Ibis* 94: 49-61.
- Smith, J. P. 1982. Changes in blood levels of thyroid hormones in two species of passerine birds. *Condor* 84: 160-167.
- Soler, M., Pérez - Contreras, T. & Neve, L. 2014. Great spotted cuckoos frequently lay their eggs while their magpie host is incubating. *Ethology* 120: 965-972.
- Speirs, J. M. & Andoff, R. 1958. Nest attentivity of Lincoln's Sparrow determined using thermistor bridge. *Canadian Journal of Zoology* 36: 843-848.

- Summers, R. W. 2006. Patterns of nest attendance by a pair of Parrot Crossbills. *British Birds* 99: 562-568.
- Sutton, G. M. & Parmelee, D. F. 1954. Nesting of the snow bunting on Baffin Island. *Wilson Bulletin* 66: 159-179.
- Taylor, G., Cockburn, S., Palmer, D. & Liddy, P. 2012. Breeding activity of Chatham Island taiko (*Pterodroma magentae*) monitored using PIT tag recorders. *New Zealand journal of ecology* 36: 1-8.
- Thompson, W. L. 1960. Agonistic behavior in the House Finch. Part I: Annual cycle and display patterns. *The Condor* 62: 245-271.
- Ulenaers, P. & Dhondt, A. A. 1991. Phenology, habitat choice and reproduction of the great crested grebe (*Podiceps cristatus* L.) on a fish-farm. *Ardea* 79: 395-408.
- Vermeer, K. 1963. The breeding ecology of the Glaucous-winged Gull (*Larus glaucescens*) on Mandarte Island. B.C. Doctoral dissertation, University of British Columbia.
- Warren, D. C. & Scott, H. M. 1935a. The time factor in egg formation. *Poultry Science* 14: 195-207.
- Warren, D. C. & Scott, H. M. 1935b. Physiological factors influencing the rate of egg formation in the domestic hen. *Journal of Agricultural Research* 51:565-572.
- Watson, A. 1957. Birds in Cumberland Peninsula, Baffin Island. *Canadian Field-Naturalist* 71: 87-109.
- Watson, M. D., Robertson, G. J. & Cooke, F. 1993. Egg-laying time and laying interval in the common eider. *Condor* 95: 869-878.
- Weatherhead, P. J., Montgomerie, R. D. & McRae, S. B. 1991. Egg-laying times of American Robins. *The Auk* 108: 965-967.
- Weeden, J. S. 1966. Diurnal rhythm of attentiveness of incubating female Tree Sparrows (*Spizella arborea*) at a northern latitude. *The Auk* 83: 368-388.
- Weidmann, U. 1956. Observations and experiments on egg-laying in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *The British Journal of Animal Behaviour* 4: 150-161.
- Westmoreland, D. & Best, L. B. 1985. The effect of disturbance on Mourning Dove nesting success. *The Auk* 102: 774-780.

- Whitehouse, H. L. K. & Armstrong, E. A. 1953. Rhythms in the breeding behaviour of the European Wren. *Behaviour* 5: 261-287.
- Widmann, O. 1897. The Summer Home of Bachman's Warbler No Longer Unknown. A Common Breeder in the St. Francis River Region of Southeastern Missouri and Northeastern Arkansas. *The Auk* 14: 305-310.
- 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., & Korpimaki, E. 1998. The onset of incubation in birds: can females control hatching patterns? *Animal Behaviour* 55: 1043-1052.
- Winn, H. E. 1950. The Black Guillemots of Kent Island, Bay of Fundy. *The Auk* 67: 477-485.
- Wolf, B. O. 1991. The reproductive biology and natural history of the black phoebe (*Sayornis nigricans Swainson*) in central California. M.A. thesis, California State Univ., San Jose.
- Wyllie, I. 1975. Study of cuckoos and reed warblers. *British Birds* 68: 369-378.
- 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.