

**Katedra zoologie
Přírodovědecká fakulta**

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

**STRATEGIE RODIČOVSKÉ PÉČE U PTÁKŮ
V DOBĚ INKUBACE A KRMENÍ MLÁĐAT:
STUDIE LINDUŠKY LUČNÍ (*ANTHUS PRATENSIS*)**

Petr Kovařík

Disertační práce

Školitel: Prof. Ing. Stanislav Bureš, CSc.

Olomouc 2010

Obsah

Obsah.....	1
Poděkování.....	2
Přehled prací.....	3
Bibliografie.....	4
Úvod.....	6
Modelový druh.....	8
1. Strategie inkubace v horském prostředí (článek I).....	9
2. Antipredační chování v době hnízdění (články II a III).....	12
Strategie inkubace při zvýšeném riziku predace.....	12
Odlákávání predátora od hnízda.....	13
3. Strategie krmení mláďat v hnízdě (článek IV).....	14
Shrnutí.....	16
Literatura.....	17

Poděkování

Při práci na této disertaci bych se neobešel bez podpory celé řady lidí, kteří mi nejrůznějším způsobem pomohli, ať už přímo spoluprací na výzkumu či psaní článků nebo třeba inspirací a poskytnutím potřebného zázemí. Na tomto místě bych chtěl poděkovat alespoň některým z nich.

Předně bych chtěl poděkovat Stanislavu Burešovi, který mě přivedl k odbornému výzkumu ptáků a podporoval mě v něm, a Václavu Pavlovi za několikaletou odbornou spolupráci. Za četné rady a pomoc při zpracovávání získaných dat vděčím zejména Tomáši Grimovi, Vladimíru Remešovi a Emilu Tkadlecovi. Dále bych chtěl poděkovat Bohumíru Chutnému, Aleši Svobodovi a několika dalším lidem za spolupráci při terénním výzkumu, Správě CHKO Jeseníky a Krkonošského národního parku za možnost práce v těchto chráněných oblastech a správám Luční a Labské boudy za poskytnutí zázemí. S odbornou angličtinou článků mi pomáhal David Hardekopf, Patrick McMullin a Pavlína Přikrylová, za poznámky k článkům vděčím kromě výše zmíněných celé řadě dalších lidí a anonymních recenzentů.

A nakonec musím poděkovat těm, kteří mi poskytli nejvíce podpory a klidného prostředí na psaní této práce – mé rodině a především mé ženě.

Přehled prací

Disertační práce obsahuje následující čtyři články:

- I. Kovařík P., Pavel V. & Chutný B. 2009: Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) in an alpine ecosystem of Central Europe. *Journal of Ornithology* 150: 549-556.
- II. Kovařík P. & Pavel V.: Does the threat to the nest affect the incubation rhythm in a small passerine? (v recenzním řízení, *Ethology*)
- III. Pavel V., Bureš S., Weidinger K. & Kovařík P. 2000: Distraction Displays in Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) Females in Central and Northern Europe. *Ethology* 106 (11): 1007-1019.
- IV. Kovařík P. 2001: Metodické aspekty studia rodičovské péče u ptáků: příklad lindušky luční (*Anthus pratensis*). Methodological aspects of monitoring of parental care in birds: a case study of the meadow pipit (*Anthus pratensis*). *Sylvia* 37: 115-122.

Bibliografie

Recenzované články

Kovařík P. & Pavel V.: Does the threat to the nest affect the incubation rhythm in a small passerine?
(v recenzním řízení, Ethology)

Kovařík P., Pavel V. & Chutný B. 2009: Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) in an alpine ecosystem of Central Europe. Journal of Ornithology 150: 549-556.

Pavel V., Chutný B., Flousek J., Kovařík P. & Šálek M. 2003: Konipas citrónový (*Motacilla citreola*) v Krkonoších. [Citrine Wagtail (*Motacilla citreola*) in Krkonoše mountains]. Panurus 13: 125-128.

Kovařík P., Pavel V. & Chutný B. 2003: Hnízdění bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*) a straky obecné (*Pica pica*) ve vrcholových oblastech Krkonoš [Breeding of the Snipe (*Gallinago gallinago*) and the Magpie (*Pica pica*) in the topmost areas of the Krkonoše mountains]. Panurus 13: 107-108.

Kovařík P. 2001: Metodické aspekty sledování rodičovské péče u ptáků: příklad lindušky luční (*Anthus pratensis*) [Methodical aspects of monitoring of parental care in birds: a case study of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*)]. Sylvia 37: 115-122.

Pavel V., Bureš S., Weidinger K. & Kovařík P. 2000: Distraction Displays in Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) Females in Central and Northern Europe. Ethology 106: 1007-1019.

Příspěvky na konferencích

Kovařík P., Pavel V. & Chutný B. 2004: Rozdíly v inkubačním chování dvou na zemi hnízdících druhů pěvců v horských podmínkách. In: Bryja J. & Zukal J. (Eds.): Zoologické dny Brno 2004. Sborník abstraktů z konference 12. – 13. února 2004, pp. 145-146.

Pavel V., Kovařík P. & Chutný B. 2004: Parazitace larev *Protocaliphora braueri* (Diptera: Calliphoridae) na mláďatech horských pěvců. In: Bryja J. & Zukal J. (Eds.): Zoologické dny Brno 2004. Sborník abstraktů z konference 12. – 13. února 2004, pp. 156-157.

Kovařík P., Pavel V. & Chutný B. 2003: Inkubační chování lindušky luční (*Anthus pratensis*) a slavíka modráčka tundrového (*Luscinia s. svecica*) ve vrcholových partiích Krkonoš.

In: Bryja, J. & Zukal, J. (Eds.): Zoologické dny Brno 2003. Sborník abstraktů z konference 13. – 14. února 2003, pp. 141-142.

Kovařík P. 2000: Avifauna NPR Ramena řeky Moravy a některé problémy ochrany hnízdících ptáků. In: Kovařík P. & Machar I. (Eds.). Mokřady 2000. Sborník z konference při příležitosti 10. výročí vzniku CHKO Litovelské Pomoraví. Správa CHKO ČR a Český Ramsarský výbor, pp. 80-84.

Sborník z konference

Kovařík P. & Machar I. (eds.) 2000: Mokřady 2000. Sborník z konference při příležitosti 10. výročí vzniku CHKO Litovelské Pomoraví. Správa CHKO ČR a Český Ramsarský výbor.

ÚVOD

Jedním z nejvýznamnějších témat behaviorální ekologie je rodičovská péče živočichů, tedy chování rodičů, které nějakým způsobem zvyšuje fitness jejich potomstva (Trivers 1972, Maynard Smith 1977, Winkler 1987, Clutton-Brock 1991, Klug & Bonsall 2010). Kromě velkého významu znalosti rodičovské péče z hlediska poznání jednotlivých druhů představuje rodičovská péče u živočichů také ústřední problém, který souvisí s celou řadou dalších oblastí etologie, ekologie a evoluce živočichů (rozdíly mezi pohlavími, reprodukční strategie, vnitrodruhová i mezidruhová variabilita, reprodukční úspěšnost druhů v různých typech prostředí atd.; Clutton-Brock 1991, Krebs & Davies 1993, Alcock 2005).

U ptáků je rodičovská péče značně rozvinutá a zahrnuje celou řadu různých prvků chování (Kendeigh 1952, Clutton-Brock 1991, Gill 2007). Obecně sem můžeme v nejširším pojetí zahrnout veškeré chování ptáků související se stavbou hnízda či přípravou jiného místa pro kladení vajec, produkci velkých, živinami bohatě zásobených vajec, péči o vejce, péči o mláďata v hnízdě i mimo hnízdo včetně zásobení mláďat živinami (Clutton-Brock 1991). I když pomíneme obecně známé případy alternativního způsobu výchovy mláďat u tabonů (Clark 1964, Jones et al. 1995, Booth & Jones 2002) a hnízdních parazitů (Ortega 1998, Rothstein & Robinson 1998, Davies 2000), mohou se strategie rodičovské péče, její rozsah a intenzita u jednotlivých druhů či populací výrazně lišit v závislosti na různých vnějších i vnitřních faktorech (tedy podmínkách prostředí respektive vlastnostech jedinců dané populace; viz např. Kendeigh 1952, Burness et al. 1994, Elkins 1995, Thomas & Szekely 2005, Martin et al. 2007). Proto má velký význam výzkum reprodukčních strategií různých druhů ptáků v nejrůznějších podmínkách.

V průběhu 2. poloviny 20. století došlo k obrovskému nárůstu intenzity výzkumu rodičovské péče a obecně reprodukčních strategií různých druhů ptáků (viz např. Deeming 2002, Gill 2007). Kromě samotného popisu způsobů reprodukce a rodičovské péče u jednotlivých druhů narůstala snaha o vysvětlení ultimátních příčin různých prvků rodičovského chování a jeho variability. Velká pozornost byla věnována zejména evoluci rozmnožovacích systémů a rodičovské péče (Kendeigh 1952, Orians 1969, Ar & Yom-Tov 1978, Clutton-Brock 1991, Ligon 1999, Cockburn 2006) a vlivu paternity na rodičovskou péči (Whittingham et al. 1992, Møller & Birkhead 1993, Møller 2000, Arnold & Owens 2002, Macedo et al. 2008). Variabilita v reprodukčních strategiích byla dříve vysvětlována především vlivem potravy (např. Ricklefs 1968, Davies & Lundberg 1985, Martin 1987, Saether 1994a,b). Při intenzivním výzkumu vlivu potravy a několika dalších tradičně studovaných faktorů (např. teplota, velikost snůšky, fylogeneze) se však ukázalo, že významná část mezidruhové i vnitrodruhové variability zůstává těmito faktory nevysvětlena a že naopak velice významný vliv na reprodukční strategii a chování ptáků při péči o potomstvo může mít

predace (Skutch 1949, Martin 1995; Martin et al. 2000a; Ghalambor & Martin 2000, 2002, Ferretti et al. 2005). Hnízdní predace je v globálním měřítku nejčastější a také nejvýznamnější příčinou neúspěšného hnízdění (Lack 1954, Nolan 1963, Ricklefs 1969, Martin 1993, 1995) a představuje tak významný prvek přírodního výběru. Pod silným selekčním tlakem predace se vyvinuly různé formy antipredačního chování (viz Montgomerie & Weatherhead 1988, Caro 2005), které mají nějakým způsobem omezit riziko hnízdní predace.

V následující části této práce představím modelový druh mého výzkumu a následně pak proberu studované prvky z oblasti strategií rodičovské péče. Jednotlivé aspekty výzkumu popíšu vzhledem k značné šíři tématu odděleně, opět se stručným uvedením do problematiky a následným popisem hlavních výsledků mého výzkumu. Podrobné informace, metodika výzkumu a diskuze k jednotlivým tématům jsou uvedeny přímo v prezentovaných článcích a proto je zde nebudu znovu popisovat.

Modelový druh

Jako modelový druh pro můj výzkum strategií rodičovské péče jsem zvolil lindušku luční (*Anthus pratensis*). Je to drobný, okolo 18 g vážící, monogamní pěvec s hnízdním areálem v severní, střední a západní Evropě včetně Britských ostrovů, Islandu a Grónska a v přilehlé části severního Ruska. Na většině areálu je tažným druhem, zimoviště leží převážně ve Středomoří - v jižní Evropě, severní Africe a jihozápadní Asii (Cramp 1988).

Linduška luční hnízdí v bezlesých oblastech, především na vlhkých loukách a rašeliništích, a to včetně vrcholových oblastí středoevropských hor, kde na vhodných lokalitách vytváří poměrně početné hnízdní populace (Šťastný et al. 2006). Potravu tvoří téměř výhradně různí bezobratlí živočichové, sbírání především na zemi během rychlé chůze (Walton 1979, Henle 1983, Bureš 1994). Hnízdo si staví na zemi, většinou dobře skryté v trávě či nízkých keřících, v horských oblastech i v kleči; jako hnízdní materiál je používána převážně suchá tráva (Cramp 1988, vlastní nepubl. údaje). Průměrná velikost snůšky byla v západním Německu 4,64 vajec (Hötker & Sudfelt 1982), v jižním Norsku 5,42 a ve Finsku 5,75 vajec (Coulson 1956); v horských oblastech České republiky se průměrná velikost snůšky pohybuje mezi 4 a 5 vejci (vlastní nepubl. údaje). Inkubace trvá přibližně 13 dní a po vylíhnutí jsou mláďata ještě několik dní zahřívána samicí. Mláďata opouští hnízdo přibližně po 12,5 dnech (Coulson 1956), v případě ohrožení hnízda je však mohou opustit i dříve. Po opuštění hnízda jsou pak mláďata doprovázena rodiči a krmena ještě asi 13 dní (Hötker 1982). Ve střední a západní Evropě hnízdí běžně dvakrát ročně, v severní Evropě je druhé hnízdění vzácné (Coulson 1956).

Linduška luční je monogamní druh a na rodičovské péči se podílejí oba rodiče, inkubaci snůšky a zahřívání malých mláďat v hnízdě však zajišťuje pouze samice (Cramp 1988), která je tak nucena volit mezi nároky snůšky na zahřívání a svými vlastními potřebami (zejména nutností pravidelného hledání potravy). Populace lindušek hnízdící v alpínských biotopech jsou navíc dobrým objektem pro výzkum inkubačních strategií kvůli náročnosti inkubace v drsném horském klimatu. Vzhledem k malé velikosti a nedostatku účinných útočných prostředků vůči predátorům (Bureš & Pavel 2003) je linduška také zajímavým objektem pro studium možných alternativních způsobů antipredačního chování bez možnosti přímého odehnání hnízdních predátorů.

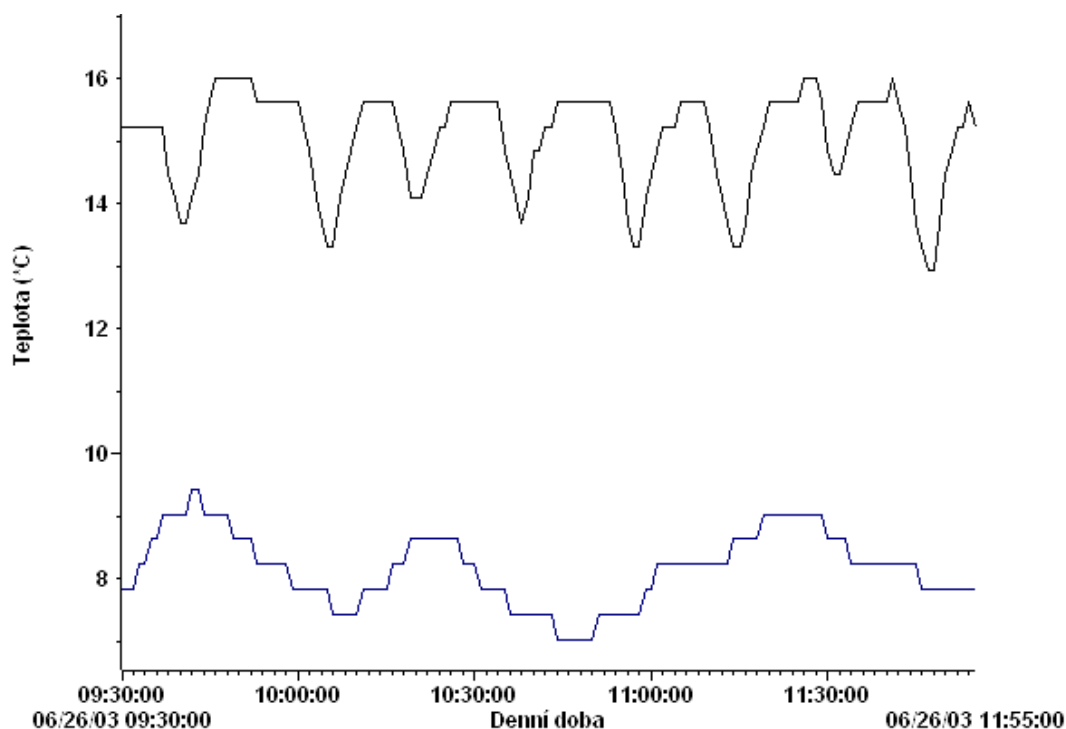
1. Strategie inkubace v horském prostředí (článek I)

Ptačí inkubace patří mezi poměrně intenzivně studované oblasti ornitologie a v průběhu druhé poloviny 20. století zde došlo k velkému nárůstu poznatků (Kendeigh 1952, Skutch 1957, 1962, Lundy 1969, Drent 1975, Webb 1987, Haftorn 1988, Conway & Martin 2000a,b, Deeming 2002). Intenzivní výzkum byl zaměřen zejména na embryonální vývoj a fyziologii u ptáků (Romanoff 1960, 1967, Freeman & Vince 1974, Metcalfe et al. 1987, Deeming & Ferguson 1991), a to zejména díky snaze o lepší poznání a další komerční využití člověkem chovaných druhů ptáků (např. Tullett 1991), především kura domácího (*Gallus gallus*).

Vzhledem k velké rozmanitosti ptáků a značné variabilitě jejich chování (Gill 2007) je důležité zkoumat strategie inkubace u různých druhů a zjišťovat jejich ovlivnění různými faktory prostředí. Při našem výzkumu inkubace u lindušky luční jsme se zaměřili na sledování inkubačních strategií lindušek v náročných klimatických podmínkách horského prostředí střední Evropy, konkrétně vrcholových částí Krkonoš. Toto prostředí je charakteristické nižšími teplotami, vyššími srážkami a často rychlými změnami počasí v průběhu jednoho dne (Migala et al. 1995). Sledovali jsme, jak inkubující ptáci zajišťují v těchto náročných podmínkách vhodné prostředí pro vývoj vajec, konkrétně jak přizpůsobují své inkubační chování s ohledem na denní dobu, mění se teplotu a výskyt srážek. Předpokládali jsme, že tyto faktory budou mít velice významný vliv na průběh inkubace a že strategie inkubace v horských podmínkách může být odlišná od strategie využívané v běžných klimatických podmínkách střední a západní Evropy. Očekávali jsme, že návštěvnost hnízda (podíl času stráveného samicí na hnízdě) bude v horském prostředí vyšší, aby byla snůška chráněna před prochlazením. V této souvislosti jsme také předpovídali, že by se u studované populace lindušek mohlo vyskytovat časté inkubační krmení samice samcem, aby bylo umožněno delší setrvání samice v hnízdě (Martin & Ghalambor 1999).

Při výzkumu jsme využili také faktu, že narůstající počet studií inkubačního chování a rychle se rozvíjející moderní technika využitelná pro terénní výzkum (např. Reif & Tornberg 2006, Weidinger 2007, Pierce & Pobprasert 2007) umožňují v poslední době přesnější analýzy a srovnávání inkubace i u nejrůznějších volně žijících druhů ptáků. Mohli jsme tak pomocí miniaturní kamery a pomaloběžného videa pořizovat detailní záznamy inkubačního chování lindušek, které bylo nahráváno celých 24 hodin bez jakéhokoliv ovlivnění přítomností člověka, a srovnávat naše výsledky s řadou dalších studií. Chování inkubujících samic v nočních hodinách bylo navíc kontrolováno pomocí dataloggerů (viz článek II, obr. 1). Získaný záznam cirkadiánní variability chování tak byl ucelený a nemohl být ovlivněn žádnými rušivými faktory souvisejícími s výzkumem (např. rušení ptáků při opakovaných krátkých sledováních) ani případnými změnami podmínek při přerušovaných záznamech či krátkodobých sledováních na různých hnízdech v různou denní dobu.

Obř. 1: Příklad záznamu inkubačního rytmu u lindušky luční během dne získaný pomocí dataloggeru. Horní čára ukazuje průběh teplot v hnízdě, dolní čára teploty v okolí hnízda. Výrazné poklesy teploty v hnízdě odpovídají odletům inkubující samice z hnízda, prudké nárůsty odpovídají začátkům zahřívání snůšky



Naše výsledky potvrdily významný vliv sledovaných podmínek prostředí na strategii inkubace – frekvence inkubace se výrazně měnila v závislosti na denní době, teplotě a srážkách. Při nejnižších a nejvyšších teplotách vyskytujících se na lokalitě se délka inkubačních period zkracovala. Výskyt srážek zkracoval délku přestávek v inkubaci a prodlužoval délku jednotlivých inkubačních period. Intenzita inkubace se výrazně měnila v průběhu dne – délka inkubačních period byla delší ráno a večer, délka přestávek v inkubaci byla naopak nejdelší uprostřed dne. Délka přestávek však kolísala méně výrazně než délka inkubačních period. Výsledkem byl výrazný periodický průběh změn návštěvnosti – během rána se návštěvnost hnízda výrazně snižovala, uprostřed dne byla stabilně nízká a k večeru se zase začala zvyšovat až na noční maximum (během noci samice seděly na hnízdě zpravidla bez přerušení). Zjistili jsme také významné rozdíly v inkubačním chování mezi jednotlivými roky, což by mohlo být způsobeno právě rozdíly v klimatických podmínkách v různých letech (Pavel et al. 2008) nebo i měnícím se predačním tlakem (Svoboda et al. 2007).

Přestože klimatické podmínky v alpínských biotopech středoevropských hor kladou na inkubující ptáky zvýšené nároky, základní charakteristiky inkubačního chování lindušek v tomto

prostředí se výrazně nelišily od nejčastěji zjišťovaných hodnot u jiných druhů altriciálních pěvců, u kterých inkubuje pouze samice (Conway & Martin 2000a). Avšak při srovnání s jinými, dříve studovanými populacemi lindušek lučních ve střední a západní Evropě (Hötker 1990, Seel & Walton 1979) byl zřetelný posun k intenzivnější inkubaci – průměrná návštěvnost hnízda byla v Krkonoších vyšší oproti srovnávaným populacím, srovnatelná jen s návštěvností zjištěnou u severské, švédské populace (Davies 1958). Naproti tomu se u studované populace téměř nevyskytovalo inkubační krmení (krmení inkubující samice samcem), což představovalo výrazný rozdíl oproti zjištěním Halupky (1994) u polské populace. Jedním z možných vysvětlení tohoto rozdílu může být dostatek potravy v horských podmínkách (viz také Bureš et al. 1999), jiným by mohla být snaha rodičů omezit v přehledném bezlesém terénu nápadnou pohybovou aktivitu a snížit tak možnost prozrazení hnízda predátorům (Martin et al. 2000b; viz článek II).

2. Antipredační chování v době hnízdění (články II a III)

Antipredační chování ptáků zahrnuje širokou škálu různých prvků chování, které snižují riziko predace (Montgomerie & Weatherhead 1988, Caro 2005, Lima 2009). Pokud se zaměříme na chování směřující k zamezení predace snůšky, pak sem můžeme zahrnout zejména zajištění vhodného a bezpečného místa pro hnízdění (Collias & Collias 1984, Hansell 2000, Liebezeit & George 2002, Forstmeier & Weiss 2004) či hnízdění ve skupinách (Wiklund & Andersson 1994, Rolland et al. 1998, Serrano et al. 2001), různé typy maskování či ukrývání rodičů, hnízda, vajec či mláďat (Norment 1993, Götmark et al. 1995, Slagsvold et al. 1995, Howlett & Stutchbury 1996, Weidinger 2001, 2002) či aktivní obranu hnízda útoky na predátora (Curio 1975, Dale et al. 1996, Larsen et al. 1996, Grim 2005, 2008) nebo jeho odhlákováním od hnízda (Armstrong 1954, Simmons 1955, Hudson & Newborn 1990). Při studiu strategií rodičovské péče u lindušky luční jsem se zabýval dvěma z těchto prvků antipredačního chování – omezením pozorovatelné rodičovské aktivity v okolí hnízda a odhlákováním predátora od hnízda.

Strategie inkubace při zvýšeném riziku predace

Jednou z možností, jak snížit riziko predace snůšky, je snížení aktivity rodičů v okolí hnízda. Při menší aktivitě rodičů (méně přiletů do hnízda a odletů z něj) se snižuje pravděpodobnost, že bude hnízdo predátorem nalezeno na základě sledování pohybů rodičů (Martin 1995, Conway & Martin 2000a, Martin et al. 2000a,b, Ghalambor & Martin 2002, Fontaine & Martin 2006).

Přestože vliv predace na reprodukční strategii a aktivitu ptáků u hnízda předpokládal Alexandr Skutch už v roce 1949 (Skutch 1949), doklady změn v chování ptáků během inkubace vajec a péče o mláďata pod zvýšeným predacním tlakem byly až do konce 20. století relativně vzácné, často spíše spekulativní (Norton 1972, Thompson & Raveling 1987, Weathers & Sullivan 1989, Norment 1995). Až na přelomu 20. a 21. století se objevilo několik prací dokládajících přesvědčivě vliv predacního tlaku na aktivitu ptáků u hnízda (Martin & Ghalambor 1999, Conway & Martin 2000a, Martin et al. 2000b, Strickland & Waite 2001); i tyto práce však předpokládaly vyšší predacní tlak na určitého jedince jen na základě vyšší průměrné míry predace na dané lokalitě či u určitého druhu. Fontaine & Martin (2006) a Massaro et al. (2008) pak provedli dlouhodobé experimenty s odstraněním predátorů v některých lokalitách a srovnání chování ptáků v těchto oblastech s ostatními. Přímých dokladů vlivu momentálního zvýšení predacního tlaku na aktivitu rodičů je však stále jen několik a byly získány na základě hodnocení krmení mláďat (Ghalambor & Martin 2001, Eggers et al. 2005, 2008) nebo inkubačních krmení samice samcem (Ghalambor & Martin 2000, 2002). Proto jsme se v naší práci zaměřili u lindušky luční také na testování vlivu

experimentálního zvýšení predáčního tlaku na strategii inkubace. Předpokládali jsme, že ptáci jsou schopni rozpoznat obvyklého hnízdního predátora a že v době jeho přítomnosti budou inkubující samice upravovat rytmus inkubace a snižovat počet odletů a přiletů do hnízda.

Na experimentální, krátkodobé zvýšení predáčního tlaku zprostředkované umístěním modelu hnízdního predátora v okolí hnízda reagovaly samice lindušky luční v souladu s teoretickými předpoklady a snižovaly svou aktivitu v blízkosti hnízda. Po vyplašení se samice vracely zpět do hnízda v přítomnosti modelu hnízdního predátora (straky obecné *Pica pica*) později, než v přítomnosti modelu neškodného kontrolního druhu (křivky obecné *Loxia curvirostra*) a prodlužovaly délku jednotlivých pobytů v hnízdě i mimo hnízdo; tím pádem se snižoval i počet pohybů samice do hnízda a ven z hnízda. Naše výsledky tedy potvrzují, že ptáci jsou schopni reagovat na přítomnost hnízdního predátora a přizpůsobit své inkubační chování tak, aby snížili riziko objevení jejich hnízda tímto predátorem – omezením aktivity umožňující prozrazení umístění hnízda.

Odlákávání predátora od hnízda

Zvláštním typem aktivní obrany hnízda je odlákávání predátora od hnízda (*distraction displays*), při němž rodič předstírá zranění a snaží se predátora odlákat od potomstva (Armstrong 1954, Simmons 1955, Hudson & Newborn 1990, Sordahl 1990). Toto chování se vyskytuje typicky především u ptáků, v mnohem menší míře je známo také u savců (Caro 2005). Odlákávací chování bylo známo také u lindušky luční (Cramp 1988), avšak před vydáním prezentovaného článku nebylo podrobněji studováno. Samice lindušky zahřívající vejce či malá mláďat po vyplašení z hnízda často při výletu předvádí zranění. Intenzita tohoto chování je variabilní, od prostého odletu bez odlákávání přes kolébavý či třepetavý let až po přistání na zemi záhy po výletu a poskakování po zemi s předváděním zraněného křídla (viz článek III).

Podle teorie rodičovských investic (Clutton-Brock 1991) by měla intenzita obrany hnízda stoupat se zvyšující se reprodukční hodnotou potomstva. Proto jsme predikovali rozdíly v intenzitě odlákávání od hnízda u různě starých snůšek a u různých populací lindušky s rozdílným potenciálem k opětovnému zahníždění. Při srovnání odlákávání u severské (norské) a u středoevropské populace jsme však nenalezli významný rozdíl v intenzitě odlákávání, ačkoliv možnost znovuzahníždění v témže roce je u norské populace podstatně menší a velikost snůšky větší. Navíc se neprokázal ani vliv velikosti snůšky, jejího stáří či teploty prostředí. Tyto výsledky se liší od zjištění většiny předchozích studií zabývajících se obranou hnízda u ptáků. Chování jednotlivých ptáků při odlákávání predátora je zřejmě méně závislé na hnízdních podmínkách než u přímé obrany hnízda před predátorem. Možná vysvětlení tohoto jevu jsou podrobněji diskutována v článku III.

3. Strategie krmení mlád'at v hnízdě (článek IV)

Frekvence krmení mlád'at jejich rodiči patří mezi jeden z nejčastěji sledovaných parametrů chování ptáků a investice rodičů do potomstva (např. Johnson & Best 1982, Møller & Birkhead 1993, Sandel et al. 1996, Maigret & Murphy 1997, Moreno et al. 1999, Sanz et al. 2000). Přesto je velká část závěrů předešlých studií, které prezentují výsledky sledování frekvence krmení, nedostatečně podložena. Studie často vykazují metodické nedostatky, např. jim chybí kontrola důležitých matoucích faktorů, o nichž je již dobře známo, že mohou mít významný vliv na frekvenci krmení (např. denní doba, počasí; Veistola et al. 1997, Laiolo et al. 1998, Grundel & Dahlsten 1991, Geiser et al. 2008). Přitom chování ptáků při krmení mlád'at může být velice proměnlivé, přizpůsobované nárokům prostředí a aktuálním potřebám jedinců (Clutton-Brock 1991, Alcock 2005, Gill 2007).

Při studiu rodičovské péče lindišky luční jsem se proto zabýval i zkoumáním strategií krmení mlád'at rodiči a snažil se zjistit, jak významný je vliv některých vybraných faktorů na frekvenci krmení. Konkrétně jsem sledoval vliv tří předpokládaných nejdůležitějších proměnných - denní doby, stáří mlád'at a pohlaví rodičů. Předpokládal jsem, že strategie krmení jednotlivých rodičů se bude výrazně měnit s věkem mlád'at v souvislosti se změnami jejich vlastností (růst mlád'at, přechod z ektotermie na endotermii atd.; Carey 1996, Gill 2007). Zároveň jsem očekával také změny v aktivitě rodičů v průběhu dne (Bogucki 1972, Constant & Eybert 1980, Hötker 1990), kdy dochází k periodickým změnám některých podmínek prostředí (světlo, teplota, vlhkost apod.).

Během pozorování jsem potvrdil významné změny ve frekvenci krmení mlád'at v průběhu dne i v průběhu hnízdění a výrazně se měnila i strategie krmení v závislosti na pohlaví rodiče. Starší mlád'ata byla krmena výrazně častěji než malá a na této změně průměrné frekvence se podílela zejména samice, která frekvenci krmení u velkých mlád'at velice výrazně zvýšila. Tento jev zřejmě souvisí s nutností zahřívání malých mlád'at samicí v době nízkých teplot a rostoucími nároky mlád'at na množství živin. Naproti tomu u samce jsem nezjistil významnou změnu ve frekvenci krmení. Neochota samců zvyšovat krmicí úsilí může souviset také s možností zvýšit si reprodukční úspěch také jiným způsobem, například mimopárovými kopulacemi (Krebs & Davies 1997).

Frekvence krmení se velice výrazně měnila také v průběhu dne, a to odlišně u malých a u velkých mlád'at. U malých mlád'at byla frekvence krmení nejvyšší časně ráno a pozdě večer, u starších mlád'at byla frekvence krmení nejvyšší v průběhu dopoledne a velice výrazný byl večerní pokles až k minimu v nejpozdnějším večerním intervalu. Mladší mlád'ata, která mohou vzhledem k malé velikosti a nedostatku zásob trpět delším nedostatkem potravy, byla zřejmě ráno přednostně dokrmena po noci, kdy rodiče nemohli hledat potravu, a obdobně předzásobena potravou večer před setměním. U starších mlád'at by již měly být vytvořeny větší zásoby energie (Carey 1996) a je tedy

pravděpodobné, že jsou nejvíce krmena v nejpříhodnější části dne (např. největší nabídka dostupné potravy).

Získané údaje dokládají složitost a provázanost problémů výzkumu rodičovské péče u ptáků. Při sledování strategie krmení mlád'at u lindušky luční se mi podařilo získat podrobné údaje o frekvenci krmení mlád'at u tohoto druhu a také potvrdit důležitost kontroly alespoň některých základních faktorů, které tuto část rodičovské péče výrazně ovlivňují. Podrobněji je tato problematika diskutována v článku IV.

Shrnutí

Během výzkumu se nám u lindušky luční podařilo získat podrobné údaje o strategii inkubace snůšky, krmení mlád'at rodiči v průběhu dne u různě starých mlád'at a o některých prvcích antipredačního chování v době inkubace a zahřívání malých mlád'at. V rámci zvoleného modelového druhu jsme tak získali i odpovědi na některé obecné otázky týkající se ovlivnění rodičovské péče u ptáků různými faktory prostředí. V následujícím přehledu uvádím shrnutí důležitých zjištění vyplývajících z našeho výzkumu strategií rodičovské péče:

- 1) strategie inkubace lindušky luční v horských podmínkách je významně ovlivňována denní dobou, teplotou a srážkami,
- 2) průměrná návštěvnost hnízda při inkubaci snůšky je u horské středoevropské populace nejvyšší v rámci studovaných evropských populací,
- 3) inkubační krmení samice v hnízdě se u studované populace lindušky luční objevuje překvapivě velice vzácně,
- 4) ptáci jsou schopni rozpoznat hnízdního predátora a reagovat na jeho přítomnost přizpůsobením strategie inkubace tak, aby snížili riziko objevení hnízda (snížením aktivity),
- 5) intenzita odlákávání od hnízda se u severské a středoevropské populace lindušky luční významně neliší, ačkoliv možnost znovuzahníždění a velikost snůšky je u nich rozdílná,
- 6) intenzita odlákávání od hnízda není u lindušky luční výrazně ovlivněna ani velikostí snůšky, jejím stářím či teplotou prostředí,
- 7) strategie krmení mlád'at lindušky luční samcem a samicí je odlišná a výrazně se mění s věkem mlád'at a s denní dobou

Literatura

- Alcock J. 2005: Animal Behavior: An Evolutionary Approach. 8th ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Ar A. & Yom-Tov Y. 1978: The evolution of parental care in birds. *Evolution* 32: 655-669.
- Armstrong E. A. 1954: The ecology of distraction display. *Anim. Behav.* 2: 121-135.
- Arnold K. E. & Owens I. P. F. 2002: Extra-pair paternity and egg dumping in birds: life history, parental care and the risk of retaliation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1263-1269.
- Bogucki Z. 1972: Studies on the activity of Starlings *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758, in the breeding season. *Acta Zoologica Cracoviensia* 17: 97-122.
- Booth D. T. & Jones D. N. 2002: Underground nesting in megapodes. In: Deeming D.C. (ed.) *Avian Incubation: Behavior, Environment, and Evolution*. Oxford University Press, New York, pp. 192-206.
- Bureš S. 1994: Segregation of diet in water pipit (*Anthus spinoletta*) and meadow pipit (*Anthus pratensis*) nestlings in an area damaged by air pollution. *Folia Zool.* 43: 43-48.
- Bureš S. & Pavel V. 2003: Do birds behave in order to avoid disclosing their nest site? *Bird Study* 50: 73-77.
- Bureš S., Václavíková K. & Tukač V. 1999: Severe alpine weather, prey availability and reproduction in two species of passerine: a test of the permanent prey availability hypothesis. *Folia Zool.* 48: 279-285.
- Burness G. P., Morris R. D. & Bruce J. P. 1994: Seasonal and annual variation in brood attendance, prey type delivered to chicks, and foraging patterns of male common terns (*Sterna hirunda*). *Can. J. Zool.* 72: 1243-1251.
- Carey C. 1996: *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. Chapman & Hall, New York.
- Caro T. 2005: *Antipredator defenses in birds and mammals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clark, G.A. 1964: Life histories and the evolution of megapodes. *Living Bird* 3: 149-167.
- Clutton-Brock T. H. 1991: *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Cockburn A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273: 1375-1383.
- Collias N. E. & Collias E. C. 1984: *Nest building and bird behavior*. Princeton University Press, Princeton.
- Constant P. & Eybert M. C. 1980: Données sur la biologie de la reproduction du Pipit farlouse, *Anthus pratensis* L., dans les landes bretegenes. *Nos Oiseaux* 35: 349-360.
- Conway C. J. & Martin T. E. 2000a: Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54: 670-685.
- Conway C. J. & Martin T. E. 2000b: Effects of ambient temperature on avian incubation strategies: a model and test. *Behav. Ecol.* 11: 178-188.
- Coulson J. C. 1956: Mortality and egg production of the meadow pipit with special reference to altitude. *Bird Study* 3: 119-132.

- Cramp S. (ed.) 1988: Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the western Palaearctic. Volume V: Tyrant flycatchers to thrushes. Oxford University Press, Oxford.
- Curio E. 1975: The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Anim. Behav.* 23: 1-115.
- Dale S., Gustavsen R. & Slagsvold T. 1996: Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 31-42.
- Davies N. B. 2000: Cuckoos, cowbirds and other cheats. T. & A. D. Poyser, London.
- Davies N. B. & Lundberg A. 1985: The influence of food on time budgets and timing of breeding in the Dunnock *Prunella modularis*. *Ibis* 127: 100–110.
- Davies S. J. J. F. 1958: The breeding of the meadow pipit in Swedish Lapland. *Bird Study* 5: 184–191.
- Deeming D. C. (ed.) 2002: Avian incubation: behaviour, environment, and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Deeming D. C. & Ferguson M. W. J. 1991: Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge.
- Drent R. H. 1975: Incubation. In: Farner DS, King JR (eds) *Avian biology*, vol 5. Academic, New York, pp 333–420.
- Eggers S., Griesser M. & Ekman J. 2005: Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behav. Ecol.* 16: 309-315.
- Eggers S., Griesser M. & Ekman J. 2008: Predator-induced reductions in nest visitation rates are modified by forest cover and food availability. *Behav. Ecol.* 19: 1056-1062.
- Elkins N. 1995: Weather and bird behaviour. T&AD Poyser, London.
- Ferretti V., Llambias P. E. & Martin T. E. 2005: Life-history variation of a neotropical thrush challenges food limitation theory. *Proc. R. Soc. B* 272: 769-773.
- Fontaine, J. J., and T. E. Martin. 2006. Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters* 9: 428-434.
- Forstmeier W. & Weiss I. 2004: Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104: 487-499.
- Freeman B. M. & Vince M. A. 1974: Development of the avian embryo. Chapman & Hall, London.
- Geiser S., Arlettaz R., Schaub M. 2008: Impact of weather variation on feeding behaviour, nestling growth and brood survival in Wrynecks *Jynx torquilla*. *J. Ornithol.* 149: 597-606.
- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2000: Parental investment in two species of nuthatch varies with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Anim. Behav.* 60: 263-267.
- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2001: Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds. *Science* 292: 494-497.
- Ghalambor C. K. & Martin T. E. 2002: Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav. Ecol.* 13: 101–108.
- Gill F. B. 2007: Ornithology. W. H. Freeman, New York.
- Götmark F., Blomqvist D., Johansson O. C. & Bergkvist J. 1995: Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *J. Avian Biol.* 26: 305–312.

- Grim T. 2005: Host recognition of brood parasites: implications for methodology in studies of enemy recognition. *Auk* 122: 530–543.
- Grim T. 2008: Are blackcaps (*Sylvia atricapilla*) defending their nests also calling for help from their neighbours? *J. Ornithol.* 149: 169–180.
- Grundel R. & Dahlsten D. L. 1991: The feeding ecology of mountain chickadees (*Parus gambeli*): patterns of arthropod prey delivery to nestling birds. *Can. J. Zool.* 69: 1793–1804.
- Haftorn S. 1988: Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the physiological zero temperature during their absences from the nest. *Ornis Scand.* 19: 97–110.
- Halupka K. 1994: Incubation feeding in meadow pipit *Anthus pratensis* affect female time budget. *J. Avian Biol.* 25:251–253.
- Hansell M. 2000: Bird nests and construction behaviour. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Henle K. 1983: Populationsbiologische and –dynamische Untersuchungen am Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) auf der Insel Mellum. *Vogelwarte* 32 :57-76.
- Hötker H. 1982: Zum Verhalten junger Wiesenpieper (*Anthus pratensis*) nach der Nestlingszeit. *Vogelwelt* 103:1–16.
- Hötker H. 1990: Der Wiesenpieper: *Anthus pratensis*. Die neue Brehm-Bücherei. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- Hötker H. & Sudfeldt C. 1982: Untersuchungen zur Brutbiologie des Wiesenpiepers. *J. Ornithol.* 123: 183-201.
- Howlett J. S. & Stutchbury B. J. 1996: Nest concealment and predation in hooded warblers: Experimental removal of nest cover. *Auk* 113: 1-9.
- Hudson P. J. & Newborn D. 1990: Brood defence in precocial species: variations in the distraction displays of red grouse, *Lagopus lagopus scoticus*. *Anim. Behav.* 40: 254-261.
- Johnson E. J. & Best L. B. 1982: Factors affecting feeding and brooding of Gray Catbird nestlings. *Auk* 99: 148-156
- Jones D. N., Dekker R. W. R. J. & Roselaar C. S. 1995. The Megapodes. Oxford University Press, Oxford.
- Kendeigh S. C. 1952: Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biol. Monogr.* 22: 1-356.
- Klug H. & Bonsall M.B. 2010: Life history and the evolution of parental care. *Evolution* 64: 823-835.
- Krebs J. R. & Davies N. B. 1993: An Introducton to Behavioural Ecology. 3rd ed. Blackwell, Oxford.
- Krebs J. R. & Davies N. B. 1997: Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach, 4th ed. Blackwell, Oxford.
- Lack, D. 1954: The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press, London.
- Laiolo P., Bignal E. M. & Patterson I. J. 1998: The dynamics of parental care in Choughs (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*). *J. Ornithol.* 139: 297-305.
- Larsen T., Sordahl T. A. & Byrkjedal I. 1996: Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic Waders. *Biol. J. Lin. Soc.* 58: 409-439.
- Liebezeit J. R. & George T. L. 2002: Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104: 507-517.

- Ligon J. D. 1999 The evolution of avian breeding systems. Oxford, New York.
- Lima S. L. 2009: Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol. Rev.* 84: 485-513.
- Lundy H. 1969: A review of the effects of temperature, humidity, turning and gaseous environment in the incubator on the hatchability of the hen's egg. In: Carter T. C. & Freeman B. M. (eds) *The fertility and hatchability of the hen's egg*. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 143–176.
- Macedo R. H., Karubian J. & Webster M. S. 2008. Extrapair paternity and sexual selection in socially monogamous birds: are tropical birds different? *Auk* 125: 769–777.
- Maigret J. L. & Murphy M. T. 1997: Costs and benefits of parental care in eastern kingbirds. *Behav. Ecol.* 8: 250-259
- Martin T. E. 1987: Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 453–487
- Martin T. E. 1993: Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* 141: 897-913.
- Martin T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecol. Monogr.* 65: 101-127.
- Martin T. E., Auer S. K., Bassar R. D., Niklison A. M., Lloyd P. 2007: Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution* 61: 2558-2569.
- Martin T. E. & Ghalambor C. K. 1999: Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation? *Am. Nat.* 153:131–139.
- Martin T. E., Martin P. R., Olson C. R., Heidinger B. J. & Fontaine J. J. 2000a: Parental Care and Clutch Sizes in North and South American Birds. *Science* 287: 1482-1485.
- Martin T. E., Scott J. & Menge C. 2000b: Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 2287-2294.
- Massaro M., Starling-Windhof A., Briskie J. V. & Martin T. E. 2008: Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand Bird. *PLoS ONE* 3: e2331.
- Maynard Smith, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.* 25: 1–9.
- Metcalfe J., Stock M. K. & Ingermann R. L. 1987: Development of the avian embryo. *J. Exper. Zool.*, Supplement 1.
- Migala K., Pereyma J. & Sobik M. 1995: Current climatic factors and topoclimatic differentiation of the Giant Mts. In: Fischer Z. (ed) *Ecological issues of the high-mountain part of the Giant Mts*. Wydaw. Inst. Ekologii PAN, Warsaw, pp 51–78 (in Polish).
- Montgomerie R. D. & Weatherhead P. J. 1988: Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Q. Rev. Biol.* 63: 167-187.
- Moreno J., Merino S., Potti J., de Leon A. & Rodriguez R. 1999: Maternal energy expenditure does not change with flight costs or food availability in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*): costs and benefits for nestlings. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 244-251.
- Møller A. P. 2000: Male parental care, female reproductive success and extra-pair paternity. *Behav. Ecol.* 11, 161–168.
- Møller A. P. & Birkhead T. R. 1993: Certainty of paternity covaries with paternal care in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33: 361-368.

- Nolan V. 1963: Reproductive success of birds in a deciduous shrub habitat. *Ecology* 44, 305-313.
- Norment C. J. 1993: Nest-site characteristics and nest predation in Harris's Sparrows and White-crowned Sparrows in the Northwest Territories, Canada. *Auk* 110: 769-777.
- Norment C. J. 1995: Incubation patterns in Harris' sparrows and white-crowned sparrows in the Northwest Territories, Canada. *J. Field Ornithol.* 66:553-563.
- Norton D. W. 1972: Incubation schedules of four species of Calidridine sandpipers at Barrow, Alaska. *Condor* 74:164-176.
- Orians G. H. 1969: On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.* 103: 589-603
- Ortega C. P. 1998: *Cowbirds and Other Brood Parasites*. University of Arizona Press, Tucson.
- Pierce A. J. & Pobprasert K. 2007: A portable system for continuous monitoring of bird nests using digital video recorders. *J. Field Ornithol.* 78:322-328
- Reif V. & Tornberg R. 2006: Using time-lapse digital video recording for a nesting study of birds of prey. *Eur. J. Wildl. Res.* 52: 251-258
- Ricklefs R. E. 1968: On the limitation of brood size in passerine birds by the ability of adults to nourish their young. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 61: 847-851
- Ricklefs R. E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contrib. Zool.* 9: 1-48.
- Rolland C., Danchin E. & de Fraipont M. 1998: The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: A comparative analysis. *Am. Nat.* 151: 514-529.
- Romanoff A. L. 1960: *The Avian Embryo*. Macmillan, New York.
- Romanoff A. L. 1967: *Biochemistry of the Avian Embryo*. John Wiley & Sons, New York.
- Rothstein S. I. & Robinson S. K. (eds.) 1998: *Parasitic birds and their hosts*. Oxford University Press, New York.
- Sandel M. I., Smith H. G. & Bruun M. 1996: Paternal care in the European Starling, *Sturnus vulgaris*: nestling provisioning. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 301-309.
- Sanz J. J., Kranenbarg S. & Tinbergen J. M. 2000: Differential response by males and females to manipulation of partner contribution in the great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* 69: 74-84
- Sæther B. E. 1994a: Food provisioning in relation to reproductive strategy in altricial birds: a comparison of two hypotheses. *Evolution* 48: 1397-1406.
- Sæther B. E. 1994b: Reproductive strategies in relation to prey size in altricial birds: homage to Charles Elton. *Am. Nat.* 144: 285-299
- Seel D. C. & Walton K. C. 1979: Numbers of meadow pipits *Anthus pratensis* on mountain farm grassland in north Wales in the breeding season. *Ibis* 121:147-164.
- Serrano D., Tella J. L., Forero M. G. & Donazar J. A. 2001: Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *J. Anim. Ecol.* 70: 568-578.
- Simmons K. E. L. 1955: The nature of the predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive-, escape- and brooding- drives. *Behaviour* 8: 130-173.
- Skutch A. E. 1949: Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91: 430-455.

- Skutch A. F. 1957: The incubation patterns of birds. *Ibis* 99: 69–93.
- Skutch A. F. 1962: The constancy of incubation. *Wilson Bull.* 74: 115–152.
- Slagsvold T., Dale S. & Kruszewicz A. 1995: Predation favours cryptic coloration in breeding male pied flycatchers. *Anim. Behav.* 50: 1109–1121.
- Sordahl T. A. 1990: The risks of avian mobbing and distraction behavior: an anecdotal review. *Wilson Bull.* 102: 349–352.
- Strickland D. & Waite T. A. 2001: Does initial suppression of allofeeding in small jays help to conceal their nests? *Can. J. Zool.* 79: 2128–2146.
- Šťastný K., Bejček V. & Hudec K. 2006: Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice, 2001–2003. Aventinum, Praha.
- Thomas G. H. & Szekely T. 2005: Evolutionary pathways in shorebird breeding systems: Sexual conflict, parental care, and chick development. *Evolution* 59: 2222–2230.
- Thompson S. C. & Raveling D. G. 1987: Incubation behavior of emperor geese compared with other geese: Interactions of predation, body size, and energetics. *Auk* 104: 707–716.
- Trivers R. L. 1972: Parental Investment and Sexual Selection. In: Campbell B. (ed.) *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*. Aldine, Chicago, pp. 136–179.
- Tullett S. G. (ed.) 1991: Avian incubation. Poultry science symposium, no. 22. Butterworth-Heinemann, London.
- Veistola S., Lehtikoinen E. & Eeva T. 1997: Weather and breeding success at high latitudes - The pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* and the Siberian tit *Parus cinctus*. *Ornis Fennica* 74: 89–98.
- Walton K. C. 1979. Diet of Meadow Pipits *Anthus pratensis* on mountain grassland in Snowdonia. *Ibis* 121: 325–329.
- Weathers W. W. & Sullivan K. A. 1989: Nest attentiveness and egg temperature in the yellow-eyed junco. *Condor* 91: 628–633.
- Webb D. R. 1987: Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874–898.
- Weidinger K. 2001: Does egg colour affect predation rate on open passerine nests? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 456–464.
- Weidinger K. 2002: Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* 71: 424–437.
- Weidinger K. 2006: Validating the use of temperature data loggers to measure survival of songbird nests. *J. Field Ornithol.* 77: 357–364
- Whittingham L. A., Taylor P. D. & Robertson R. J. 1992: Confidence of paternity and male parental care. *Am. Nat.* 139: 1115–1125.
- Wiklund C. G. & Andersson M. 1994: Natural selection of colony size in a passerine bird. *J. Anim. Ecol.* 63: 765–774.
- Winkler D. W. 1987: A general model for parental care. *Am. Nat.* 130: 526–543.

Článek I

Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) in an alpine ecosystem of Central Europe

Kovařík P., Pavel V. & Chutný B.

Journal of Ornithology 150: 549–556 (2009)

Článek II

Does the threat to the nest affect the incubation rhythm in a small passerine?

Kovařík P. & Pavel V.

v recenzním řízení, Ethology

Článek III

Distraction Displays in Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) Females in Central and Northern Europe

Pavel V., Bureš S., Weidinger K. & Kovařík P.

Ethology 106 (11): 1007-1019 (2000)

Článek IV

**Metodické aspekty studia rodičovské péče u ptáků:
příklad lindušky luční (*Anthus pratensis*)**

**Methodological aspects of monitoring of parental care in birds:
a case study of the meadow pipit (*Anthus pratensis*)**

Kovařík P.

Sylvia 37: 115–122 (2001)

Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) in an alpine ecosystem of Central Europe

Petr Kovařík · Václav Pavel · Bohumír Chutný

Received: 22 January 2008 / Revised: 11 November 2008 / Accepted: 13 January 2009 / Published online: 10 February 2009
© Dt. Ornithologen-Gesellschaft e.V. 2009

Abstract Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) was investigated in mountainous conditions in Central Europe (the Krkonoše Mountains of the Czech Republic), in relation to the time of day and weather. Twenty-four-hour recordings of incubation behaviour were made with a time-lapse video recorder and mini-camera. The influences of year, nest, time of day, temperature, precipitation and previous bouts on session and recess duration were then analysed. The incubation behaviour of Meadow Pipits in general did not differ from the behaviour of other small female-only incubating passerines. Despite relatively cold climatic conditions in the study area, the mean length of sessions and recesses (19.69 and 5.53 min), as well as nest-attentiveness (77.19%), agreed with values which are most often found in other species. However, the Meadow Pipit incubation in the study area was, in terms of nest-attentiveness, more intensive than in other surveyed populations of this species. Incubation behaviour was strongly influenced by the time of day—incubating females increased nest-attentiveness during the morning and evening hours. After the time of day was filtered out, the influence of temperature was found only on sessions (not recesses). Sessions were the longest when the air temperature was approximately 12–16°C and shortened when the temperature was lower or higher. Precipitation forced female Meadow Pipits to take

longer sessions and shorter recesses, which corresponds to their general tendency to give priority to the needs of the clutch ahead of their own temporary feeding needs.

Keywords Incubation · *Anthus pratensis* · Weather · Nest-attentiveness · Mountain environment

Introduction

Although the basic principle of contact (brood patch) incubation of eggs is generally similar for all the bird species utilising it, various bird species and populations differ in the length of their incubation period, frequency and duration of incubation sessions or parental sharing of the care of the clutch (Kendeigh 1952; Skutch 1957; Conway and Martin 2000a). The behaviour of birds during incubation can be influenced by many different factors (Deeming 2002); in most cases, this depends on the species, body size, and activity, as well as on various factors of the environment—weather, food accessibility and quality, predation, etc. The incubation of a clutch is more of a challenge in mountain environments, because it is more difficult to maintain suitable conditions for embryo development. As in areas at high latitudes, birds breeding in montane regions must deal with inclement weather including occasional snowstorms, cold air temperatures and the possibility of the loss of food sources or their clutches during bad weather (Carey 2002). Also, the breeding season is shorter than in lowland areas, and the amount of time spent by birds in particular stages of breeding, e.g. the pre-nesting period and nest building, can be compressed (Morton 1976; Carey et al. 1982). Thus, birds breeding in this environment must very precisely consider both the demands of the clutch and their own needs.

Communicated by T. Friedl.

P. Kovařík (✉) · V. Pavel
Department of Zoology, Palacký University,
tř. Svobody 26, 771 46 Olomouc, Czech Republic
e-mail: kov.petr@seznam.cz

B. Chutný
Malinová 27, 106 00 Prague, Czech Republic

The aim of our study was to examine the incubation behaviour of a montane breeding bird, the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*), in which only the female incubates (Cramp 1988). The Meadow Pipit is a small, monogamous, ground-nesting passerine that breeds in wet, forest-free areas including alpine meadows and peat bogs in montane regions of Central Europe. These montane areas are marked by severe climates, where weather is variable and temperatures can change significantly in the course of the day (Migala et al. 1995). The purpose of our study was to examine how the incubation behaviour of Meadow Pipits changes through the day and how it is influenced by temperature and precipitation. We expected that the foraging needs of Meadow Pipits should be notably influenced by the time of day, because they cannot forage during the night due to darkness, and moreover because temperature decreases significantly from evening to morning. Temperature changes during the day should also influence demands on clutch warming. The clutch needs more intensive warming in the morning and evening, when the temperature is at its lowest. Similarly, when the weather is unfavourable (cold, rain, snow), the needs of the birds and their clutches should change. Under these circumstances, we would expect that incubating females should increase their nest-attentiveness, so that they can protect the clutch from chilling (Haftorn 1988).

Higher nest-attentiveness can be obtained when recess duration is shortened, session duration is prolonged, or when these factors are combined. Some species can increase nest-attentiveness by incubation feeding, where females are fed by males during incubation. In this situation, the nest-attentiveness is increased by males, who do not participate in incubation but supply females with extra food, helping them to spend more time on the nest (Martin and Ghalambor 1999). Incubation feeding has been observed in lowland populations of Meadow Pipits in Poland (Halupka 1994) and in a related species, the Water Pipit (*A. spinoletta*), in the Alps (Rauter and Reyer 1997). Thus, we predicted that it would also occur in our mountain population of Meadow Pipits.

Methods

Study area

The data were collected during the breeding seasons 2002–2005 in the uppermost parts of the Krkonoše Mountains (The Giant Mts.), the Czech Republic (50°44'N, 15°41'E), where Meadow Pipits breed in alpine meadows and peat-bogs at altitudes from 1,300 to 1,480 m. Alpine and sub-alpine grass associations with interspersed scrubs of dwarf-pine (*Pinus mugo*) and stunted spruce trees (*Picea abies*) dominate the area.

Temperature and rainfall

Despite not having extremely high altitude above sea level, the Krkonoše Mountains have a severe mountain climate, with high precipitation rates and low air temperatures during the night and often also during the day (frequently below 6°C during the breeding season—May to August; see Fig. 1). In general, the temperature mostly varies between 5 and 20°C, with the minimum in the morning and evening and the maximum in the afternoon. Rainfall is common, particularly in the afternoon and in the evening, but during some periods with extremely bad weather, all-day rain is common and snowfall sometimes also occurs. However, due to technical problems with the equipment and the danger of nest disturbance, we did not record incubation during the worst weather condition periods, such as long-lasting intense rainfall, or snowfall.

The meteorological data were collected from two meteorological stations located directly within the study area. Data from the station closer to individual nests were always

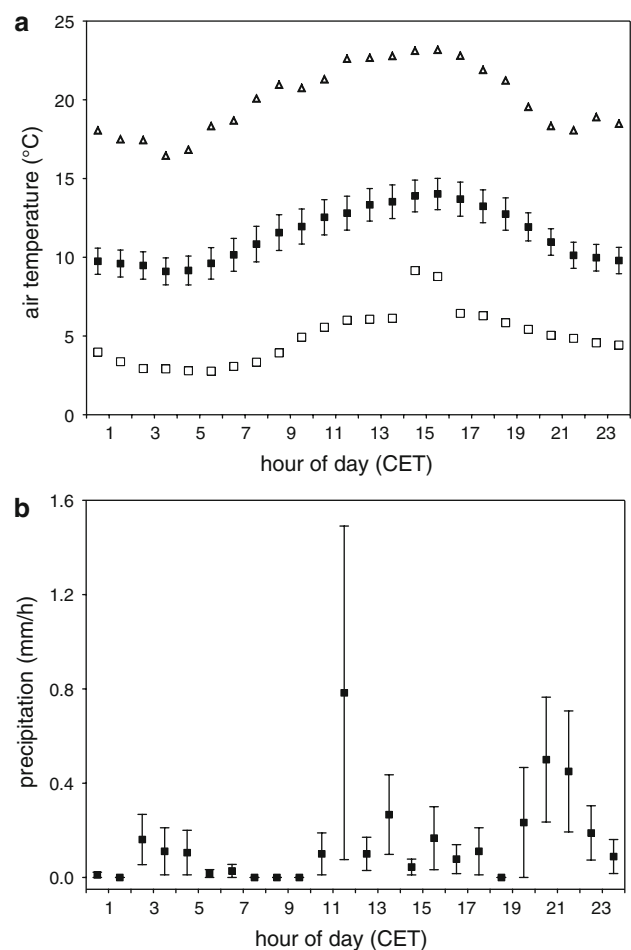


Fig. 1 **a** Air temperature (mean \pm SE and range; minimum (*square*), maximum (*triangle*), and **b** intensity of precipitation (mean \pm SE) in studied localities during the day (during recording days; $n = 18$)

used in the analyses. The equipment of both meteorological stations records actual temperature and the cumulative amount of precipitation every 15 min. For analysis of the weather conditions during recording days, we used average temperature for 1 h and sum of precipitation per hour. For analysis of the influence of weather on incubation behaviour, we used average temperature for every incubation session or recess and similarly the amount of precipitation.

Nest monitoring

Incubation was recorded by time-lapse video (Mitsubishi HS-1096), which allows an all-day recording to be made, regardless of the presence of researchers. The video recorder, housed in a masked, waterproof box (46 × 38 × 13 cm), was hidden in vegetation approximately 10–15 m away from the nest and connected to a camouflaged mini-camera (75CH HIRES) which was situated on a short wooden stick placed 1 m from the nest. The system was powered by a 12 V/40–65 Ah battery.

The recording of different nests started at different times of the day and lasted for at least 24 h. There was usually no response from the birds to the installed recording equipment, and incubation typically resumed several minutes after the camera had been installed (the birds responded rather to human intrusion). Nevertheless, the first 20–60 min of each recording was not included in the analysis, to ensure bird habituation.

We collected all-day records from 18 nests which were in the second half of the incubation period, i.e. from at least the 7th day of incubation. This limitation was determined on the basis of other studies, which have often found unstable incubation rhythms in the first days of incubation (see Deeming 2002) and because female Meadow Pipits are very sensitive to disturbance during laying and at the beginning of incubation (unpublished data). Twenty-four-hour records were taken for all the nests, except for three records that were shorter due to technical difficulties.

Statistics

After the recordings were processed, the following variables characterising incubation behaviour were evaluated: session and recess duration, nest-attentiveness, length of active daylight period, night resting period and length of previous bout (length of previous recess to actual session and conversely; the word “bout” is used as a general term for both session and recess). Nest-attentiveness was calculated according to Kendeigh (1952): [mean session duration/(mean session duration + mean recess duration)] × 100. The recording of incubation started during the course of 1 day and ended the next day, so the length of the daily active period (the part of day between the start of

activity in the morning and the end of activity in the evening) was derived from the measured length of the night resting period. This night resting period was calculated as the time between the last evening arrival to the nest and the first morning departure from the nest.

The linear mixed model method was used for analysis in the SAS 9.1 program (SAS Institute 2004). The REML estimation method was used, and degrees of freedom were estimated by the Satterwhite method. Two models were made—with either session duration or recess duration as the dependent variable. The nest was used as a random independent variable, and year, daytime, temperature, presence of precipitation and length of previous bout (session or recess) were used as fixed independent variables. Data representing session and recess length and temperatures were transformed by square root transformation. STATISTICA 6.1 (StatSoft 2003) was used for additional analyses and graphic output.

Results

Temperature and rainfall

The temperature varied between 3 and 23°C during recording days (Fig. 1a). The lowest temperatures around 3°C were recorded in the early morning (0300–0500 hours), and average temperature was also lowest at that time (approximately 9°C). During the morning and early afternoon, the temperature increased, with the maximum between 1400 and 1600 hours when the average temperature was around 14°C and the highest temperatures reached 23°C. During the evening and night, the temperature decreased to the morning minimum.

The average rainfall intensity during recording days was between 0.0 and 0.8 mm/h, with the maximum before noon (1100–1200 hours) and in the late evening (2000–2200 hours), and minimum in the morning (0700–1000 hours; Fig. 1b).

Incubation behaviour

We analysed data acquired from approximately 430 recorded hours obtained from 18 nests. The average session duration of Meadow Pipit females was 19.69 ± 1.86 min (mean ± SE) and average recess duration was 5.53 ± 0.40 min ($n = 18$). Nest-attentiveness during the active period of the day was 77.19 ± 1.45 % ($n = 18$). Females did not leave the nest during the hours of darkness (the night inactivity of incubating females was also confirmed by temperature dataloggers; unpublished data).

Females took on average 42.6 ± 2.88 recesses and the time spent off the nest totalled 217.33 ± 14.84 min per day

Table 1 Influence of variable factors on session and recess duration of Meadow Pipits (*Anthus pratensis*) (mixed model)

	Sessions			Recesses		
	F value	df	P value	F value	df	P value
Year	7.69	3, 97.2	<0.001	4.04	3, 671	0.007
^a Time of day ²	42.62	1, 663	<0.001	39.05	1, 671	<0.001
^a Temperature ²	32.26	1, 664	<0.001	1.85	1, 671	0.174
^b Temperature	–	–	–	0.11	1, 671	0.737
Precipitation	13.31	1, 664	<0.001	15.29	1, 671	<0.001
Previous bout	10.80	1, 665	0.001	153.29	1, 671	<0.001

^a Square functions

^b Linear function; this model with a linear function of temperature was only used only in case there was no significant influence of temperature on incubation behaviour found in the model with a square function of temperature

($n = 15$). Feeding of the incubating female in the nest by the male was recorded, but only rarely—only 4 of 18 males performed sporadic female feeding (always 1 feeding per day). Significant differences in female incubation behaviour among nests were not found, either in sessions ($Z = 0.56$, $P = 0.288$) or recesses ($Z = \sim 0$, not significant). Marked variability was found between years—the year significantly influenced both session and recess duration (Table 1).

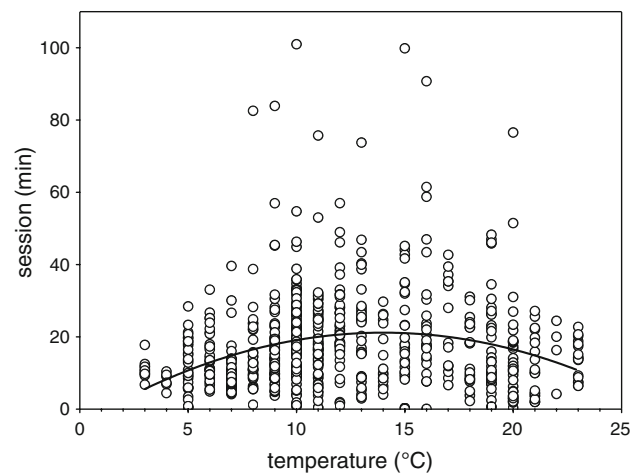
From the observed factors that might influence the behaviour of females, time of day and previous bout duration had the strongest effect on both sessions and recesses (Table 1). Nevertheless, the daytime effect on sessions and recesses was different (see below). The effect of the previous bout was significant for both sessions and recesses. Recess duration was strongly and positively influenced by previous session duration and vice versa: the longer the previous bout, the longer the next bout was likely to be.

The influence of temperature on the length of bouts was detected only during sessions. Within the range of temperature in the study area, session duration was shorter during low and high temperature range periods and longer during the middle temperature range periods (approximately 12–16°C; see Fig. 2). No significant effect of temperature on recess time was found using either square or linear temperature functions. The presence of precipitation also had a significant effect on incubation rhythm. Sessions were longer and recesses were shorter in periods with precipitation compared to periods without.

Daily pattern of incubation

Activity length

The earliest morning time that females left the nest after the night period was 03:23:55 a.m., the latest 05:01:22 (CET),

**Fig. 2** Relationship between session duration and air temperature ($n = 685$)

with an average of 04:09:10. The latest time that females returned to the nest before nightfall ranged between 17:10:17 and 20:15:49 p.m., with an average of 19:20:42. The night period with no activity lasted 8.81 ± 0.16 h (range 7.67–10.23). The length of the daylight active period was 15.19 ± 0.16 h (range 13.77–16.33).

Frequency of incubation

The frequency of incubation varied significantly during the daylight period (Fig. 3a, b). The average duration of sessions was the longest in the morning and evening, when females spent more than 27 min on average per session on the nest (during the morning and evening periods that ran from 0300 to 0400 and 1800 to 1900 hours, respectively). The session duration then rapidly decreased between 0700 and 1600 hours (lasting 15 min on average; Fig. 3a) with the exception of a temporary elongation between 1000 and 1100 hours. A marked decrease in session duration was observed after 19:00; however, during the late evenings females left the nest only sporadically.

Recess duration changes during the day followed a completely different pattern. Except for the earliest interval, the recesses were relatively short in the morning; later, they were slightly prolonged, and recess duration reached a peak from around noon to the early afternoon. However, the differences were small (ranging from 4.5 to 6.4 min). Recess duration decreased more markedly only in the evening, when it gradually declined to its shortest daily level (3.4 min; Fig. 3b).

Due to the changing frequency of sessions and recesses, the curve representing the average time females spent off the nest consists of three-phases (Fig. 4). From the beginning of activity in the morning (0300–0500 hours) to approximately 0700, the total time spent off the nest

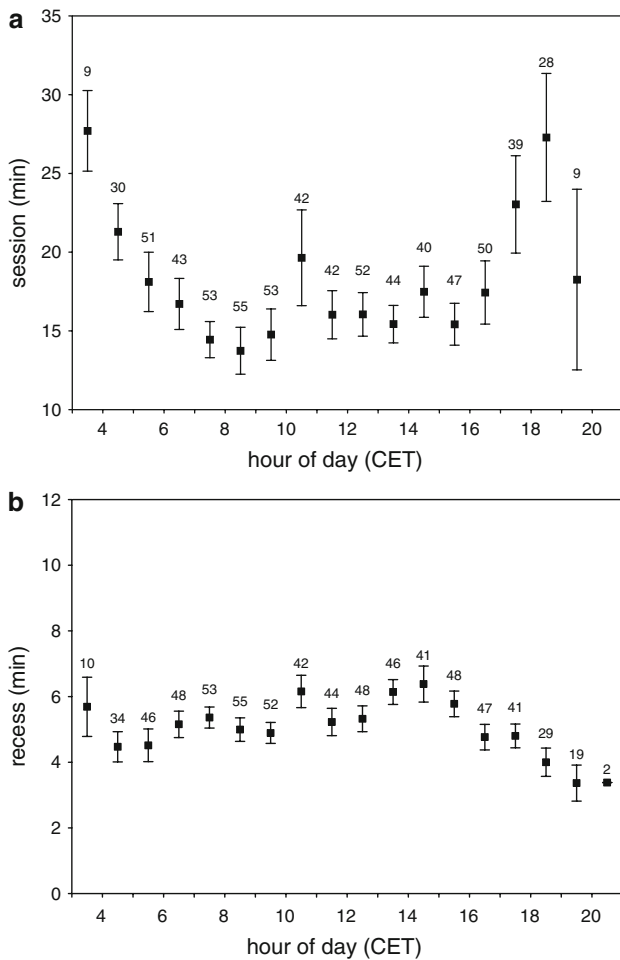


Fig. 3 **a** Session duration and **b** recess duration of Meadow Pipits (*Anthus pratensis*) during the day (mean \pm SE). The numbers of sessions and recesses are given for each hour

increased steadily. It stayed much the same in the period ranging from 0700 to 1600 hours, and decreased in the evening. This decrease was steady until the end of activity late in the night.

Discussion

The basic characteristics of incubation behaviour of the Meadow Pipit in the Krkonoše mountain range were not markedly different from results shown by other passerines. Despite the relatively severe climatic conditions, the average session and recess duration corresponded to values found in other passerines with uniparental incubation (Skutch 1962; Conway and Martin 2000a). On the other hand, nest-attentiveness in the study area was relatively high (77.19%) in comparison with other studies dealing with Meadow Pipit incubation. Hötker (1990) found the nest-attentiveness of the Meadow Pipit to be 68% in Melle

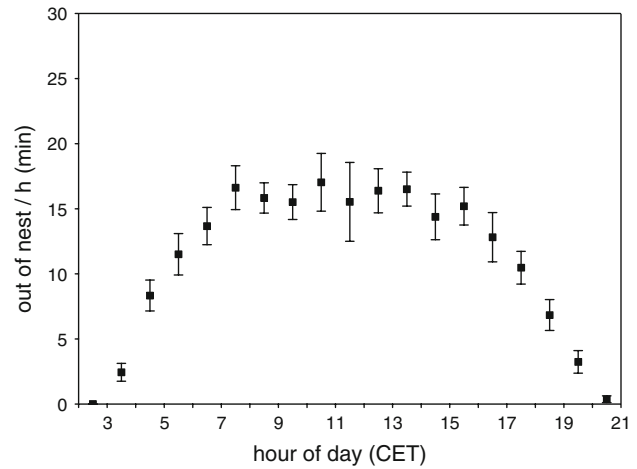


Fig. 4 Time spent by female off the nest during the day (mean \pm SE, $n = 15$)

(Germany). Seel and Walton (1979) observed a nest-attentiveness of 67% in Wales and a mean session duration of 14.9 min (compared to 19.69 min in our study area). Davies (1958) is the only author who has shown nest-attentiveness results similar to ours—in Sweden, he found nest-attentiveness to be 65–80% for the last 5 days before hatching, with a mean value of about 73%. This corresponds well with our data, which are also from the second half of the incubation period and come from a mountain climate, which is, similar to Sweden, more severe than in most of Central and Western Europe.

Based on our results, it appears that females responded to the severe conditions in the Central European Krkonoše mountains with increasing nest-attentiveness, but that there were some differences between the years. There are many possible causes for this between-year variability. There were differences in average daily temperatures and the sums of daily precipitation between years in our locality (Pavel et al. 2008), and there were also between-year differences in predation rate (Svoboda et al. 2007).

In accordance with our predictions, the incubation behaviour of the Meadow Pipit was strongly influenced by daily periodicity. The session and recess duration changed throughout the day, as might be expected, since the needs of the clutch for warming and the needs of incubating birds for food change during the course of the day. However, there were also other factors influencing periodical changes in incubation behaviour after the influence of temperature was filtered out. On the basis of other studies, it is possible to consider, for example, changes in food accessibility for the foraging parent (e.g. Martin 1987) or the activity of predators (Conway and Martin 2000a).

The expectation that the female’s behaviour in the morning and evening hours would be strongly influenced by night-time periods of low temperatures and no

possibility to get food (so that females would have to re-supply their energy reserves in the morning or store energy reserves for the following night in the evening) was not confirmed. Only some of the first recesses early in the morning were relatively long, but this was not the general trend. At daybreak, some females would occasionally supply themselves with energy reserves after the night period, but this tendency was more or less rare. On the contrary, the longest sessions were observed in the morning and evening, and the longest recesses in the middle of day. Thus, the females incubating during the morning and evening gave priority to the needs of the clutch and increased nest-attentiveness.

Skutch (1962) presented a similar pattern of daily activity, with birds spending more time on the nest in the morning and evening than around midday, particularly with small flycatchers. Nolan (1978) observed this phenomenon with the Prairie Warbler (*Dendroica discolor*). In addition, a similar trend has been found in some birds incubating their eggs in arctic conditions, such as the Tree Sparrow (*Spizella arborea*) (Weeden 1966) or the White-rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*) (Cantar and Montgomerie 1985). For females incubating in environments with low night temperatures and marked temperature fluctuations, it could be advantageous for them to shift their main food activity from early morning and late evening hours to a period of the day with more favourable conditions.

When the influence of the time of the day was filtered out, session time correlated with temperature, whereas recess time did not. The longest session duration was observed when the temperature was between 12 and 16°C, and it was somewhat shorter when the temperature was above or below this range. Conway and Martin (2000b) assumed that, when the temperature is lower than the physiological zero temperature for egg incubation (the temperature at which embryo development starts, probably about 26°C; Lundy 1969; Drent 1975; Webb 1987), both sessions and recesses would be positively correlated to it. Their reasoning is that females reduce the recess duration if the temperature is low, which should result in having more breaks in incubation and correspondingly shorter sessions. This is likely true in very cold environments, where females cannot take longer breaks in the incubation because the eggs would chill quickly, and at the same time they cannot prolong their sessions at the expense of their own energy reserves. However, birds that incubate in more favourable conditions may have sufficient energy reserves to make longer sessions when the temperature temporarily declines. We would expect a negative correlation of sub-optimal temperature and session time under those conditions. Considering recesses, we can assume that when they are reduced to the minimum necessary time during which a bird is able to find the minimum of food to restore its

energy, it is not possible to reduce recesses further, and thus breaks in incubation would no longer correlate with decreasing temperature.

The presence of the bird on the open nest also protects eggs and the interior of the nest against soaking in the rain and chilling (Elkins 1995). It has been observed that birds hurry to their nest and cover the eggs when rain begins (Willis 1961; Skutch 1976; Afton 1980) and nest-attentiveness of open-nesting birds often increases during rain (Willis 1961; Skutch 1962; Caldwell and Cornwell 1975; Afton 1980; Morton and Pereyra 1985). In accordance with these results, precipitation forced Meadow Pipit females to make longer sessions and shorter recesses during our study. However, it must be pointed out that due to technical problems with the equipment and the danger of nest disturbance, we did not record incubation behaviour during the worst weather condition periods such as long-lasting intensive rainfall or snowfall, which occasionally occur in mountain conditions.

Compared to results acquired by Halupka (1994), incubation feeding in our study area was quite rare. Males fed the females sitting on the nest only sporadically, and, based on our observations, we assume that females are not very often fed even off the nest. Combined with other results and the findings of Bureš et al. (1999) from a similar mountain locality in the Czech Republic, this may show that food availability for incubating females was high in our study area. It has also been shown experimentally that other bird species, e.g. male Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) lowered their intensity of incubation feeding when food conditions were good (Smith et al. 1989).

We can conclude that the climatic and foraging conditions in the Krkonoše Mountains in Central Europe are suitable for the successful incubation of well-adapted bird species. The Meadow Pipit is well adapted to this environment and is able to temporarily adjust its incubation behaviour to the often severe mountainous conditions in Central Europe.

Zusammenfassung

Das Brutverhalten des Wiesenpiepers (*Anthus pratensis*) in einem alpinen Ökosystem in Mitteleuropa

Das Brutverhalten des Wiesenpiepers wurde in Bezug auf Tageszeit und Witterungsverhältnisse unter Gebirgsbedingungen in Mitteleuropa (Krkonoše-Berge in Tschechien) untersucht. Mit Hilfe eines Zeitraffer-Videorekorders und einer Minikamera wurde das Inkubationsverhalten für jeweils 24 h aufgenommen. Dann wurde der Einfluss von Jahr, Nest, Tageszeit, Temperatur, Niederschlag und früherer Runden auf Brut- und Unterbrechungsdauer analysiert.

Das Bebrütungsverhalten des Wiesenpiepers unterschied sich generell nicht von dem anderer kleiner Singvogelarten, bei denen allein das Weibchen brütet. Trotz relativ kalter klimatischer Bedingungen vor Ort stimmte die mittlere Brut- und Unterbrechungsdauer (19,69 und 5,53 Minuten) und die Anwesenheitswahrscheinlichkeit am Nest (77,19%) mit Werten überein, die meistens auch bei anderen Arten ermittelt wurden. Dennoch lag die Bebrütungsintensität bezüglich der Anwesenheitswahrscheinlichkeit am Nest bei den Wiesenpiepern im Untersuchungsgebiet höher, als bei anderen untersuchten Populationen dieser Art. Das Bebrütungsverhalten war stark von der Tageszeit beeinflusst – die brütenden Weibchen erhöhten ihre Anwesenheitswahrscheinlichkeit während der Morgen- und Abendstunden. Nachdem der Faktor Tageszeit heraus gerechnet war, ergab sich ein Einfluss der Temperatur nur auf die Bebrütungsphasen (nicht auf die Bebrütungspausen). Die Bebrütungsphasen waren am längsten, wenn die Lufttemperatur 12–16°C betrug und verkürzten sich, wenn die Temperatur niedriger oder höher lag. Niederschlagsereignisse veranlassten die Wiesenpieperweibchen zu längeren Bebrütungsphasen und kürzeren Pausen, was mit deren allgemeiner Tendenz zusammenhängt, den Erfordernissen des Geleges eine höhere Priorität einzuräumen, als ihren eigenen momentanen Nahrungsbedürfnissen.

Acknowledgments We would like to thank Aleš Svoboda for helping with our fieldwork, Vladimír Remeš for his assistance with statistical analysis, Stanislav Bureš and our two anonymous referees for their helpful comments on the manuscript and David Hardekopf and Patrick McMullin for revising the English version. We would also like to thank the Directorate of Povodí Labe, the state enterprise for meteorological data provision and the Krkonoše National Park Administration and the mountain cottages Labská bouda and Luční bouda for their cooperation and facility. This research was supported by the grant MSM 6198959212 and complied with the current laws of the Czech Republic.

References

- Afton AD (1980) Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. *Condor* 82:132–137
- Bureš S, Václavíková K, Tukač V (1999) Severe alpine weather, prey availability and reproduction in two species of passerine: a test of the permanent prey availability hypothesis. *Folia Zool* 48:279–285
- Caldwell PJ, Cornwell GW (1975) Incubation behavior and temperatures of the Mallard Duck. *Auk* 92:706–731
- Cantar RV, Montgomerie RD (1985) The influence of weather on incubation scheduling of the white-rumped sandpiper (*Calidris fuscicollis*): a uniparental incubator in a cold environment. *Behaviour* 95:261–289
- Carey C (2002) Incubation in extreme environments. In: Deeming DC (ed) *Avian incubation: behaviour, environment, and evolution*. Oxford University Press, Oxford, pp 238–253
- Carey C, Thompson EL, Vleck CM, James FC (1982) Avian reproduction over an altitudinal gradient: incubation period, hatchling mass, and embryonic oxygen consumption. *Auk* 99:710–718
- Conway CJ, Martin TE (2000a) Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54:670–685
- Conway CJ, Martin TE (2000b) Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav Ecol* 11:178–188
- Cramp S (ed) (1988) *The birds of the western Palaearctic*, vol 5. Oxford University Press, Oxford
- Davies SJJF (1958) The breeding of the meadow pipit in Swedish Lapland. *Bird Stud* 5:184–191
- Deeming DC (ed) (2002) *Avian incubation: behaviour, environment, and evolution*. Oxford University Press, Oxford
- Drent RH (1975) Incubation. In: Farner DS, King JR (eds) *Avian biology*, vol 5. Academic, New York, pp 333–420
- Elkins N (1995) Weather and bird behaviour. T&AD Poyser, London
- Haftorn S (1988) Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the physiological zero temperature during their absences from the nest. *Ornis Scand* 19(2):97–110
- Halupka K (1994) Incubation feeding in meadow pipit *Anthus pratensis* affect female time budget. *J Avian Biol* 25(3):251–253
- Hötker H (1990) Der Wiesenpieper: *Anthus pratensis*. Die neue Brehm-Bücherei, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt
- Kendeigh SC (1952) Parental care and its evolution in birds. *Ill Biol Monogr* 22:1–358
- Lundy H (1969) A review of the effects of temperature, humidity, turning and gaseous environment in the incubator on the hatchability of the hen's egg. In: Carter TC, Freeman BM (eds) *The fertility and hatchability of the hen's egg*. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp 143–176
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annu Rev Ecol Syst* 18:453–487
- Martin TE, Ghalambor CK (1999) Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation? *Am Nat* 153:131–139
- Migala K, Pereyma J, Sobik M (1995) Current climatic factors and topoclimatic differentiation of the Giant Mts. In: Fischer Z (ed) *Ecological issues of the high-mountain part of the Giant Mts*. Wydaw. Inst. Ekologii PAN, Warsaw, pp 51–78 (in Polish)
- Morton ML (1976) Adaptive strategies of *Zonotrichia* breeding at high latitude or high altitude. *Proceedings of 16th international ornithological congress 1974*. Australian Academy of Science, Canberra, pp 322–336
- Morton ML, Pereyra ME (1985) The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the dusky flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk* 102:25–37
- Nolan, V (1978) The ecology and behavior of the prairie warbler *Dendroica discolor*. *Ornithol Monogr* no. 26
- Pavel V, Chutný B, Petrusková T, Petrusek A (2008) Blow fly *Trypocalliphora braueri* parasitism on meadow pipit and Bluethroat nestlings in Central Europe. *J Ornithol* 149:193–197
- Rauter C, Reyer HU (1997) Incubation pattern and foraging effort in the female water pipit *Anthus spinoletta*. *Ibis* 139:441–446
- SAS Institute (2004) *SAS user's guide: statistics*, ver. 9.1. SAS Institute, Inc, Cary
- Seel DC, Walton KC (1979) Numbers of meadow pipits *Anthus pratensis* on mountain farm grassland in north Wales in the breeding season. *Ibis* 121:147–164
- Skutch AF (1957) The incubation patterns of birds. *Ibis* 99:69–93
- Skutch AF (1962) The constancy of incubation. *Wilson Bull* 74:115–152
- Skutch AF (1976) *Parent birds and their young*. University of Texas Press, Austin
- Smith HG, Källander H, Hultman J, Sanzén B (1989) Female nutritional state affects the rate of male incubation feeding in the

- piep flycatcher *Ficedula hypoleuca*. Behav Ecol Sociobiol 24:417–420
- StatSoft, Inc. (2003) STATISTICA Cz [Softwarový systém na analýzu dat], verze 6. www.StatSoft.Cz
- Svoboda A, Pavel V, Flousek J (2007) Influence of numbers of small mammals on nesting success of the meadow pipit (*Anthus pratensis*) in the Giant Mountains. Sylvania 43:44–50
- Webb DR (1987) Thermal tolerance of avian embryos: a review. Condor 89:874–898
- Weeden JS (1966) Diurnal rhythm of attentiveness of incubating female tree sparrows (*Spizella arborea*) at a northern latitude. Auk 83:368–388
- Willis E (1961) A study of nesting ant-tanagers in British Honduras. Condor 63:479–503

Does the threat to the nest affect the incubation rhythm in a small passerine?

Petr Kovařík, Václav Pavel

Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Palacký University, tř. Svobody 26, 771 46 Olomouc, the Czech Republic

Abstract

Nest predation is a crucial factor influencing breeding success in birds. One possible way to protect nests is to modify parental activity in the vicinity of the nest. Here, we provide experimental evidence for an adjustment of incubation pattern during periods when there is an increased risk of nest predation in a small passerine. We compared the behaviour of incubating meadow pipit (*Anthus pratensis*) females during presentations of stuffed dummies of a nest predator (the magpie *Pica pica*), a harmless intruder (the crossbill *Loxia curvirostra*) and during an undisturbed control incubation period. Females significantly decreased their activity in the presence of the nest predator. Specifically, after being flushed out they returned to the nest later and moved to and from the nest less than when the harmless intruder was present. These results document the ability of birds to assess nest predation risk and adjust their appropriate incubation strategy.

Keywords

nest activity, nest predation, antipredator behaviour, parental care, incubation

Introduction

Nest predation is generally the most frequent and most important cause of breeding failure in birds (Lack 1954, Nolan 1963, Ricklefs 1969, Martin 1993, 1995). The birds should be able to assess nest predation risk and adjust their behaviour and reproductive strategy (Slagsvold 1984, Martin 1995, Fontaine & Martin 2006). In the environment with greater risk of nest predation, they could reduce investment in current clutches (clutch size or mass, intensity of parental care) in favour of future breeding (Bulmer 1984, Slagsvold 1984, Fontaine & Martin 2006) or adjust their behaviour to protect current clutch. Various strategies to protect eggs or nestlings from predation have evolved under strong predation pressure, ranging from the selection of safe place for nest building (Collias & Collias 1984, Hansell 2000, Liebezeit & George 2002, Forstmeier & Weiss 2004) or living in groups (Wiklund & Andersson 1994, Rolland et al. 1998, Serrano et al. 2001), through different types of concealment for parents, nest, eggs or nestlings (Norment 1993, Götmark et al. 1995, Slagsvold et al. 1995, Howlett & Stutchbury 1996, Weidinger 2001, 2002), to the active defence of nests by attacking or distracting predators (Montgomerie & Weatherhead 1988, Lima 2009).

Modifying the incubation rhythm and reducing activities around the nest are two possible methods of protecting the nest from predation. Reducing the frequency of visits to the nest decreases the risk of predators locating the nest (Weathers and Sullivan 1989, Norment 1995, Ghalambor & Martin 2000, 2001, Conway & Martin 2000a, Martin et al. 2000, Eggers et al. 2005, Muchai & du Plessis 2005). Further, the presence of a parent bird at the nest can deter some nest predators or brood parasites – parents can guard the nest (Norton 1972, Thompson and Raveling 1987, Komdeur & Kats 1999, Samelius & Alisauskas 2001, Schmidt & Whelan 2005) or even physically attack intruders (Curio 1975, Dale et al. 1996, Larsen et al. 1996, Grim 2005, 2008). The responses of nest owners vary greatly and depend on the identity of the predators (type of predator, size, method of orientation and hunting); the same bird should respond differently to different predators and different birds often react differently to the same predator (see Montgomerie & Weatherhead 1988, Ghalambor & Martin 2001, 2002, Caro 2005, Massaro et al. 2008).

Previous studies have been primarily aimed at investigating active nest defence behaviour against predators (Caro 2005). Evidence of the influence of predator presence on the activity of parents at the nest has been rare, and has mainly been obtained during nestling period (Ghalambor & Martin 2001, Eggers et al. 2005, 2008) or on the basis of feeding frequencies by males to incubating females (Ghalambor & Martin 2000, 2002). Here, we experimentally examined the effects of the presence of a common visually-oriented nest predator on the incubation behaviour of a small passerine. We chose to study meadow pipits (*Anthus pratensis*), a small (18 g), monogamous, ground-nesting passerine in which only the female incubates (Cramp 1988). Feeding of the incubating female in the nest by the male is very rare at our study site (Kovářík et al. 2009). Thus, all incubation is done by females, who must very carefully consider both the demands of the clutch and their own needs.

We expected that the presence of a nest predator in the vicinity of a nest would influence the meadow pipit female's incubation behaviour. Female should balance the thermoregulatory requirements of the eggs with the attempt to avoid revealing the nest location and she should reduce the number of movements to and from the nest in the presence of nest predator. We also predicted that female would prolong the latency before returning to the nest after the appearance of a predator, because the chance that the predator could go away increases with time (also according to optimal foraging strategy; Charnov 1976). To test these hypotheses, we compared the activity of incubating females in the presence of a nest predator (the magpie *Pica pica*) and in the presence of a harmless species (the crossbill *Loxia curvirostra*). Both species are often seen at our study site and represent good models for our investigation. Magpies prefer invertebrates as the main food during breeding season and occasionally feed on eggs and nestlings of other birds (Cramp 1994) but they do not represent real predator of adult birds. Crossbills feed on seeds or invertebrates and could be presented as control species. As an additional control, we recorded female activity during undisturbed incubation periods.

Methods

The experiments were performed during the breeding seasons 2003 and 2004 in the uppermost parts of the Krkonoše Mountains (The Giant Mts.), the Czech Republic (50°44'N, 15°41'E). Meadow pipits in this area breed in alpine meadows and peat-bogs at altitudes from 1300 to 1480 m (see Kovářík et al. 2009).

The incubation rhythm was recorded by Onset Hobo data loggers connected to two temperature probes. Data loggers were installed at least one day before experiments in a small camouflaged box, hidden in vegetation 1 m away from the nests. One temperature probe, connected to the data logger by a camouflaged cable, was inserted into the inner layer of each nest and recorded the temperature in the nest cup, specifically changes in the temperature after initiation or termination of incubation session (incubation rhythm). The second probe was placed 1–2 m from the nest on a short, wooden pin covered with a small camouflaged cup (to protect against direct solar radiation) and recorded air temperature (microclimate around the nests). Temperatures were recorded in 1 minute intervals, a frequency sufficient for the analysis of incubation rhythm.

All experiments were done in the morning (between 4:00 and 11:00 CET). First, we recorded nests for 90 min (a pre-presentation control period as described by Ghalambor and Martin 2001). We then performed experiments with stuffed magpie and crossbill dummies (in random order). The dummies were placed 30 m away from the nest on a 1 m high pole. This 30 m distance was chosen based on the results of preliminary experiments: If dummies were < 30 m from a nest, there was a risk that some females completely stopped incubation. On the other hand, if the dummies were further away, many trees and shrubs often covered the direct view of the dummy from the nest, and females' responses were sometimes very weak. The presentation of the dummy was accompanied with a playback recording of the call of the appropriate intruder species. Every dummy presentation (magpie or crossbill) lasted 90 min, with a 60 min break in

between (following Ghalambor and Martin 2001). At the beginning of each experiment, each nest was checked and the female flushed out. Then, we left the vicinity of the nest to avoid disturbing the nest owners. Female incubation behaviour was not observed directly, but deduced from changes in the nest temperature recorded by the data logger (Conway & Martin 2000b, Joyce et al. 2001). Distinctive changes in temperature were visible when female left the nest and, vice versa, when returned to the nest and started new on-bout (incubation session).

We collected data from 13 nests (4 nests in season 2003 and 9 in 2004) which were examined in the later phase of the incubation period, i.e., between 5th and 12th day of incubation (other studies have often found unstable rhythms in the first days of incubation, see Deeming et al. 2002). We evaluated variables characterising incubation behaviour and the risks taken by females – time to the first return of the female to the nest after flushing out (latency to return), the number of breaks in the incubation and the average length of on-bouts and off-bouts. The final on-bout or off-bout which crossed the 90-min experimental period threshold were excluded from analyses.

We fitted general linear mixed models with nest identity as a random factor and treatment (control, magpie, crossbill), daytime, ambient temperature (mean outside temperature during the experiment), clutch size, nest age (from the start of incubation), date, and year as fixed effects. Temperature positively increased with daytime (slope = 0.84 ± 0.31 , $t_{37} = 2.70$, $P = 0.01$). To avoid multicollinearity (Graham 2003) we used residuals from a regression of temperature on daytime (instead of original temperature values), thus, removing any correlation between the two predictors. The date of experiment was centred by the median experimental date within each year. The REML estimation method was used, and degrees of freedom were estimated by the Kenward–Roger method. We fitted separate models with the following dependent variables: (1) latency to return (minutes), (2) number of incubation breaks, (3) mean on-bout length (minutes), and (4) mean off-bout length (minutes). We selected final models (minimal adequate models) based on the backward elimination of nonsignificant variables (at conventional $\alpha=0.05$). Test statistics (F-values) and P-values reported in Results for non-significant terms are from the backward elimination procedure just before the particular term (being the least significant) was removed from the model. Values for significant factors are from the final model. Differences in the effects of treatments were calculated as least square mean differences (Tukey HSD, $\alpha=0.05$). All analyses were done in JMP software (SAS Institute Inc 1995).

Results

After being flushed by the observer, the return of females to the nest depended on the type of nest intruder (treatment effect; $F_{1,12.0} = 6.08$, $p = 0.030$). As predicted, latency to return was significantly longer in the presence of the magpie than the crossbill (Fig. 1a). The latency to return was not significantly affected by daytime, temperature, clutch size, nest age, date or year, and these variables were therefore removed from the final model.

The treatment (control, crossbill, or magpie) significantly affected the number of off-bouts ($F_{2,24.5} = 6.90$, $p = 0.004$). Females reduced the number of off-bouts from their nest in the presence of the magpie when compared to the presence of the crossbill or during the control. The numbers of off-bouts during the control and in the presence of crossbill did not differ (Fig. 1b). Among the other variables that might have influenced female behaviour (time of day, temperature, clutch size, nest age, date and year), only time of day had a significant effect on the number of off-bouts, with off-bout numbers increasing during the morning hours ($F_{1,27.7} = 4.56$, $p = 0.042$).

The duration of on-bouts was influenced by daytime, decreasing during the morning hours ($F_{2,27.0} = 10.20$, $p = 0.004$), and by treatment ($F_{2,24.2} = 5.14$, $p = 0.014$). On-bout durations in the presence of the magpie were longer than in the control period, but on-bout duration in the presence of the crossbill did not significantly differ from either the magpie or control durations (Fig. 2a). Off-bouts were significantly influenced by treatment ($F_{2,25.6} = 4.88$, $p = 0.016$), with off-

bouts in the presence of magpie longer than in the presence of the crossbill or during the control (Fig. 2b), and by temperature ($F_{1,30.7} = 4.51$, $p = 0.042$), where a positive correlation was found (off-bout duration increased with increasing temperature).

In final analyses we separately added each dropped non-significant term (see above) back to the minimal model. This procedure did not change the results of the backward elimination procedure – the effects of all removed terms were again non-significant (all $P > 0.10$).

Discussion

We found that incubating meadow pipit females adjusted their activity in the vicinity of their nests according to the immediate risks of nest predation. Birds responded to the presence of the nest predator by returning to the nest later and by reducing the number of off-bouts compared to when a harmless intruder was present. They performed longer on-bouts and longer off-bouts when the magpie was present, and so the absolute number of off-bouts decreased in comparison to the presence of the harmless crossbill.

Reductions in parental activity (e.g. off-bouts, incubation feeding, feeding of nestlings) in response to higher predation risk has also been recorded in other studies involving different bird species (see Montgomerie & Weatherhead 1988, Conway and Martin 2000, Strickland & Waite 2001, Caro 2005, Raihani et al. 2010). However, most of these studies indirectly evaluated predation risk through predation rate in local bird populations. Experimental evidence of direct influences of predator presence on parental nest activity is much scarcer. Ghalambor & Martin (2000, 2002) found a decrease in feeding frequency by males to incubating females in response to predator presence for several hole-nesting passerine species. These same authors also reported decreased nestling feeding frequency in the presence of predator in 10 bird species breeding in North and South America (Ghalambor & Martin 2001). Eggers et al. (2005, 2008) found that the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*) breeding in territories with high predation pressure decreased the number of feeding visits during the part of day when nest predators are most active, and that the frequency of feeding visits depended on the interaction of 3 factors: predator activity, nest concealment, and food availability. Požgayová et al. (2009) found that blackcaps (*Sylvia atricapilla*) prolonged the time to first return to the nest after short presentation of dummy of jay (*Garrulus glandarius*) and nest attendance after removal of dummy decreased.

Reducing the number of off-bouts minimises the number of movements to and from the nest, and thus reduces the probability of revealing the nest location to visually oriented predators (e.g., Martin et al. 2000). Further, a delayed return to the nest after flushing can increase the probability that the predator will leave the nest vicinity (in accordance with optimal foraging theory - Charnov 1976) and reduce the possibility of disclosing the nest. Such a strategy could be particularly useful in the presence of visually oriented predators and when parents cannot chase or distract the predator away (e.g., parents are too small and/or unarmed; see Montgomerie & Weatherhead 1988). On the contrary, the presence of an incubating or guarding parent sometimes positively affects clutch survival, especially when parents are capable of effective defences against particular predators (Norton 1972, Thompson & Raveling 1987, Komdeur & Kats 1999, Samelius & Alisauskas 2001). The long off-bouts in our study indicate that meadow pipits have a tendency to not stay and defend their nests in the presence of magpies. Similarly, Bureš & Pavel (2003) found that meadow pipits feeding their nestlings behaved inconspicuously in the presence of the visually oriented raven (*Corvus corax*), neither visiting nor defended their nests.

The effects of time of day and temperature (in the case of off-bout duration) on incubation are in accordance with our previous findings on meadow pipit breeding in mountain conditions (Kovařík et al. 2009). In that study, the time of day was also one of the most important factors influencing incubation, and trends in the incubation rhythm during morning hours were the same as in the present study. Interestingly, in the same study (Kovařík et al. 2009), where undisturbed incubations were examined, ambient temperature only influenced on-bout duration. In contrast, in the present study temperature only affected off-bout duration (all experiments and

undisturbed incubation considered together). This suggests an upper limit for optimal off-bout length which is not exceeded during undisturbed conditions, so that there is no significant effect of temperature on off-bout duration in these conditions (i.e., even in good temperature conditions incubating birds do not increase the length of off-bouts over this optimal level). But when off-bouts are prolonged due to predation risk, temperature could become more important and could influence the length of off-bouts significantly (i.e., incubating birds could prolong the off-bout length over the optimal level more in favourable temperature conditions than in bad conditions). Nevertheless, our results did not support this assumption – there was no treatment*temperature interaction effect on off-bout duration.

In conclusion, our results provide experimental evidence that birds respond to increased nest predation risk by reducing their activity close to the nest. We suppose that meadow pipits, which are most likely unable to successfully deter or distract large bird predators (e.g., corvids) after such predators identify the nest location (Bureš & Pavel 2003), choose an alternative strategy – reducing their activity in the vicinity of the nest.

Acknowledgements

We would like to thank Bohumír Chutný and Aleš Svoboda for help with the fieldwork, Tomáš Grim for his assistance with statistical analysis and many useful suggestions, as well as Stanislav Bureš and anonymous referees for their helpful comments on the manuscript, and David Hardekopf for revising the English version. We would also like to thank the Krkonoše National Park Administration and the mountain cottages Labská bouda and Luční bouda for their cooperation and assistance. This research was supported by the grant MSM 6198959212 and complied with the current laws of the Czech Republic.

Literature Cited

- Bulmer, M. G. 1984: Risk avoidance and nesting strategies. *J. Theor. Biol.* **106**, 529-535.
- Bureš, S. & Pavel, V. 2003: Do birds behave in order to avoid disclosing their nest site? *Bird Study* **50**, 73–77.
- Caro, T. 2005: Antipredator defenses in birds and mammals. University of Chicago Press, Chicago.
- Charnov, E. L. 1976: Optimal foraging, marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* **9**, 129-136.
- Collias, N. E. & Collias, E. C. 1984: Nest building and bird behavior. Princeton University Press, Princeton.
- Conway, C. J. & Martin, T. E. 2000a: Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* **54**, 670-685.
- Conway, C. J. & Martin, T. E. 2000b: Effects of ambient temperature on avian incubation strategies: a model and test. *Behavioral Ecology* **11**: 178-188.
- Cramp, S. (ed.) 1988: Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the western Palaearctic. Volume V: Tyrant flycatchers to thrushes. Oxford University Press, Oxford.
- Cramp, S. (ed.) 1994: Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa. The birds of the western Palaearctic. Volume VIII: Crows to finches. Oxford University Press, Oxford.
- Curio, E. 1975: The functional organization of anti-predator behaviour in the pied flycatcher: a study of avian visual perception. *Anim. Behav.* **23**, 1-115.
- Dale, S., Gustavsen, R. & Slagsvold, T. 1996: Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **39**, 31-42.
- Deeming, D. C. (ed.) 2002: Avian incubation: behaviour, environment, and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Eggers, S., Griesser, M. & Ekman J. 2005: Predator-induced plasticity in nest visitation rates in the Siberian jay (*Perisoreus infaustus*). *Behav. Ecol.* **16**, 309-315.

- Eggers, S., Griesser, M. & Ekman, J. 2008: Predator-induced reductions in nest visitation rates are modified by forest cover and food availability. *Behav. Ecol.* **19**, 1056-1062.
- Forstmeier, W. & Weiss, I. 2004: Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* **104**: 487-499.
- Ghalambor, C. K. & Martin, T. E. 2000: Parental investment strategies in two species of nuthatch vary with stage-specific predation risk and reproductive effort. *Anim. Behav.* **60**, 263-267.
- Ghalambor, C. K. & Martin, T. E. 2001: Fecundity-Survival Trade-Offs and Parental Risk-Taking in Birds. *Science* **292**, 494-497.
- Ghalambor, C. K. & Martin, T. E. 2002: Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behav. Ecol.* **13**, 101-108.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O. C. & Bergkvist, J. 1995: Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *J. Avian Biol.* **26**, 305-312.
- Graham, M. H. 2003: Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* **84**, 2809-2815.
- Grim, T. 2005: Host recognition of brood parasites: implications for methodology in studies of enemy recognition. *Auk* **122**, 530-543.
- Grim, T. 2008: Are blackcaps (*Sylvia atricapilla*) defending their nests also calling for help from their neighbours? *J. Ornithol.* **149**, 169-180.
- Hansell, M. 2000: Bird nests and construction behaviour. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Howlett, J. S. & Stutchbury, B. J. 1996: Nest concealment and predation in hooded warblers: Experimental removal of nest cover. *Auk* **113**, 1-9.
- Joyce E. M., Sillett T. S. & Holmes R. T. 2001: An inexpensive method for quantifying incubation patterns of open-cup nesting birds, with data for Black-throated Blue Warblers. *J. Field Ornithol.* **72**, 369-379.
- Komdeur, J. & Kats, R. K. H. 1999: Predation risk affects trade-off between nest guarding and foraging in Seychelles warblers. *Behav. Ecol.* **10**, 648-658.
- Kovařík, P., Pavel, V. & Chutný, B. 2009: Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) in an alpine ecosystem of Central Europe. *J. Ornithol.* **150**, 549-556.
- Lack, D. 1954: The natural regulation of animal numbers. London, Oxford University Press.
- Larsen, T., Sordahl, T. A. & Byrkjedal, I. 1996: Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic Waders. *Biol. J. Lin. Soc.* **58**, 409-439.
- Liebezeit, J. R. & George, T. L. 2002: Nest predators, nest-site selection, and nesting success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* **104**, 507-517.
- Lima, S. L. 2009: Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol. Rev.* **84**, 485-513.
- Martin, T. E. 1993: Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* **141**, 897-913.
- Martin, T. E. 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation and food. *Ecol. Monogr.* **65**, 101-127.
- Martin, T. E. & Ghalambor, C. K. 1999: Males Feeding Females during Incubation. I. Required by Microclimate or Constrained by Nest Predation? *Am. Nat.* **153**, 131-139.
- Martin, T. E., Martin, P. R., Olson, C. R., Heidinger, B. J. & Fontaine, J. J. 2000: Parental Care and Clutch Sizes in North and South American Birds. *Science* **287**, 1482-1485.
- Martin, T. E., Scott J. & Menge, C. 2000: Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proc. R. Soc. Lond. B* **267**: 2287-2294.
- Massaro, M., Starling-Windhof, A., Briskie, J. V. & Martin, T. E. 2008: Introduced mammalian predators induce behavioural changes in parental care in an endemic New Zealand Bird. *PLoS ONE* **3**, e2331.
- Montgomerie, R. D. & Weatherhead, P. J. 1988: Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Q. Rev. Biol.* **63**, 167-187.
- Muchai, M. & du Plessis, M. A. 2005: Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *J. Avian Biol.* **36**, 110 - 116.

- Nolan, V. Jr. 1963: Reproductive success of birds in a deciduous shrub habitat. *Ecology* **44**, 305-313.
- Norment, C. J. 1993: Nest-site characteristics and nest predation in Harris's Sparrows and White-crowned Sparrows in the Northwest Territories, Canada. *Auk* **110**, 769-777.
- Norment, C. J. 1995: Incubation Patterns in Harris' Sparrows and White-Crowned Sparrows in the Northwest Territories, Canada. *J. Field Ornithol.* **66**, 553-563.
- Norton, D. W. 1972: Incubation Schedules of Four Species of Calidridine Sandpipers at Barrow, Alaska. *Condor* **74**, 164-176.
- Požgayová, M., Procházka, P. & Honza, M. 2009: Adjustment of incubation according to the threat posed: a further signal of enemy recognition in the Blackcap *Sylvia atricapilla*? *J. Ornithol.* **150**, 569-576.
- Raihani, N. J., Nelson-Flower M. J., Moyes K., Browning L. E. & Ridley A. R. 2010: Synchronous provisioning increases brood survival in cooperatively breeding pied babblers. *J. Anim. Ecol.* **79**: 44-52.
- Ricklefs, R. E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson. Contrib. Zool.* **9**, 1-48.
- Rolland, C., Danchin, E. & de Fraipont, M. 1998: The evolution of coloniality in birds in relation to food, habitat, predation, and life-history traits: A comparative analysis. *Am. Nat.* **151**, 514-529.
- Samelius, G. & Alisauskas, R. T. 2001: Detering arctic fox predation: the role of parental nest attendance by lesser snow geese. *Can. J. Zool.* **79**, 861-866.
- Schmidt, K. A. & Whelan, C. J. 2005: Quantifying male Wood Thrush nest-attendance and its relationship to nest success. *Condor* **107**, 138-144.
- Serrano, D., Tella, J. L., Forero, M. G. & Donazar, J. A. 2001: Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *J. Anim. Ecol.*, **70**, 568-578.
- Skutch, A. E. 1949: Do tropical birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* **91**, 430-455.
- Slagsvold, T. 1984: Clutch size variation of birds in relation to nest predation: on the cost of reproduction. *J. Anim. Ecol.* **53**, 945-953.
- Slagsvold, T., Dale, S. & Kruszewicz, A. 1995: Predation favours cryptic coloration in breeding male pied flycatchers. *Anim Behav* **50**, 1109-1121.
- Strickland, D. & Waite, T. A. 2001: Does initial suppression of allofeeding in small jays help to conceal their nests? *Can. J. Zool.* **79**, 2128-2146.
- Thompson, S. C. & Raveling, D. G. 1987: Incubation behavior of emperor geese compared with other geese: Interactions of predation, body size, and energetics. *Auk* **104**, 707-716.
- Weathers, W. W. & Sullivan, K. A. 1989: Nest attentiveness and egg temperature in the yellow-eyed junco. *Condor* **91**, 628-633.
- Weidinger, K. 2001: Does egg colour affect predation rate on open passerine nests? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **49**, 456-464.
- Weidinger, K. 2002: Interactive effects of concealment, parental behaviour and predators on the survival of open passerine nests. *J. Anim. Ecol.* **71**, 424-437.
- Wiklund, C. G. & Andersson, M. 1994: Natural selection of colony size in a passerine bird. *J. Anim. Ecol.* **63**, 765-774.

Table 1: Minimal adequate model and removed predictors for latency to return and number of off-bouts per hour (mixed model)

Minimal adequate model	Latency to return			Number of off-bouts per hour		
	F	df	p	F	df	p
Treatment	6.08	1, 12.0	0.030	6.90	2, 24.5	0.004
Daytime	–	–	–	4.56	1, 27.7	0.042
Removed predictors						
Nest age	2.29	1, 11.0	0.158	0.91	1, 11.0	0.361
Date	2.20	1, 10.0	0.169	0.41	1, 11.0	0.537
Temperature	0.29	1, 12.5	0.600	0.74	1, 22.5	0.399
Daytime	0.28	1, 15.7	0.607	–	–	–
Clutch size	0.05	1, 8.3	0.822	0.14	1, 8.8	0.713
Year	0.02	1, 7.3	0.895	0.02	1, 7.7	0.899

Table 2: Minimal adequate model and removed predictors for on-bout duration and off-bout duration (mixed model)

Minimal adequate model	On-bout duration			Off-bout duration		
	F	df	p	F	df	p
Daytime	10.20	1, 27.0	0.004	–	–	–
Treatment	5.14	2, 24.2	0.014	8.27	2, 24.1	0.002
Temperature	–	–	–	6.35	1, 28.4	0.018
Removed predictors						
Nest age	3.23	1, 10.8	0.101	0.95	1, 9.8	0.353
Clutch size	0.68	1, 9.8	0.428	0.09	1, 7.9	0.769
Temperature	0.26	1, 21.6	0.617	–	–	–
Date	0.05	1, 9.6	0.832	1.82	1, 13.1	0.200
Year	0.01	1, 7.6	0.931	0.12	1, 8.8	0.742
Daytime	–	–	–	0.40	1, 25.7	0.533

Fig. 1: (a) Time from flushing a female to the first return to the nest (latency to return; mean \pm SE) and (b) number of off-bouts per hour (mean \pm SE) in experiments with magpie (1a, b), crossbill (1a, b) and during pre-presentation control periods (1b; n = 13). “*” indicates statistical significance (P < 0.05).

Fig. 1a

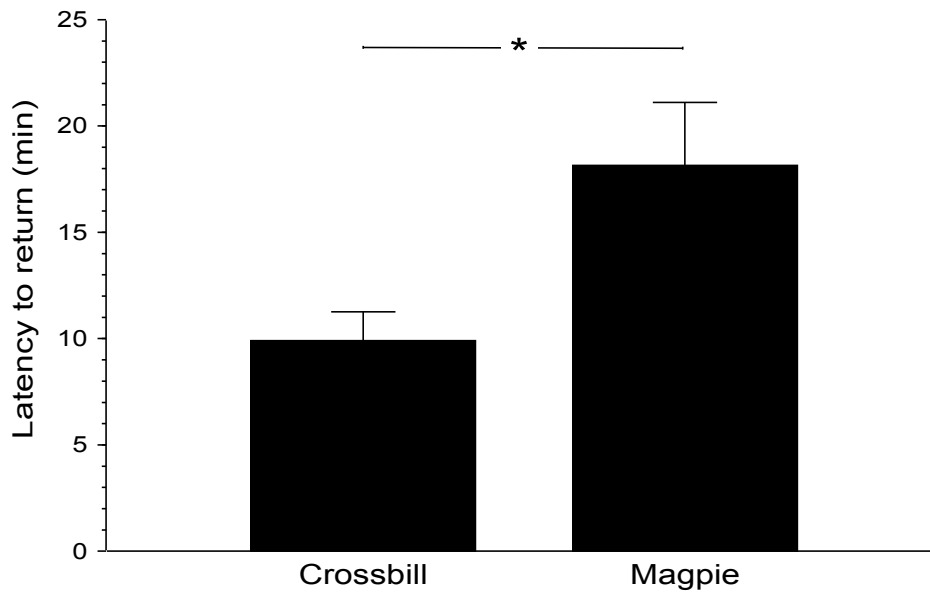


Fig. 1b

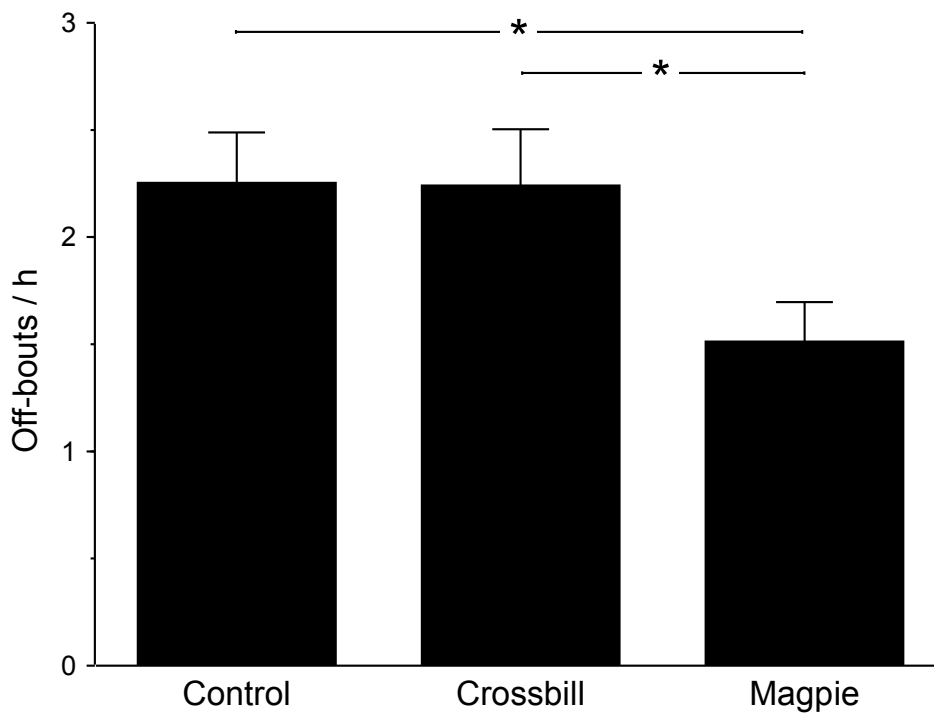


Fig. 2: (a) On-bout duration (mean \pm SE) and (b) off-bout duration (mean \pm SE) in experiments with magpie, crossbill and during pre-presentation control periods (n = 13). “*” indicates statistical significance (P < 0.05).

Fig. 2a

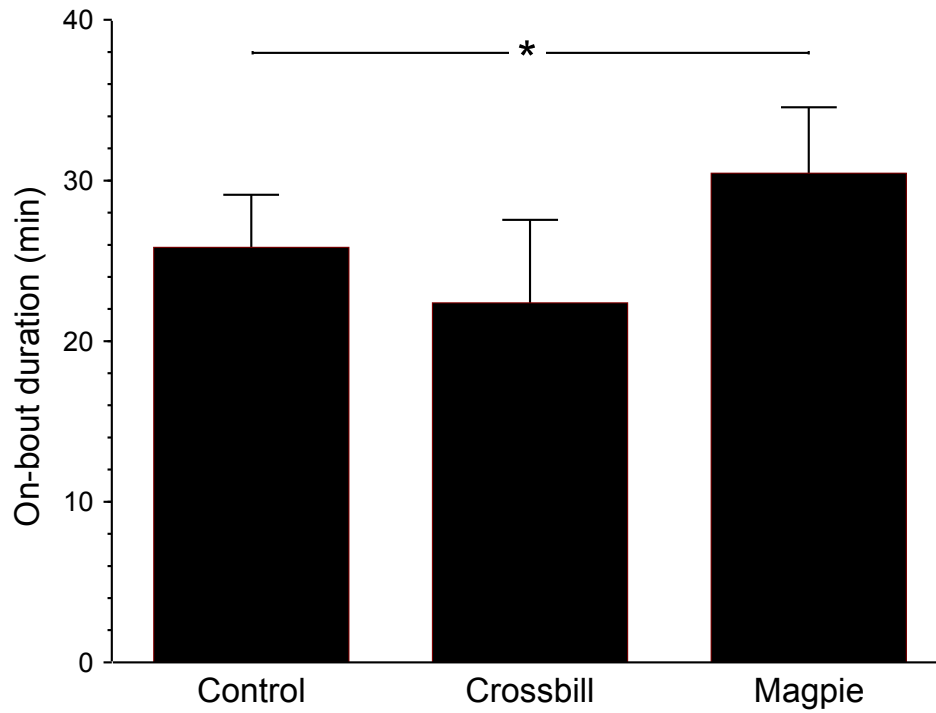
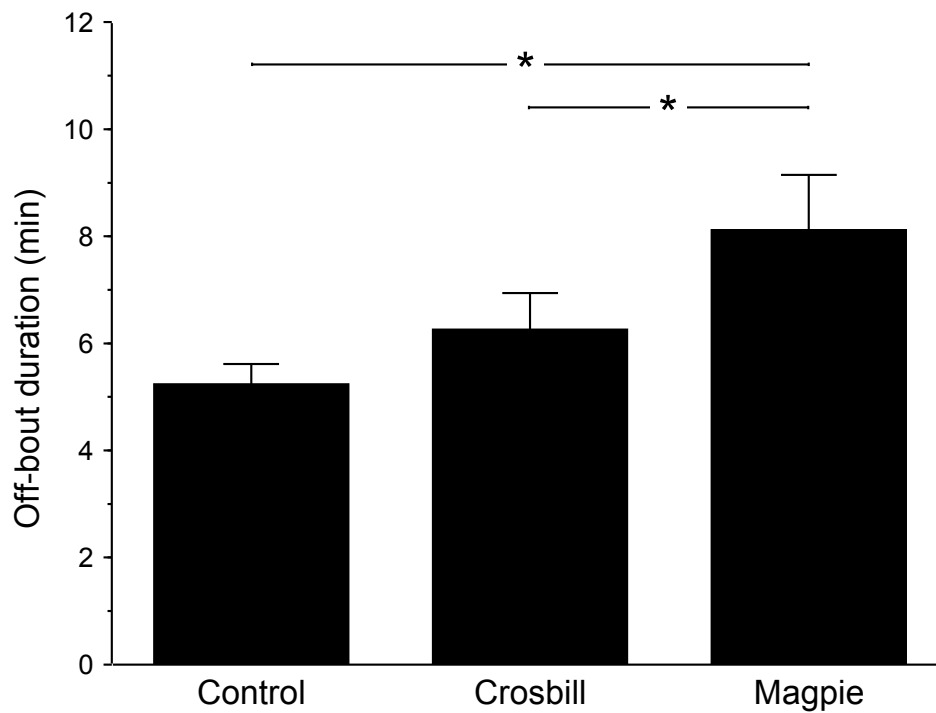


Fig. 2b



Laboratory of Ornithology, Palacký University, Olomouc

Distraction Displays in Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) Females in Central and Northern Europe

Václav Pavel, Stanislav Bureš, Karel Weidinger & Petr Kovařík

Pavel, V., Bureš, S., Weidinger, K. & Kovařík, P. 2000: Distraction displays in meadow pipit (*Anthus pratensis*) females in Central and Northern Europe. *Ethology* **106**, 1007–1019.

Abstract

Distraction displays to a human were studied in the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) females in Central (Jeseníky Mountains–Czech Republic; 50°N 17°E) and Northern European mountains (Tydal area–Central Norway; 63°N 12°E) between 1995 and 1998. Three risk-dependent variables were scored and we found that flushing and settling distances of pipit females decreased with increasing intensity of display both in the Central and the Northern Europe locations. Parental risk taking did not markedly differ between studied populations, although, in particular, larger brood size and reduced opportunity to re-nest should contribute to a higher intensity of nest defence in the Northern than in the Central European mountains. Moreover, the level of risk taken was not significantly dependent on the air temperature, age of brood and brood size in both study areas, when compared separately. These results do not support the findings of most previous studies on nest defence in birds. Possible causes of our contradictory results are discussed with respect to the reproductive value and the feedback hypotheses.

Corresponding author: Václav Pavel, Laboratory of Ornithology, Palacký University, Svobody 26, 771 46 Olomouc, Czech Republic. E-mail: pavel@prfnw.upol.cz

Introduction

Predation is often the major cause of nesting failure in altricial birds (Ricklefs 1969). Amongst the most threatened are ground nesting birds of open habitats whose nests are particularly vulnerable to predation (Ricklefs 1969; Martin 1993). Birds can minimize nest predation by making the nest less conspicuous and less accessible or by defending their nests against predators (Barash 1975; Montgomerie & Weatherhead 1988). Brood defence of some ground nesting species, both

precocial and altricial, includes various distraction displays (Armstrong 1954; Simmons 1955; Sordahl 1990) during which the parents characteristically vocalize, feign injury and attempt to lure predators away from their clutch or brood (Hudson & Newborn 1990). Although distraction displays appear to contribute to the greater risk of performing birds, from an evolutionary perspective, the benefit of saving the current brood should be greater than the risk taken (Montgomerie & Weatherhead 1988; McLean & Rhodes 1992).

In accordance with the parental investment theory (Clutton-Brock 1991) there is some evidence that brood defence in altricial birds increases with clutch or brood age as the brood becomes more valuable (reproductive value hypothesis: Patterson et al. 1980; Biermann & Robertson 1981; Redondo & Carranza 1989) and more endangered by predation (predation risk hypothesis: Greig-Smith 1980), or with clutch or brood size as parental investment increases (Robertson & Biermann 1979; Knight & Temple 1986; Wiklund 1990). The feedback hypothesis (McLean & Rhodes 1992) gives an explanation of parental responses based on proximate mechanisms. It suggests that the pattern of responses (including nest defence activities) is influenced by the feedback signals provided by current content of the nest. Parent birds should defend more intensively, alive, bigger, older or numerous nestlings that provide more feedback signals than less numerous, younger nestlings or even motionless eggs. Although parental investment theory and the feedback hypothesis are based on different explanatory levels, nest defence in altricial birds should increase with increasing age and size of brood under the predictions of both of these hypotheses. Moreover, both hypotheses predict more intensive nest defence during the nestling period, when nest content provide more feedback signals and parental investments rapidly increase by feeding the nestlings, than in the incubation period (Andersson et al. 1980; Weatherhead 1989; Gill & Sealy 1996).

In this study we present data on distraction displays in meadow pipit (*Anthus pratensis*) females that have not been previously studied in detail. In accordance with predictions of the hypotheses referred to above, we studied the influence of clutch age, clutch size and phase of the breeding cycle (incubation vs. nestling phase) on distraction displays in meadow pipit females. The influence of air temperature on meadow pipit behaviour was also included in the analysis to control for its potentially confounding effect (Dale et al. 1996).

The risk of parents defending the nest is assumed to increase rapidly as they get closer to the potential predator, and become more accessible and vulnerable to him (Montgomerie & Weatherhead 1988). A shorter distance to the predator also allows the distracting parent to attract the predator's attention more effectively. We supposed that in the case of the meadow pipit, a risk taken by a female luring an intruder from the nest should be described by three behavioural variables: (a) intensity of display; (b) flushing distance; and (c) settling distance. We expected that increasing the intensity of distraction displays will decrease flushing and settling distances of the meadow pipit females.

The risk taken by a flushed bird can be influenced by different reproductive strategies used by a species in geographically distant areas with different condi-

tions (Williamson 1952; Hudson & Newborn 1990). Therefore, we studied variability in distraction displays between populations of meadow pipit in Central Europe and in Central Norway.

Methods

The meadow pipit is a small passerine species that breeds on the ground in open habitats in middle and upper latitudes of the western Palearctic. Females lay 3–7 eggs (number increases with latitude, Bahus 1993) and incubate for 13 d whilst being occasionally fed by males. Nestlings are cared for and fed by both parents for 13 d in the nest and with decreasing intensity for about 1–2 wks after fledging. Disturbed or threatened nestlings can leave the nest earlier (Halupka 1998; own unpubl. data).

The study was carried out on alpine meadows of Mt Vysoká Hole and Mt Petrovy Kameny in the Jeseníky Mountains, Czech Republic (50°N, 17°E; 1400–1460 m above sea level) between 1995 and 1998, and in an alpine ecosystem near Tydal, Sør Trondelag province, Central Norway (63°N, 12°E; 730–950 m above sea level) in 1996 and 1998. Both study areas represented alpine habitat with similar vegetation cover and location of the nests. The meadow pipit was the most abundant bird species with density of about 1 breeding pair per hectare in both study areas. The most important nest predators in both study areas were ravens (*Corvus corax*), stoats (*Mustela erminea*) and microtine rodents (Bureš 1997; own unpubl. data).

We searched for nests by walking systematically through the areas. The nests were usually found after flushing the incubating bird or by observing a bird returning to its nest with food. The located nests were marked with a plastic band (1 × 20 cm) which was fixed 2–5 m away from the nest on a tree or shrub. The nests were checked regularly, every 2–3 d up to fledging to determine the hatching day and fate of the nest. The majority of the nests were found during incubation or early after nestlings had hatched. The age of the nestlings was determined according to either the day of hatching or nestlings' weights (day when the last egg was laid is day 0, hatching day is day 13; Coulson 1956).

Distraction displays were recorded in response to the brood disturbance caused by an approaching researcher. The researcher directly approached the nest entrance until the female left the nest. In case of the meadow pipit, only females incubate eggs or young nestlings (Halupka 1994; own unpubl. data) and hence distraction displays of females can be recorded in response to brood disturbance. Males, when feeding the incubating female or young nestlings, enter the nest for a short time and leave it early, when startled by an approaching researcher (pers. obs.). In this study we recorded no distraction displays of males and so only distraction displays of females were included in the analyses. The following data, which reflect the risk taken by flushed females (dependent variables) were recorded for each experiment: (a) the intensity of intruder's attention distraction – 'intensity of display'; (b) the researcher–nest distance when the flushed bird left the nest – 'flushing distance'; and (c) the bird–nest distance when the flushed bird landed –

‘settling distance’. The responses of the meadow pipit varied from a straight line flight away from the nest with no distraction displays, to a conspicuous fluttering flight with tail spread and wing waving, during which the female intensively distracted the potential predator away from the nest. The intensity of display was ranked on a subjective scale depending on the risk taken by the bird flushed from the nest from 1 (minimum risk) to 5 (maximum risk) (cf. Hudson & Newborn 1990). The flushing and settling distances were evaluated by the researcher and ranked on a scale of four categories (Table 1). Moreover, the following independent variables were recorded in each experiment: (i) air temperature in the study area at the time of each observation – ‘temperature’ (to statistically control for its potentially confounding effect); (ii) the number of eggs – ‘clutch size’; and (iii) the age of eggs (in days following the laying of the last egg) – ‘age of clutch’.

Observations of behaviour of flushed meadow pipit’s females were recorded from 74 nests in the Jeseníky Mountains and from 60 nests in the Tydal area. To eliminate the influence of multiple visits (see Rytönen et al. 1990), only the distraction behaviour of females during our first visit to the nests when recorded, was included in the analysis. The majority of first observations of flushed females at one nest was recorded during the incubation phase (when the majority of nests was discovered). Therefore, only data from this phase were included in the analyses (47 observations of the first nest departure during the incubation period in the Jeseníky Mountains and 45 in the Tydal area). In order to compare the incubation and nestling phases of the breeding cycle, we included one observation from each phase, when recorded at one nest (29 paired observations in the Jeseníky Mountains and 26 in the Tydal area). To eliminate the potentially confounding effect of the increasing number of visits between compared observations in later analysis

Table 1: Ranked responses of meadow pipit female flushed from the nest

Ranked response	Flushing distance (m)	Settling distance (m)	Intensity of display
1	$d < 1$	$d \leq 10$	Female flushed from the nest flew away for a long distance and landed on a not visible site
2	$1 \leq d < 1.5$	$10 < d \leq 20$	Flushed female flew away, landed at some distance and watched the nest from visible site
3	$1.5 \leq d \leq 2$	$20 < d \leq 40$	Flushed female sketched slight fluttering flight
4	$2 < d$	$40 < d$	Flushed female displayed fluttering flight with tail spread and wing waving
5			Flushed female displayed conspicuous distraction display feigning injury (running away with broken wing display)

(the nests were checked regularly, every 2–3 d from discovery up to fledging), we randomly compared sampled observations from the incubation phase and from the nestling phase, when more than one observation was recorded during each phase at one nest. Moreover, further analyses showed, that the number of visits did not markedly influence the intensity of distraction displays in the meadow pipit (own unpubl. data).

Data were analysed using STATISTICA for Windows software (StatSoft 1998). All statistical tests are two-tailed. The relationships between the risk determining and the independent variables were examined with Spearman's rank-order correlations. The relative importance of single independent variables was evaluated by statistically partialling out the effects of factors not in question. To do this we computed Pearson's partial correlations between dependent and independent variables when data were rank-ordered (Spearman's partial rank-order correlations).

Results

Distraction displays can be influenced by the different conditions in the study areas. We found that temperature (mean = 13.6 ± 3.8 vs. $10.3 \pm 3.9^\circ\text{C}$; $t = 4.03$, $df = 90$, $p < 0.001$) was higher, and clutch size (mean = 4.49 ± 0.69 vs. 5.38 ± 0.81 eggs; $t = 5.70$, $df = 90$, $p < 0.001$) was smaller, during the observations in the Jeseníky Mountains ($n = 47$) than in the Tydal area ($n = 45$). The age of clutch during the observations did not significantly differ between study areas (mean = 4.40 ± 3.52 vs. 5.67 ± 3.49 days; $t = 1.73$, $df = 90$, $P = 0.088$). The proportion of successful nests ($\chi^2 = 8.00$, $df = 1$, $P = 0.005$; Fig. 1) and the variance of hatching dates (June 17–July 28 in the Jeseníky Mountains vs. June 24–July 8 in the Tydal area,

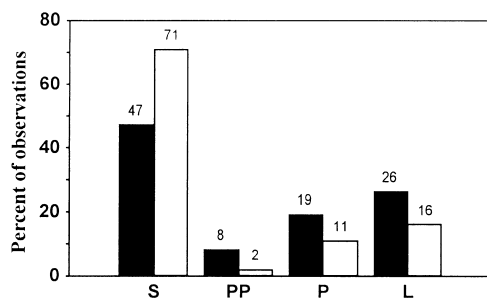


Fig. 1: Fates of meadow pipit nests in the Jeseníky Mountains (filled bars, $n = 73$) and in the Tydal area (unfilled bars, $n = 56$). We were able to determine survival rates of 73 of 74 nests studied in the Jeseníky Mountains and 56 of 60 nests studied in the Tydal area. S: successful nests; PP: partially predated nests; P: completely predated nests; L: loss of whole nest not caused by predation (e.g. by weather). Because we were not able to check all nests until fledging stage, a nest was considered successful when nestlings reached the age of 8 days

Table 2: Spearman rank correlations between measurements of meadow pipit behaviour (dependent variables). Simple (S) and partial (P) correlation coefficients are shown separately for the two areas

	Jeseníky (n = 47)		Tydal (n = 45)	
	S	P	S	P
Intensity of display × Flushing distance	-0.48***	-0.38*	-0.30*	-0.11
Intensity of display × Settling distance	-0.69***	-0.64***	-0.74***	-0.71***
Flushing distance × Settling distance	0.32*	-0.01	0.32*	0.15

* $p < 0.05$; *** $p < 0.001$.

Levene's test for homogeneity of variances, $F = 28.59$, $n_1 = 74$, $n_2 = 60$, $df = 1$ and 132 , $p < 0.001$) differed between study areas.

Intensity of distraction displays, flushing distance and settling distance of incubating meadow pipit females were significantly correlated in both study areas. Although flushing and settling distances significantly decreased with increasing intensity of display, interdependence of flushing and settling distances when controlled for intensity of display was not significant in both study areas (Table 2).

Intensity of display (median rank = 3.0 vs. 3.0; Mann-Whitney U-test, $z = 1.35$, $P = 0.177$) and settling distance (median rank = 3.0 vs. 2.0; Mann-Whitney U-test, $z = 1.92$, $P = 0.055$) did not significantly differ between the study areas. However, flushing distance was slightly shorter in the Jeseníky Mountains than in the Tydal area during the incubation period (but note median rank = 3.0 vs. 3.0; Mann-Whitney U-test, $z = 2.32$, $P = 0.021$) (Fig. 2).

Measurements of meadow pipit behavioural responses were independent of air temperature, brood size and age of brood in both study areas during the incubation period. When the effects of temperature, brood size and brood age were controlled for each other, again no significant relationships were obtained (Table 3).

Distraction displays of meadow pipits did not change during the breeding cycle. When intensity of display, flushing distance and settling distance were compared between phases of incubation of the eggs and feeding of the nestlings, we found no significant differences in the study areas (Wilcoxon signed ranks tests; Jeseníky: $n = 29$; (1) intensity of display - $z_{(1)} = 1.45$, $p_{(1)} = 0.148$; (2) flushing distance - $z_{(2)} = 0.84$, $p_{(2)} = 0.397$; (3) settling distance - $z_{(3)} = 1.85$, $p_{(3)} = 0.065$. Tydal: $n = 26$; (1) intensity of display - $z_{(1)} = 0.50$; $p_{(1)} = 0.616$; (2) flushing dis-

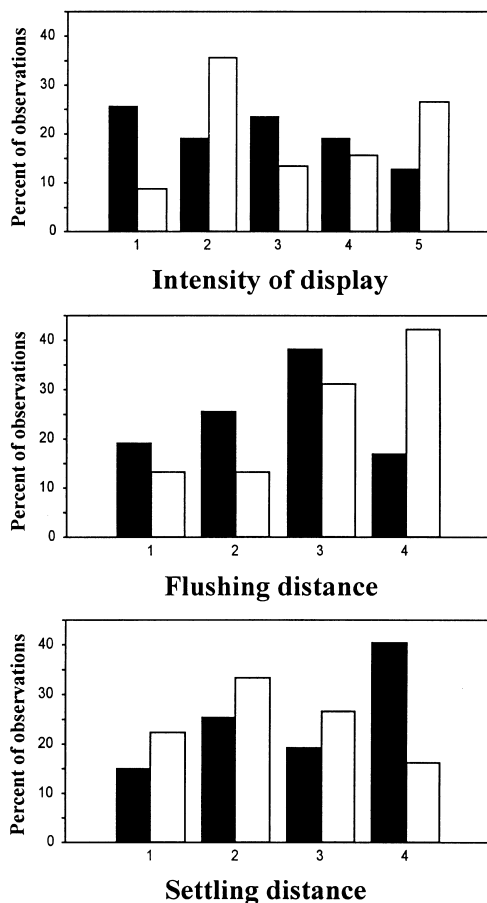


Fig. 2: Distribution of observed intensity of distraction displays and ranked flushing and settling distances in meadow pipit in the Jeseníky Mountains (filled bars, n = 47) and in the Tydal area (unfilled bars, n = 45). Explanation of presented ranks is given in Table 1

tance - $z_{(2)} = 0.41$, $p_{(2)} = 0.679$; (3) settling distance - $z_{(3)} = 0.31$, $p_{(3)} = 0.756$) (Fig. 3).

Discussion

It is obvious that bird parents respond to a danger of nest predation by performing some risky defensive behaviour. But what is the validity of our measured variables as reliable estimators of parental nest defence activities? Curio & Regelman (1985) found that calling rates in great tits (*Parus major*) increased and dis-

Table 3: Spearman rank correlations between measurements of meadow pipit behaviour and independent variables. Simple (S) and partial (P) correlation coefficients are shown separately for the two areas. None of the correlations was statistically significant, but the power of the tests was low. Given the $n = 47$, $\alpha = 0.05$ and the largest effect size observed ($r = -0.26$), the power was 0.43

		Jeseníky (n = 47)		Tydal (n = 45)	
		S	P	S	P
Intensity of display	Temperature	-0.01	0.04	0.02	0.04
	Brood size	-0.10	-0.08	0.13	0.13
	Age of brood	0.19	0.18	0.08	0.06
Flushing distance	Temperature	0.09	0.07	-0.21	-0.25
	Brood size	0.12	0.11	-0.17	-0.21
	Age of brood	-0.01	0.02	-0.02	0.01
Settling distance	Temperature	0.01	-0.02	0.04	0.05
	Brood size	-0.05	-0.11	0.03	0.05
	Age of brood	-0.26	-0.27	-0.10	-0.10

tance to enemy decreased with increasing risk of nest predation. Additionally, Redondo & Carranza (1989) found a high negative correlation between calling rates and minimum distance of magpie (*Pica pica*) parents from a human intruder close to the nest. In our study, three risk dependent variables were scored in meadow pipit females disturbed from the nest by a human observer. As expected, we found that flushing and settling distances of females decreased with increasing intensity of display, both in the Central and the Northern European mountains. This finding confirmed our assumption that in the case of the meadow pipit, measured behavioural variables are relevant estimators of females' nest defence activities.

The clutch or brood size was assumed to be one of the most important factors affecting the intensity of nest defence by parent birds (review in Montgomerie & Weatherhead 1988). In addition, differences in opportunity to re-nest during the same breeding season should influence nest defence intensity by parent birds; limited opportunity to re-nest should contribute to a higher level of nest defence (Barash 1975). Earlier studies showed that meadow pipits lay larger clutches in Northern Europe than in Central Europe (Coulson 1956; Bahus 1993). Also, the brood sizes in the nests observed during our study were larger in the Tydal area than in the Jeseníky Mountains. Moreover meadow pipits rarely have second broods in Northern Europe but two broods are common in Central Europe (Coulson 1956; Bahus 1993; own unpubl. data). The recorded distraction displays of the meadow pipits did not markedly differ (except for a weak difference in flushing distance) between the Central European and the Northern European populations. Although higher brood size and reduced opportunity to re-nest, in particular, should contribute to a higher intensity of nest defence in the Tydal area than in the

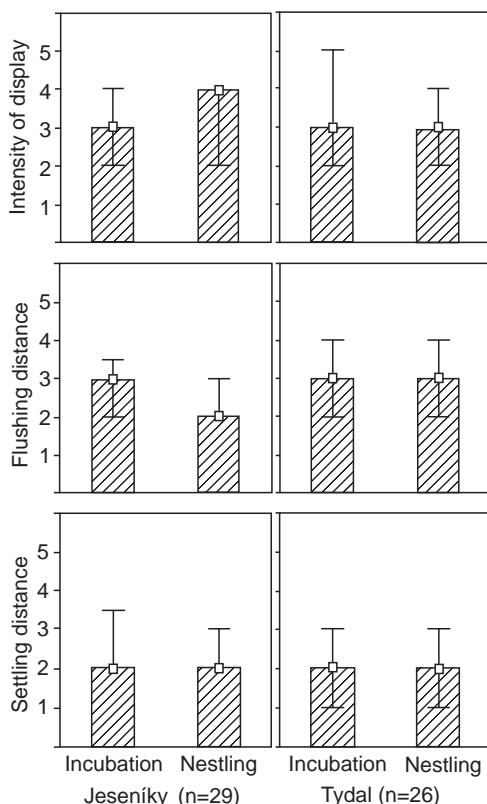


Fig. 3: Ranked responses of meadow pipit during incubation and nestling phase of the breeding cycle in the Jeseníky Mountains and in the Tydal area. Bars indicate median values, error bars indicate interquartile range. None of the differences between incubation and nestling phases of the breeding cycle was statistically significant. Explanation of presented ranks is given in Table 1

Jeseníky Mountains, we found that meadow pipit's females distracted approaching intruders with similar intensity in both study areas. This finding is not consistent with our expectations from the reproductive value and the feedback hypotheses.

The age of offspring may also influence nest defence intensity of the meadow pipits in relation to different possibilities to re-nest in both study areas. Under the predictions of the reproductive value hypothesis, similarly to the finding of Sidearius (1993), meadow pipits may reinforce nest defence responses during the breeding cycle, only in the areas where there is a possibility to re-nest during the same breeding season and older eggs or nestlings are more valuable for the parents. In

the areas where there is no possibility to re-nest, eggs and nestlings should be equally valuable during the breeding cycle, and parents should not invest more in protecting older eggs or young. There is a markedly better opportunity to re-nest during the same breeding season in the Jeseníky Mountains and the intensity of distraction displays may increase during the breeding cycle particularly in this area. With the exception of a tendency for a difference in distraction displays between the incubation and nestling phases of the breeding cycle in the Jeseníky Mountains, and no difference in the Tydal area (Fig. 3), our results are again not consistent with this prediction.

Furthermore, intensity of distraction displays could also be influenced by the differences in predation rates and human activities between the study areas. Meadow pipits should defend the nest against humans more vigorously in the rarely visited Tydal area than in the frequently visited Jeseníky Mountains (birds breeding in areas of high human densities are more timid nest defenders, see Knight 1984 or Rytönen & Soppela 1995). On the other hand, although similar predators occur in both study areas, higher predation rates (Fig. 1) and thus also higher level of predation risk and increased experience of parents with potential predators, should contribute to a stronger nest defence intensity in the Jeseníky Mountains (Montgomerie & Weatherhead 1988; Rytönen & Soppela 1995), which is in contrast with the influence of other independent factors discussed above.

Moreover, the level of risk taken by disturbed females of the meadow pipit was not significantly dependent on temperature, brood size and age of brood in Central or Northern European mountains, when compared separately. This finding is in contrast to the results of most previous studies on nest defence in birds.

Although it has been found that parental nest defence increases during bad weather (Regelmann & Curio 1983) and the resulting poorer condition of offspring (Dale et al. 1996; Bureš & Pavel 1997), our results showed that in the case of meadow pipits the intensity of distraction displays was not related to air temperature in any of the study areas. This, together with significantly different temperatures but no marked difference in taken risk between study areas, indicates that temperature has no effect on distraction displays in meadow pipits. This finding suggests that the effect of air temperature (and thus also weather conditions) limited in birds (as it is in the meadow pipit) breeding in rough conditions of mountain ecosystems, or that temperature alone may not be a biologically very important factor for birds, but that it is more important in combination with other weather indicators (rainfall, wind).

Although the increase in the nest defence intensity with increasing number of eggs or nestlings was supported by some studies (Knight & Temple 1986; Wiklund 1990), there is also much evidence of no relationship or even an opposite relationship between the intensity of nest defence and the clutch or brood size. Regelmann & Curio (1983) explained the decrease in great tits' willingness to risk with increasing number of young, by physical fatigue of parents from feeding. Our results in meadow pipit may also correspond to the suggestion of Robertson & Biermann (1979), that the time and energy demands made on the female during the nestling period prevented her from an optimal level of nest defence (she will defend the nest

in a manner that is less than optimal). On the other hand, meadow pipits may not vary in their responses simply because they do not perceive humans to be major predators and were in fact behaving relatively optimally.

There is much evidence that the nest defence intensity increases with the age of clutch or brood (see reviews in Montgomerie & Weatherhead 1988; Clutton-Brock 1991; McLean & Rhodes 1992), but a number of negative results have also been published. A negative relationship between nestlings' age and the risk of parents in the presence of a nest predator was found by Dale et al. (1996). On the basis of the 'harm-to-offspring hypothesis', they argued that parents may, under specific conditions, adjust their nest defence intensity to the stress imposed to the offspring rather than to their reproductive value. Halupka & Halupka (1997) observed a constant level of nest defence intensity in meadow pipits defending the nest against a stuffed female of the hen harrier (*Circus cyaneus*) during the breeding cycle and breeding season, when results were corrected for the number of displaying birds. They supposed that the communication system between meadow pipits and harriers represents an advanced stage of long time co-evolution, when meadow pipits reduced their nest defence activities (based on taken risk) on only two discrete tactics: to distract or ignore the predator. Therefore, the level of nest defence changes only with an increasing or decreasing number of mobbers.

In conclusion, our results suggested that in the case of the meadow pipit, the intensity of distraction displays is not influenced by nesting conditions (size of clutch, age of clutch or brood, or differences in re-nesting potential), as was predicted by the reproductive value or the feedback hypotheses, and hence also does not differ between study areas. These results should be influenced by the low power of our tests (see Table 3). However, an alternative explanation is also possible. Onnebrink & Curio (1991) hypothesized that the behaviour of breeding birds in the presence of a predator may be controlled by the compromise between the parents' tendency to conceal the nest site and to attack the predator when the nest position is discovered. They viewed nest concealment behaviour as a behavioural strategy with cost near to zero, which should be constant across a wide range of conditions, including offspring quality. Distraction displays of concealed nesters, such as the meadow pipit, may increase the chance of parent birds to conceal the nest site, by distracting the attention of the searching mammalian predator onto themselves. Although the cost of the distracting parent increases, it probably remains at a lower level than during mobbing of the predator (review in Sordahl 1990). Therefore, we can conclude that distraction displays of concealed nesters should be influenced by nesting conditions less than real attacks to the predators. That is in accordance with the results of this paper and it also corresponds to our finding that the age of young influences the mobbing intensity of the meadow pipit against stuffed stoat (own unpubl. data).

Acknowledgements

We are very grateful to Arne Moksnes and Eivin Røskaft for their help in arranging our stay in Norway. We also thank Sandra Sweeney for improving the English of this paper and Eberhard Curio,

Marcel Honza, Tomáš Grim and other anonymous referees for helpful comments on the manuscript. This work was supported by a grant from the Open Society Fund, by grants from the Grant Agency of the Czech Republic (206/98/P119 and 206/97/1322) and by a grant from the Czech Ministry of Education (VS 96019).

Literature Cited

- Andersson, M., Wiklund, C. G. & Rundgren, H. 1980: Parental defence of offspring: a model and an example. *Anim. Behav.* **28**, 536—542.
- Armstrong, E. A. 1954: The ecology of distraction display. *Anim. Behav.* **2**, 121—135.
- Bahus, T. K. 1993: Clutch size variation of the Meadow Pipit *Anthus pratensis* in relation to altitude and latitude. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus.* **16**, 37—40.
- Barash, D. P. 1975: Evolutionary aspects of parental behavior: Distraction behavior of alpine accentor. *Wilson Bull.* **87**, 367—373.
- Biermann, G. C. & Robertson, R. J. 1981: An increase in parental investment during the breeding season. *Anim. Behav.* **29**, 487—489.
- Bureš, S. 1997: High Common Vole *Microtus arvalis* predation and ground-nesting bird eggs and nestlings. *Ibis* **139**, 173—174.
- Bureš, S. & Pavel, V. 1997: The effect of nesting condition on risk-taking in meadow pipit. *Anim. Behav.* **54**, 1531—1534.
- Clutton-Brock, T. H. 1991: *The Evolution of Parental Care*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Coulson, J. C. 1956: Mortality and egg production of the meadow pipit with special reference to altitude. *Bird Study* **3**, 119—132.
- Curio, E. & Regelmann, K. 1985: The behavior dynamics of great tits (*Parus major*) approaching a predator. *Z. Tierpsychol.* **69**, 3—18.
- Dale, S., Gustavsen, R. & Slagsvold, T. 1996: Risk taking during parental care: a test of three hypotheses applied to the pied flycatcher. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **39**, 31—42.
- Gill, S. A. & Sealy, S. G. 1996: Nest defence by yellow warblers: Recognition of a brood parasite and an avian predator. *Behaviour* **133**, 263—282.
- Greig-Smith, P. W. 1980: Parental investment in nest defence by stonechat (*Saxicola torquata*). *Anim. Behav.* **28**, 604—619.
- Halupka, K. 1994: Incubation feeding in Meadow Pipit *Anthus pratensis* affects female time budget. *J. Avian Biol.* **25**, 251—253.
- Halupka, K. 1998: Partial nest predation in an altricial bird select for the accelerated development of young. *J. Avian Biol.* **29**, 129—133.
- Halupka, K. & Halupka, L. 1997: The influence of reproductive season stage on nest defence by meadow pipits (*Anthus pratensis*). *Ethol. Ecol. Evol.* **9**, 89—98.
- Hudson, P. J. & Newborn, D. 1990: Brood defence in precocial species: variations in the distraction displays of red grouse, *Lagopus lagopus scoticus*. *Anim. Behav.* **40**, 254—261.
- Knight, R. L. 1984: Responses of nesting ravens to people in areas of different human densities. *Condor* **86**, 345—346.
- Knight, R. L. & Temple, S. A. 1986: Why does intensity of avian nest defence increase during the nesting cycle? *Auk* **103**, 318—327.
- Martin, T. E. 1993: Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am. Nat.* **141**, 897—913.
- McLean, I. G. & Rhodes, G. 1992: Enemy recognition and response in birds. In: *Current Ornithology* (Power, D. M., ed.). Plenum Press, New York, pp. 173—211.
- Montgomerie, R. D. & Weatherhead, P. J. 1988: Risk and rewards of nest defence by parent birds. *Q. Rev. Biol.* **63**, 167—187.
- Onnebrink, H. & Curio, E. 1991: Brood defense and age of young: a test of the Vulnerability Hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **29**, 61—68.
- Patterson, T. L., Petrinovich, L. & James, D. K. 1980: Reproductive value and appropriateness of response to predators by White-Crowned Sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**, 227—231.
- Redondo, T. & Carranza, J. 1989: Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **25**, 369—378.

- Regelmann, K. & Curio, E. 1983: Determinants of brood defence in the great tit *Parus major* L. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **13**, 131—145.
- Ricklefs, R. E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. *Smithson Contr. Zool.* **9**, 1—48.
- Robertson, R. J. & Biermann, G. C. 1979: Parental investment strategies determined by expected benefits. *Z. Tierpsychol.* **50**, 124—128.
- Rytkönen, S., Koivula, K. & Orell, M. 1990: Temporal increase in nest defence intensity of the willow tit (*Parus montanus*): parental investment or methodological artefact? *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**, 283—286.
- Rytkönen, S. & Soppela, M. 1995: Vicinity of sparrowhawk nest affects willow tit nest defence. *Condor* **97**, 1074—1078.
- Siderius, J. A. 1993: Nest defense in relation to nesting stage and response of parents to repeated model presentation in the Eastern Kingbird (*Tyrannus tyrannus*). *Auk* **110**, 921—923.
- Simmons, K. E. L. 1955: The nature of the predator-reactions of waders towards humans; with special reference to the role of the aggressive-, escape- and brooding- drives. *Behaviour* **8**, 130—173.
- Sordahl, T. A. 1990: The risks of avian mobbing and distraction behavior: an anecdotal review. *Wilson Bull.* **102**, 349—352.
- StatSoft Inc. 1998: STATISTICA for Windows (Computer Program Manual). Tulsa, OK.
- Weatherhead, P. J. 1989: Nest defence by song sparrows: methodological and life history considerations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **25**, 129—136.
- Wiklund, C. G. 1990: Offspring protection by merlin (*Falco columbarius*) females; the importance of brood size and expected offspring survival for defense of young. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**, 217—223.
- Williamson, K. 1952: Regional variation in the distraction display of the Oystercatcher. *Ibis* **94**, 85—96.

Received: April 16, 1999

Initial acceptance: October 22, 1999

Final acceptance: May 9, 2000 (A. Kacelnik)

Metodické aspekty studia rodičovské péče u ptáků: příklad lindušky luční (*Anthus pratensis*)

*Methodical aspects of monitoring of parental care in birds: a case study of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*)*

Petr Kovařík

Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého, katedra zoologie,
tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc, e-mail: petr_kovarik@email.cz

Kovařík P. 2001: Metodické aspekty studia rodičovské péče u ptáků: příklad lindušky luční (*Anthus pratensis*). *Sylvia* 37: XX–XX.

Investice rodičů do výchovy potomstva jsou předmětem výzkumu mnoha současných studií. Chování rodičů však může být ovlivněno celou řadou faktorů, které mnohdy nejsou kontrolovány. V této studii jsou prezentovány výsledky výzkumu chování lindušky luční (*Anthus pratensis*) při krmení mláďat. Potravní chování lindušek (frekvence krmení mláďat) bylo značně variabilní, podstatná část této variability však byla vysvětlitelná několika málo faktory – pohlavím rodiče, stářím mláďat a denní dobou. Samec a samice se řídili odlišnými strategiemi krmení mláďat a jejich strategie se měnily i v závislosti na denní době a stáří mláďat. Výsledky poukazují mimo jiné na důležitost sledování těchto faktorů, především pro srovnávací studie potravního chování.

*Parental investment in offspring is a very frequent topic of many contemporary behavioural studies. However, parental behaviour is influenced by many factors, which are ignored in many studies. The paper presents results of a research of behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) during the feeding of nestlings. Feeding behaviour of pipits, measured as the feeding frequency, was very variable but a significant part of the variation was explained by a few factors – the sex of the parent, nestling age and time of the day. Male and female followed different strategies when feeding the nestlings and their strategies also depended on the time of the day and nestling age. These results show the importance of careful monitoring of confounding variables, especially for the comparative studies dealing with the feeding behaviour.*

Keywords: parental care, feeding frequency, parental investment, time budget, nestling age, Meadow Pipit, *Anthus pratensis*

ÚVOD

V mnoha studiích zabývajících se chováním ptáků je jako jedna z měřených charakteristik uváděna frekvence krmení

mláďat rodiči. Ta bývá použita k vyjádření velikosti investic samce či samice do výchovy mláďat (Whittingham & Robert-

son 1993, Sandel et al. 1996) nebo jen k doplnění poznatků o daném druhu (viz Cramp 1993). Velice často jsou však v textu prezentovány jen kusé údaje, chybí důležité informace charakterizující podmínky při experimentech. Pouhé udání počtu krmení za hodinu téměř o ničem nevyovídá. Chování ptáků je mimořádně proměnlivé a je přizpůsobováno nárokům prostředí a aktuálním potřebám jedinců (Gill 1995). Rodiče krmí mláďata se rozhodují mezi svými vlastními potřebami (udržení dobré fyzické kondice) a potřebami svých mláďat (Alatalo et al. 1988, Krebs & Davies 1997). Pokud chceme popsat strategie, kterými si ptáci zajišťují své přežití a rozmnožení, musíme buď sledovat co nejvíce faktorů, které mohou mít potenciálně vliv na tyto strategie, nebo vliv těchto faktorů eliminovat pomocí vhodných metodických postupů při pokusu.

Značný vliv na frekvenci krmení mláďat rodiči má věk mláďat (Seel & Walton 1979, Rytkönen et al. 1996). Malá mláďata mají podstatně jiné vlastnosti a potřeby než mláďata v době před opuštěním hnízda (viz např. přechod z ektotermie na endotermii; Gill 1995). U velké části pěvců je vývoj mláďat v hnízdě velice rychlý, mláďata opouštějí hnízdo do dvou týdnů po vylíhnutí, a to se může projevat také ve výrazných změnách strategie krmení v průběhu několika málo dní. Přitom strategie samce a samice se mohou od sebe podstatně lišit (např. Roskaft 1983, Moreno et al. 1995). Také denní doba může mít značný vliv na aktivitu rodičů (Bogucki 1972, Constant & Eybert 1980, Hötker 1990). V průběhu dne se zpravidla periodicky mění některé podmínky prostředí – světlo, teplota či vlhkost, které následně ovlivňují denní aktivitu potenciální kořisti a tím i její dostupnost. Můžeme tedy předpokládat určité více či méně pravidelné změny také v chování ptáků.

Aktuálně důležitými faktory jsou i další aspekty počasí (např. rychlost větru, množství srážek, atmosférický tlak) a jejich momentální změny. Významný vliv může mít také stadium hnízdní sezóny (začátek, konec), velikost snůšky, míra predace, zeměpisná poloha atd. (viz Royama 1966, Montgomerie & Weatherhead 1988, Martin 1992).

Při výzkumu chování lindušky luční (*Anthus pratensis*) v Jeseníkách jsem se v rámci studia rodičovských investic zabýval také sledováním intenzity krmení mláďat rodiči. Na příkladě tohoto druhu lze demonstrovat důležitost sledování a kontroly několika faktorů, které mají významný vliv na frekvenci přinášení potravy do hnízda: denní doby, pohlaví rodiče a stáří mláďat.

Metodika

Chování lindušky luční při krmení mláďat jsem studoval v letech 1998–2000 v oblasti alpských luk Vysoké Hole a Petrových kamenů v Jeseníkách (50°03'N, 17°13'E; 1350–1464 m n. m.). Linduška luční zde hnízdí v travních porostech s dominantními druhy *Deschampsia flexuosa*, *Festuca supina*, *Nardus stricta*, *Carex bigelowii* nebo v porostech borůvky *Vaccinium myrtillus*. Je zde nejpočetnějším ptačím druhem, hustota se pohybuje okolo 1 páru na hektar.

Tato studijní plocha je sledována již řadu let, hnízda jsou systematicky vyhledávána a pravidelně kontrolována (Pavel et al. 2000). Většina hnízd bývá nalezena při vyplašení samice inkubující vejce nebo zahřívající malá mláďata; část bývá dohledána podle krmících rodičů.

Pro odlišení samce od samice byl vždy minimálně jeden den před započtím prvního sledování jeden z rodičů odchycen a označen bílou barvou na peří na krku. K tomu bylo použito bílé modelářské barvy, která vydržela na peří ptáků přibližně 2–3 týdny.

Frekvence krmení mláďat rodiči byla sledována z krytu postaveného 20–30 metrů od hnízda. Kryt (upravený malý stan zelené barvy) byl postaven vždy alespoň hodinu a půl před začátkem pozorování, aby si na něj ptáci zvykli. U dvou hnízd byla kvůli nepřístupnému terénu k monitoringu použita zamaskovaná videokamera na nízkém stojanu, umístěná několik metrů od hnízda.

Bylo sledováno krmení mláďat dvou věkových tříd: 1–3 dny po vylíhnutí (malá mláďata, ektotermní, zahřívána samicí) a 10–11 dní po vylíhnutí (velká mláďata, již s vyvinutou endotermií, připravená k opuštění hnízda). První pozorování se uskutečnila v 2. a 3. dekádě června, většina jich ale probíhala v červenci.

Pozorování byla prováděna v sedmi hodinových intervalech rozložených během dne – vždy od 5, 7, 9, 12, 15, 17 a 19 hodin středoevropského času. Údaje byly získány z devíti hnízd. Počet mláďat ve sledovaných hnízdech se pohyboval v rozmezí 3–5 (2 hnízda se 3 mláďaty, 2 hnízda se 4 mláďaty a 5 hnízd s 5 mláďaty), což odpovídá běžnému počtu mláďat u lindušky luční na sledované lokalitě (Pavel et al. 2000).

Celkově jsem získal údaje z 60 hodinových intervalů u malých mláďat a z 62 hodinových intervalů u velkých mláďat (3 resp. 1 interval nebyly odpozorovány z technických důvodů). Vzhledem k zaměření studie (vliv pohlaví rodiče, denní doby a stáří mláďat na frekvenci krmení) byly údaje z hnízd s různým počtem mláďat sloučeny; studium vlivu velikosti snůšky na intenzitu krmení mláďat vyžaduje odlišnou metodiku a větší množství dat, proto velikost snůšky nebyla zatím zahrnuta do analýzy.

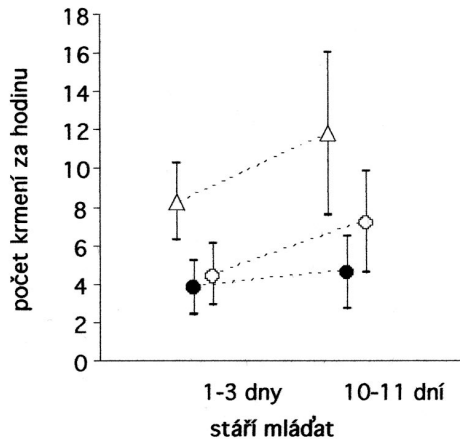
Pro statistické zpracování rozdílů mezi samcem a samicí v rámci jedné věkové kategorie či mezi věkovými kategoriemi v rámci jednoho pohlaví tedy byly k dispozici vždy 9 dvojic údajů o průměrných

denních frekvencích krmení z devíti hnízd. Data byla analyzována pomocí programu StatXact 3 for Windows (Cytel Software Corporation 1997).

Výsledky

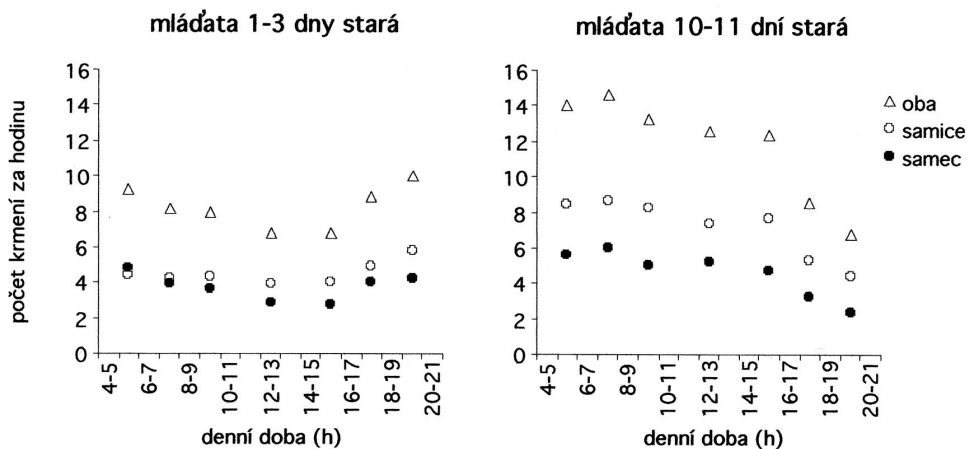
Během pozorování byly zjištěny výrazné rozdíly ve frekvenci krmení mláďat jak při srovnání obou rodičů, tak při srovnání mladších a starších mláďat.

U samice došlo ke zvýšení frekvence krmení u starších mláďat oproti mladším (průměr 4,48 krmení/h u mladších vs. 7,23 u starších; Wilcoxonův test: $N = 9$, $Z = 2,073$, exact $P = 0,039$). U samce byl také pozorován určitý trend ke zvýšení frekvence krmení (průměr 3,58 vs. 4,61 krmení/h), rozdíl ale nebyl statisticky významný (Wilcoxonův test: $N = 9$, $Z = 1,185$, exact $P = 0,262$). Samice krmila v průměru celkově častěji než samec;



Obr. 1. Porovnání počtu krmení za hodinu u různě starých mláďat (průměr ± SE; Δ oba rodiče dohromady, ● samec, ○ samice; všechny údaje pochází z devíti hnízd).

Fig. 1. Comparison of feeding frequency in respect to brood-age (mean ± SE; Δ both parents summed, ● male, ○ female); x-axis: age of nestlings (1–3 days vs 10–11 days), y-axis: number of feeding acts/hour (data from nine nests).



Obr. 2. Porovnání frekvence krmení mláďat rodiči v průběhu dne u různě starých mláďat (průměr z devíti hnízd).

Fig. 2. Comparison of feeding frequency in the young vs old nestlings in respect to the time of the day (Δ both parents summed, \bullet male, \circ female; means from nine nests) x-axis: time, y-axis: number of feeding acts/hour.

u malých mláďat nebyl rozdíl statisticky významný, u velkých ano (Wilcoxonův test: malá mláďata $N = 9$, $Z = 1,717812$, exact $P = 0,098$, velká mláďata $N = 9$, $Z = 2,665570$, exact $P = 0,004$) – vzhledem k uvedenému výraznějšímu nárůstu krmení u samice byl rozdíl mnohem větší u starších mláďat (obr. 1).

Porovnáme-li průběh frekvence krmení mláďat během dne, dostaneme naprosto odlišný obraz strategie krmení u malých a u starších mláďat. Nejvyšší frekvence krmení u malých mláďat byla pozorována brzy ráno a pozdě večer (obr. 2). Kolem poledne a odpoledne, kdy bývá nejtepleji (relativně nejpříznivější počasí i doba pro odpočinek), krmili oba rodiče nejméně. Ranní vrchol aktivity rodičů (mezi 5. a 6. hodinou SEČ) do značné míry ovlivnil samec, který měl v této době denní maximum a pouze v tomto časovém intervalu přesáhla jeho průměrná frekvence krmení frekvenci samice (obr. 2); rozdíl však

nebyl statisticky významný (Wilcoxonův test: $N = 9$, $Z = 0,415$, exact $P = 0,723$). Poté ale samcovo úsilí výrazně klesalo až do pozdního odpoledne a zvýšilo se až večer. U samice byla křivka frekvence krmení vyrovnanější; pouze večer stoupala k nápadnému dennímu maximum a podílela se tak značně na výrazném pozdně večerním vrcholu denní aktivity.

Naproti tomu při krmení starších mláďat oba rodiče krmili nejintenzivněji ráno (vrchol 7–8 h SEČ), později intenzita krmení mírně poklesla a večer se prudce propadala až k velice výraznému dennímu minimum. Průběh křivek aktivity samce a samice se do značné míry shodoval (až na podstatně vyšší frekvenci krmení samice).

Diskuse

Z uvedených výsledků je patrné, že u lindušky luční dochází jak v průběhu dne, tak v průběhu celého období výchovy mláďat v hníždě k výrazným změnám

v krmičím úsilí rodičů. Významné je i zjištění, že na vztah mezi frekvencí krmení a stářím mláďat resp. denní dobou má významný vliv i pohlaví rodiče.

Samice zvýšila frekvenci krmení u starších mláďat oproti mladším, což odpovídá teorii rodičovských investic (Clutton-Brock 1991). Ta předpokládá, že se zvyšující se reprodukční hodnotou potomků (u starších mláďat je větší pravděpodobnost jejich přežití a rozmnožení) by měla vzrůstat ochota rodičů více do potomstva investovat. Paralelně s vyššími energetickými nároky mláďat by se tedy měla zvyšovat také ochota rodičů intenzivněji je krmit, popř. bránit proti predátorům (Biermann & Robertson 1981, Montgomerie & Weatherhead 1988). U samce však nebylo prokázáno statisticky významné zvýšení průměrné frekvence krmení mláďat, což zřejmě vypovídá o tom, že se ochota samce investovat do krmení mláďat v hnízdě v průběhu této fáze příliš nemění. Pokud je zde určitý trend ke zvýšení frekvence krmení u starších mláďat (jak naznačují průměrné frekvence krmení v jednotlivých kategoriích), je zřejmě nevýrazný a zvýšení je zřejmě poměrně malé. Tato neochota příliš zvyšovat své úsilí při krmení mláďat v jednom hnízdě může vyplývat z možnosti samců zvýšit si reprodukční úspěch také jiným způsobem, například mimopárovými kopulacemi (viz níže).

Nejvyšší frekvence krmení u malých mláďat byly pozorovány brzy ráno a pozdě večer před setměním (obr. 2). Vrchol intenzity krmení ráno zřejmě souvisí s nutností „dokrmení“ malých mláďat po noci, kdy nemohou rodiče hledat potravu a kdy je navíc poměrně chladno; obdobně večer jsou mláďata zřejmě „předzásobena“ na noc (tento večerní vrchol bývá ještě výraznější).

Stejně jako vrcholy intenzity krmení na začátku a konci světelného dne, tak i rozdíl v průběhu aktivity samce

a samice během dne v tomto období lze pravděpodobně do značné míry vysvětlit specifickými nároky mláďat v době po vylíhnutí. Několik prvních dní je totiž musí samice v hnízdě zahřívát, neboť nejsou ještě schopna udržet si stálou tělesnou teplotu (Cramp 1993, Gill 1995). Navíc podle dílčích výsledků se zdá, že zejména při nepříznivém počasí (chladno, déšť) tráví samice v hnízdě většinu času a samec v této době kompenzuje nedostatek potravy pro mláďata mírným zvýšením frekvence krmení (nepublikovaná data). Z toho může vyplývat větší vyrovnanost křivky krmení u samice (až na prudké zvýšení večer) a větší rozkolísanost u samce.

Starší mláďata jsou v průběhu dne krmena samcem a samicí podobným způsobem, ale samice krmí podstatně častěji (obr. 2). Stejný časový průběh frekvence krmení u obou rodičů je zřejmě vysvětlitelný optimalizací aktivity rodičů vzhledem k podmínkám během dne. Starší mláďata jsou již značně vyspělá, nemusí být zahřívána a samice je může krmit s ohledem na dostupnost potravy a své vlastní potřeby, stejně jako samec.

Větší frekvence krmení u samice může mít více vysvětlení. Je např. možné, že samice sice krmí častěji, ale přináší méně potravy při jednotlivých návštěvách hnízda. Této možnosti by mohly nasvědčovat výsledky některých studií na jiných druhích pěvců, např. Sejberg et al. (2000) zjistili u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*), že samec krmí méně často, ale přináší větší dávky potravy, takže oba rodiče přinášejí na hnízdo stejné množství potravy. Jiným vysvětlením by mohl být rozdíl v možnostech samce a samice zvýšit si reprodukční úspěch (Krebs & Davies 1997). Pro samce je výhodnější současně s výchovou mláďat od jedné samice usilovat také o zajištění dalšího potomstva s jinými samicemi (mimopárové

kopulace), o čemž svědčí určité procento nevlastních potomků vyskytujících se v hnízdech většiny druhů pěvců (Gill 1995). Naopak samice studovaného druhu si mimopárovými kopulacemi v době výchovy mláďat fitness zvýšit nemůže. Musela by investovat mnoho energie a času do založení dalšího hnízda, vytvoření a snesení vajec a jejich inkubace (tyto činnosti zajišťuje u lindušky luční většinou jen samice). Proto samice investuje primárně do výchovy existujících mláďat, zatímco samec se snaží i jinde. Navíc v důsledku výskytu mimopárových kopulací je jistota otcovství u samců nižší, než je jistota mateřství u samic, což může zase ovlivňovat ochotu rodičů investovat do výchovy potomků.

Uvedená fakta dokládají složitost a provázanost problémů výzkumu rodičovské péče u ptáků. I tak zdánlivě jednoduchá charakteristika jako je frekvence krmení mláďat vyžaduje velkou pozornost a důslednost při získávání a zpracování dat. Pokud bychom např. srovnávali údaje o frekvenci krmení mezi dvěma druhy a údaje od jednoho druhu by byly získány od mladších mláďat než u druhého druhu, zjistili bychom samozřejmě významný rozdíl. Ten by však nevypovídal nic o rozdílech mezi druhy, protože stáří mláďat významně ovlivňuje frekvenci krmení i uvnitř druhu (podobně to platí i pro jakýkoliv jiný faktor, který ovlivňuje frekvenci krmení). Pokud tedy nemáme podrobné informace o dalších charakteristikách podmínek v době sledování a o strategiích krmení mláďat u konkrétního druhu ptáka, není možné provádět smysluplná mezidruhová srovnání. Stejně tak musíme mít pod kontrolou faktory ovlivňující frekvenci krmení i při vnitrodruhovém srovnání (např. pokud budeme srovnávat krmení mladých a starých mláďat, není možné použít data, která byla u mladých mláďat

získána pouze ráno a u starších mláďat pouze v poledne). Bezpodmínečným minimem by mělo být rozlišování pohlaví sledovaného rodiče, stáří mláďat, jejich počtu a denní doby; v rámci možností je vhodné kontrolovat i další faktory zmínované již v úvodu – počasí (teplotu, tlak, vlhkost, rychlost větru), stadium hnízdní sezóny, zeměpisnou polohu, míru predace apod.

Pokud bychom se chtěli vyhnout sledování mnoha různých faktorů, máme v podstatě tři možnosti: (1) sledovat chování ptáků v určité stanovené době, kdy nás to zajímá, a uvést konstelaci nejdůležitějších faktorů v této době bez nároků na vysvětlení interakcí; (2) snažit se uspořádáním experimentů minimalizovat vliv co nejvíce faktorů v době pozorování a soustředit se na několik málo pro nás důležitých charakteristik; (3) vliv různých faktorů znáhodnit, např. sledovat frekvenci krmení za různého počasí a v různou denní dobu u všech srovnávaných druhů; v důsledku toho ovšem přijdeme o řadu zajímavých údajů a toto řešení lze tedy považovat pouze za nouzové.

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych chtěl poděkovat Správě CHKO Jeseníky za poskytnutí zázemí při terénním výzkumu a doc. Stanislavu Burešovi za laskavé zapůjčení technického vybavení. Za velmi cenné připomínky k rukopisu článku pak vděčím dr. Tomáši Grimovi a dr. Václavu Pavlovi.

SUMMARY

Frequency of feeding of nestlings by parents is very often used as a parameter for quantification of parental investment. Parental feeding frequency is significantly influenced by many factors (e.g. brood age, brood size, weather conditions, etc.). However, many authors do

not provide sufficient information to enable sensible interspecific and intraspecific comparisons of parental feeding effort. The paper shows the importance of careful monitoring of confounding variables that can potentially influence feeding frequencies.

Feeding frequency was studied in the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*). Several factors that could have an effect on parental behaviour, namely the sex of the parent, nestling age and time of the day were investigated. Behaviour of the birds was monitored from a hiding place or video recorded. Frequencies of feeding of young (1–3 days) and old (10–11 days) nestlings were recorded throughout the day (5:00–20:00 CET).

Feeding behaviour of the parents was very variable. This variability was explained in terms of daytime, nestling age and sex of the parent. Both sexes fed older nestlings more frequently than the young ones. This is in accordance with parental investment theory. The daytime pattern of feeding frequencies showed two distinct peaks in young broods (in the early morning and in the evening). The observed pattern of parental feeding activity probably reflects the need of young ectothermic nestlings to recover from a cold night period when they are not fed and the need to obtain sufficient food reserves before the night.

Similarly, also the differences between male and female activity during the day can be partially explained by the needs of young nestlings. Female has to warm the young nestlings several days after the hatching because they are unable to keep their body temperature stable. Moreover, it appears that the male increases his effort to compensate for lower female feeding frequency, especially under bad weather conditions and early in the morning.

Parents fed older nestlings according to the same temporal pattern throughout the day, however, the female fed the nestlings more often than the male. This can be explained by the optimisation of activity of parents relative to conditions during the day (older nestlings are mature enough).

Higher female feeding frequency can result from various factors. It is possible that the female brings the food more often but in smaller amounts. Other explanation is that the male has greater chance to increase his fitness by extra-pair copulations and so he trades EPCs for feeding nestlings. The female of the studied species cannot usually increase her fitness in this way and so she invests in her current offspring.

The presented results show the complexity of the issue of parental care study. Every simple point, such as feeding frequency, requires great conscientiousness in data acquiring and analysing. It is impossible to make inter- or intraspecific comparisons without the consistent monitoring of confounding variables. Taking into account the sex of the parent, nestling age and number and time of the day pose the minimum, further important characteristics are weather conditions, stage of the breeding season, latitude, predation rate, etc.

Three possibilities are available to avoid monitoring of many different factors: (1) to observe the behaviour of the birds during some particular period only and then describe the most important characteristics without the explanatory function; (2) to eliminate the influence of some factors by means of experimental design; (3) to randomise the influence of various factors, e.g. to monitor the feeding frequency throughout the different weather conditions and daytime. However, this is but a solution of the last resort as many interesting information is lost.

LITERATURA

- Alatalo R. V., Gottlander K. & Lundberg A. 1988: Conflict or cooperation between parents in feeding nestlings in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica* 19: 31–34.
- Biermann G. C. & Robertson R. J. 1981: An increase in parental investment during the breeding season. *Anim. Behav.* 29: 487–489.
- Bogucki Z. 1972: Studies on the activity of Starlings *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758, in the breeding season. *Acta Zoologica Cracoviensia* 17: 97–122.
- Clutton-Brock T. H. 1991: The evolution of parental care. *Princeton University Press, Princeton*.
- Constant P. & Eybert M. C. 1980: Données sur la biologie de la reproduction du Pipit farlouse, *Anthus pratensis* L., dans les landes bretonnes. *Nos Oiseaux* 35: 349–360.
- Cramp S. (ed.) 1993: Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. V. *Oxford University Press, Oxford*.
- Cytel Software Corporation. 1997: StatXact 3 for Windows. *Cytel Software Corporation, Cambridge, MA*.
- Gill F. B. 1995: Ornithology, 2nd ed. *W. H. Freeman and Company, New York*.
- Hötker H. 1990: Der Wiesenpieper: *Anthus pratensis*. *Ziensen, Wittenberg Lutherstadt*.
- Krebs J. R. & Davies N. B. (eds) 1997: Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach, 4th edition. *Blackwell Science Ltd, Oxford*.
- Martin T. E. 1992: Interaction of nest predation and food limitation in reproductive strategies. In: *Power D. M. (ed.) Current Ornithology. Plenum Press, New York: 163–197*.
- Montgomerie R. D. & Weatherhead P. J. 1988: Risks and rewards of nest defense by parent birds. *Q. Rev. Biol.* 63 (2): 167–187.
- Moreno J., Cowie R. J., Sanz J. J. & Williams R. S. R. 1995: Differential response by males and females to brood manipulations in the Pied Flycatcher: energy expenditure and nestling diet. *Journal of Animal Ecology* 64: 721–732.
- Pavel V., Bureš S., Weidinger K. & Kovařík P. 2000: Distraction displays in Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) females in Central and Northern Europe. *Ethology* 106: 1007–1019.
- Roskaft E. 1983: Sex-role partitioning and parental care by the Rook *Corvus frugilegus*. *Ornis Scandinavica* 14: 180–187.
- Royama T. 1966: Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tit *Parus major*. *Ibis* 108: 313–347.
- Rytkönen S., Koivula K. & Orell M. 1996: Patterns of per-brood and per-offspring provisioning efforts in the Willow Tit *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology* 27: 21–30.
- Sandel M. I., Smith H. G. & Bruun M. 1996: Paternal care in the European Starling, *Sturnus vulgaris*: nestling provisioning. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 301–309.
- Seel D. C. & Walton K. C. 1979: Numbers of Meadow Pipits *Anthus pratensis* on mountain farm grassland in North Wales in the breeding season. *Ibis* 121: 147–164.
- Sejberg D., Bensch S. & Hasselquist D. 2000: Nestling provisioning in polygynous Great Reed Warblers (*Acrocephalus arundinaceus*): do males bring larger prey to compensate for fewer nest visits? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47: 213–219.
- Whittingham L. A. & Robertson R. J. 1993: Nestling hunger and parental care in Red-winged Blackbirds. *Auk* 110: 240–246.

Došlo 10. května 2001, přijato 26. srpna 2001.
Received May 10, 2001; accepted August 26, 2001.