

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Inkubační chování ptáků**

Bakalářská práce

Silvie Vávrová

Studijní program: B1501 Biologie

Studijní obor: Biologie a geografie se zaměřením pro vzdělávání

Forma studia: prezenční

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

Olomouc 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Miloše Krista, Ph.D. a že jsem použila pouze pramenů uvedených v seznamu literatury.

V Olomouci dne

.....

Silvie Vávrová

## Poděkování

Chtěla bych poděkovat hlavně dvěma lidem. V první řadě svému školiteli, Miloši Kristovi, Ph.D. za jeho neocenitelnou pomoc, rady a celkové vedení práce. Děkuji také své dobré přítelkyni Míši Tajovské, která mi byla oporou a skvělou rádkyní během celého studia.

## **Bibliografická identifikace**

Jméno a příjmení autora: Silvie Vávrová

Název práce: Inkubační chování ptáků

Typ práce: bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2019

Počet stran: 38

Počet příloh: 2

Jazyk: český

## **Abstrakt:**

Tato bakalářská práce je zpracována jako literární rešerše na téma inkubační chování. To je u ptáků velice pestré, inkubovat mohou oba rodiče nebo jen jeden z nich buď s pomocí druhého nebo bez ní. Například u pěvců samci dokrmují samice kdežto inkubující samci si potravu zajišťují sami nebo drží půst). S inkubací mohou také pomáhat příbuzní jedinci. Inkubaci předchází kladení vajec, rodič většinou začíná inkubovat po dokončení snůšky, ale kvůli různým abiotickým i biotickým faktorům může začít inkubovat dříve, aby uspíšil líhnutí mláďat. Během inkubace tráví inkubující rodič většinu času na hnízdě, kdy vejcím předává svoje teplo. Čas strávený na hnízdě (tzv. nest attentiveness), závisí na inkubační strategii, predaci, okolní teplotě a mnoha dalších faktorech. Také ho ovlivňuje stavba hnízda, která je velmi různorodá. Ptáci musí o vejce i hnízdo pečovat, čistit ho, otáčet vejce, aby se správně prohřála, a hlavně bránit hnízdo proti predátorům. Predace je silný faktor ovlivňující chování během inkubace. Dalším silným faktorem je nutnost sladit dobu líhnutí s obdobím dostatku potravy, což mohou ptáci ovlivnit několika způsoby. Líhnutí mohou oddálit například tvorbou časových mezer mezi kladením vajec nebo urychlit započítím inkubace před dokončením snůšky. Celkově chování během inkubace značně ovlivňuje budoucí vývoj mláďat, a tedy i fitness rodičů.

## **Bibliographical identification**

Author's first name and surname: Silvie Vávrová

Title: Incubation behaviour in birds

Type of thesis: Bachelor thesis

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: Mgr. Miloš Krist, Ph.D.

The year of presentation: 2019

Number of pages: 38

Number of appendices: 2

Language: Czech

## **Abstract:**

This bachelor thesis summarises information about incubation behaviour. There is a large variety of incubation strategies. In some species, both parents incubate, in other only one parent incubates. Incubating female can be supported by male feeding. On the contrary, incubating males usually fast or gather food on their own. There are also cases of helpers, these are often offsprings from previous clutches. Incubation usually starts after the completion of a clutch, but many abiotic and biotic factors can cause earlier incubation. During the incubation the incubating parents spend most of the time on the nest,, transferring their body heat. Time spent on the nest during incubation is called nest attentiveness. Nest attentiveness may vary depending on incubation strategy, predation risk, ambient temperature and many other factors. One of such factors is nest type and its insulation. Birds have to take care of their nest, they clean and sanitize it, turn eggs to ensure the proper distribution of the heat and defend their nest against predators. Predation risk strongly affects incubation behaviour of birds. Other important factor is the need to synchronize hatching with surplus of food. Birds use several mechanisms to cope with this. They may interrupt laying with to delay hatching or start incubation before the clutch is completed to advance it. In sum, parental behaviour during incubation is very important, because it has strong consequences for offspring and parental fitness.

## Obsah

1. Úvod.....	7
1.1 Biparentální inkubace.....	8
1.2 Uniparentální inkubace.....	8
2. Inkubační chování v závislosti na typu hnízda.....	9
2.1 Typy hnízd.....	9
2.2 Materiál používaný ke stavbě.....	10
2.3 Vlastnosti hnízda v závislosti na jeho typu a stavebním materiálu .....	10
3. Průběh inkubace .....	12
3.1 Role prolaktinu .....	12
3.2 Synchronicita líhnutí mláďat a její ovlivnění inkubací .....	12
3.3 Délka inkubace .....	13
4. Chování samice během inkubace .....	14
5. Chování samců během inkubace .....	14
5.1 Samčí krmení.....	15
6. Nest attentiveness .....	16
6.1 Faktory ovlivňující nest attentiveness .....	16
7. Rozdělení nest attentiveness u biparentální inkubace .....	18
8. Kooperativní hnízdění .....	19
9. Jak inkubační chování ovlivňuje délku inkubace a úspěšnost líhnutí .....	20
9.1 Načasování líhnutí a množství potravy .....	21
9.2 Obrana proti predaci.....	21
10. Otáčení vajec .....	23
11. Rozpoznávání vajec.....	24
11.1 Klíče k rozpoznání vajec .....	24
12. Závěr.....	26
13. Pedagogická část .....	27
14. Seznam použité literatury .....	28
15. Přílohy .....	37

# 1. Úvod

Inkubace je proces zahřívání vajec. U ptáků se jedná o kontaktní inkubaci, kdy rodič předává teplo přímým dotykem (Deeming 2002). Výjimkou jsou ptáci čeledi tabonovití (*Megapodiidae*), kteří si vytváří inkubátor. Jde o vyhloubenou jámu, kam naklade samice vejce, samec ji zahrabe listím a jiným rostlinným materiálem a poté zeminou. Tlením vzniká teplo a samec v průběhu inkubace kontroluje, zda se vejce nepřehřívají a reguluje jejich teplotu rozhrabáváním zeminy. Taboni jsou také superprekociální, rodiče u líhnutí neasistují a ani potom nijak mláďatům nepomáhají (Jones *et al.* 1995; Veselovský 2001). Většina ptáků ale předává vejším své tělesné teplo pomocí hnízdni nažiny. Hnízdni nažina je velmi dobře prokrvený, zmohtnělý kus kůže na hrudi nebo bříše, kde není peří. Povrch nažiny je zdrsnělý, aby nedocházelo k otlakům při dlouhodobém kontaktu s vejci (Gill 2007). Hnízdni nažina se rodičům vytváří před inkubací a po vyvedení mláďat mizí. Pokud inkubují oba rodiče, vyskytuje se u obou, pokud inkubuje pouze samice, nažina se tvoří jen u ní, a to stejné platí u druhů, kde inkubuje jen samec. Za její tvorbu odpovídají hormony estrogen a prolaktin (Gill 2007). Druhy, u kterých se hnízdni nažina nevyskytuje, jsou například tučňáci, kachny a terejové. Tyto druhy předávají teplo pomocí nohou, které jsou dobře prokrvené (Gill 2007) nebo si z břicha vytrhávají prachové peří (Veselovský 2001).

Inkubovat může jeden rodič, to je tzv. uniparentální inkubace nebo mohou inkubovat oba rodiče a střídat se v zahřívání, což je tzv. biparentální inkubace, která je mezi ptáky rozšířenější (Skutch 1957, Williams 1996; Veselovský 2001; Gill 2007). Typy inkubačního chování a rozdělení rolí během ní, tak jak je vyčlenil Skutch (1957) jsou shrnuty v tabulce č. 1 v příloze. Vzorce chování před inkubací a během ní jsou velmi různorodé v závislosti na druhu, životní strategii, geografické poloze nebo klimatických podmínkách. Ptáci si musí postavit dostatečně bezpečné hnízdo, které bude také mít pro vejce vhodné izolační podmínky. Samice musí správně načasovat kladení, aby se mláďata líhla do vhodných podmínek a samotný proces inkubace, tedy to, kdo inkubuje a jak svojí inkubací ovlivní vývoj mláďat, je předmětem bezpočtu studií. V této práci uvádím základní informace o rozdělení rodičovských rolí při inkubaci. Také se zabírám průběhem inkubace a vlivem chování při inkubaci na úspěšnost líhnutí.

## 1.1 Biparentální inkubace

Biparentální inkubace je pravděpodobně evolučně starší a ke ztrátě inkubačního chování u jednoho z pohlaví došlo v důsledku následných adaptací (Deeming 2002). White & Kinney (1974) také jako důvod uvádějí fakt, že druhy s biparentální inkubací mají často jednoduchá hnízda nebo dokonce hnízdí v jakémkoliv vypouklém útvaru. Při střídání rodičů na hnízdě někdy dochází k různým rituálům a ceremoniím, zejména u ptáků hnízdících v koloniích. Potápky šedé (*Podilymbus podiceps*) se letmo dotknou zobáku svého partnera jako signál pro výměnu na hnízdě (Gill 2007). Některé volavky (*Ardeidae*) nosí svému partnerovi klacík a rybáči (*Sternidae*) čerstvě ulovenou rybu jako dar při výměně (Gill 2007). Kormoráni galapážští (*Phalacrocorax harrisi*) svému partnerovi nosí trs chaluh, někdy ale musí svého inkubujícího partnera vytlačit z hnízda násilím (Veselovský 2001). Většinou se však střídání partnerů na hnízdě obejde bez rituálu, aby se snížilo riziko nalezení hnízda predátorem.

## 1.2 Uniparentální inkubace

Uniparentální inkubace se dělí na gynoparentální, kdy inkubuje samice nebo androparentální, kdy inkubuje samec (Deeming 2002). Samčí inkubace je z těchto typů nejvzácnější, vyskytuje se převážně u běžců (Paleognathae; Gaisler & Zima 2007). Přesto se mohou objevit ojedinělé příklady samčí inkubace i u druhů, u kterých normálně probíhá samičí inkubace, například Kindel *et al.* (2017) pozorovali samčí inkubaci u astrilda rubínového (*Neochima phateon*), kdy dva samci se společně starali o několik hnízd a jeden z nich vykazoval samičí chování, včetně inkubace. Inkubuje-li jen jeden rodič, musí čelit trade-off mezi udržováním správné teploty vajec a péčí o sebe sama (Gill 2007; Boulton *et al.* 2010). Inkubující rodič má na výběr z několika strategií, jak se s tímto problémem vyrovnat. Může opustit hnízdo jednou denně na delší čas, během kterého si shání potravu. Tato strategie se objevuje například u křepelek (Skutch 1957). Některé druhy, například sýkory a lejsci, odlétají z hnízda za potravou mnohokrát za den (Deeming 2002; vlastní pozorování). Jiní ptáci sedí na vejcích kontinuálně a inkubující rodič drží půst nebo, inkubuje-li samice, je tato dokrmována samcem, například u zoborožcovitých (*Bucerotidae*; Williams 1996; Veselovský 2001; Deeming 2002). Pokud kontinuálně inkubuje samec, není dokrmován samicí. Tento typ inkubace byl popsán například u emu hnědé (*Dromaius novaehollandiae*), ale vyskytuje se u většiny Paleognathae (Butemer & Dawson 1989; Gaisler & Zima 2007).



## 2. Inkubační chování v závislosti na typu hnízda

Před samotnou inkubací a kladením vajec si ptáci musí postavit hnízdo. Ačkoliv tento proces není součástí samotné inkubace, její následný průběh a chování ptáků během ní jsou typem a kvalitou hnízda ovlivněny. Uzavřené hnízdo má jiné teplotní podmínky než otevřené, a tudíž ptáci budou jinak reagovat na změny okolní teploty během inkubace na těchto hnízdech. Každé ptačí hnízdo musí splnit vhodné teplotní podmínky pro vývoj vajec. Optimální teplota pro vývoj embrya se udává mezi 36 °C a 40,5 °C (Lundy 1969 citován Conwayem a Martinem 2000b), někdy dokonce pouze mezi 37 °C a 38 °C (Gill 2007). Při teplotě pod 36 °C vývoj probíhá, ale pomaleji a ustává při teplotách pod 26 °C. Vysoké teploty nad 40,5 °C jsou pro embryo nebezpečnější, dochází při nich k jeho přehřívání až úmrtí (Gill 2007). Embrya v pozdním stadiu inkubace u ptáků jako jsou racek stříbřitý (*Larus argentatus*) a pelikán severoamerický (*Pelecanus erythrorhynchos*) dokáží rozpoznat změnu své teploty a ťukáním do skořápky upozorní rodiče, aby je zahřáli nebo naopak ochladili (Gill 2007).

Existují tři základní typy inkubace podle toho, co je zdrojem tepla pro vývoj embryí. První z nich je již zmíněný inkubátor tabonovitých, kdy zdrojem tepla je rozklad rostlinného materiálu, sluneční záření nebo geotermální energie (Collias & Collias 1984). Druhým typem je inkubace, kdy zdrojem tepla je rodič a okolní prostředí. Kulík nilský (*Pluvianus aegyptius*) zahrabává na část inkubace vejce do teplého písku a část inkubace je zahřívá sám (Collias & Collias 1984). Většina ptáků ale zahřívá vejce svým vlastním tělem a k tomuto účelu vzniklo několik typů hnízd jako adaptace na jejich životní strategii a prostředí, v němž žijí.

### 2.1 Typy hnízd

Někteří ptáci vůbec nevytváří hnízdo, třeba nody bělostný (*Gygis alba*), který nechává vejce jednoduše v konvexní depresi na větvi (Veselovský 2001). Základními typy hnízd, které se často vyskytují, jsou hnízda dutinová, otevřená a kopulovitá (Collias a Collias 1984; Veselovský 2001). Dutinová hnízda chrání do určité míry mláďata před predátory (Veselovský 2001). Dutinové hnízdo si pták vyhloubí sám (například vlha pestrá – *Merops apiaster* nebo strakapoud jižní – *Dendrocopos syriacus*) nebo využije již existující dutinu, například zoborožcovití, u kterých je samice během inkubace i krmení mláďat zazděna v dutině a samec ji krmí malým otvorem, dokud nejsou mláďata schopna letu. Dalšími sekundárními hnízdiči jsou třeba sýkory koňadra a modřinka (*Cyanistes caeruleus*), které často hnízdí i v člověkem vytvořených budkách. Otevřená hnízda mohou nabývat různých tvarů. Některá jsou jednoduché stavby na zemi (albatros stěhovavý, *Diomedea exulans*), jiné mají složitější miskovitou

strukturu (vlastovka obecná – *Hirundo rustica*). Tučňáci uzdičkoví (*Pygoscelis antarctica*) hnízdí v koloniích a staví svoje hnízda z oblázků, jelikož v jejich arktickém prostředí není dostupný jiný materiál. Ale i oblázky a kamení jsou ve větších koloniích špatně dostupné, proto se tučňáci často uchylují ke krádežím z hnízd svých sousedů (Carrascal *et al.* 1995). Existuje mnoho tvarů a míst k hnízdění na otevřených hnízdech, jejich výčet je uveden v tabulce č. 2 v příloze.

## 2.2 Materiál používaný ke stavbě

Ptáci staví hnízda z různých materiálů, například z hlíny (vlastovka pestrá – *Petrochelidon pyrrhonota*), z vlny a rostlin do zcela uzavřené stavby (moudivláček lužní – *Remiz pendulinus*) nebo utkané z živých rostlin (snovačovité – *Ploceidae*). Také materiál živočišného původu je vhodný pro stavbu. Pěnkavy (*Fringillidae*) používají například pavučiny, peří nebo srst jako výstelku svých hnízd, někdy i antropogenní materiál, to ale není příliš časté (Biddle *et al.* 2018). U některých druhů je materiál hnízda ovlivněn geografickou polohou a biotopem. Například lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) na Britských ostrovech používá více mechu, listů a ovčí vlny pro stavbu svého hnízda než lejsek černohlavý ve Španělsku, který využije spíše stébla trávy a borku (Briggs a Deeming 2016). Tento fakt je dán tím, že v každém prostředí je trochu odlišný stavební materiál.

## 2.3 Vlastnosti hnízda v závislosti na jeho typu a stavebním materiálu

Každé z hnízd má jiné vlastnosti, od kterých se částečně odvíjí inkubační chování. Například izolace hnízda je důležitá, protože čím je lepší, tím delší může dělat samice přestávky, aniž by vejce vychladla pod určitou mez (Deeming 2016). Vlastovka stromová používá k vystlání hnízdní kotlinky peří, které slouží jako izolační materiál zpomalující ochlazování vajec. Jako adaptace proti chladu také pomáhá stavění silnějších obvodových stěn hnízda a hlubší dno (Windsor *et al.* 2013).

Na stavbě hnízda závisí i správný vývoj vajec. V dutinových hnízdech je stabilnější teplota (Martin & Ghalambor 1999), stejně tak ve větších miskovitých hnízdech se silnějšími stěnami oproti jiným otevřeným hnízdům (Akresh *et al.* 2017). Silné obvodové stěny také zabrání výkyvům teploty během dne (Collias & Collias, 1984). Teplotu ovlivňuje i orientace hnízdní dutiny. Ardia *et al.* (2006) zjistili, že vlastovky stromové si na začátku hnízdní sezóny vybírají budky otočené na východ nebo jih, protože dopoledne na ně více svítí slunce a bývá v nich proto vyšší teplota. V průběhu sezóny se tento jev ale vytrácí a vlastovky si jednoduše vybírají prázdné budky. Ptáci ale musí svoje hnízda přizpůsobit i možným vyšším teplotám.

Vlha pestrá zahlubuje svoje hnízda do písčitých říčních břehů. Půda v okolí má sice velkou teplotu, ale jelikož je prodyšná a hnízdo je posunuté až 2 metry uvnitř břehu, v hnízdě je optimální teplota, K tomu přispívá i fakt, že vlhy nemají žádnou hnízdní výstelku (Collias & Collias 1984). Samozřejmě méně výstelky či slabší stěny hnízda pomáhají ke snižování teploty. Například hrdličky bělavokřídle (*Zenaida asiatica*) hnízdící v aridních teplých oblastech mají na pohled chatrné hnízdo proto, aby se během inkubace vejce ochlazovala případným prouděním vzduchu.. Poté, co se vylíhnou mláďata, se spodek jejich hnízda postupně vyztuží jejich usychajícím trusem (Collias & Collias 1984). Ptáci si také někdy staví méně vystlaná hnízda, pokud je zrovna v daném rozmnožovací období větší teplo apřizpůsobují se tak prostředí (Deeming *et al.* 2012; Deeming 2016).

Vlhkost v hnízdě, která je také pro embrya důležitá, ptáci běžně neovlivňují inkubací, nýbrž právě jen stavbou hnízda. U otevřených miskovitých hnízd je vlhkost,oproti jiným otevřeným hnízdům, poměrně stabilní, protože se zadržuje mezi stěnami hnízda. Nejlépe se ale vlhkost udržuje v hnízdech uzavřených a dutinových (Deeming 2011; Deeming 2016). U hnízd, která jsou velmi otevřená, se vzdušná vlhkost na stěnách příliš nezadržuje, tak ptáci obalují vejce svým peřím, aby se aspoň na něm vlhkost zadržela (Deeming 2016). Najdou se ale i druhy, které sami regulují vlhkost v hnízdě. Například si namočí břišní pera (kulík mořský; Amat & Masero 2004b) či donesou vlhké rostliny do hnízda. Některé druhy z čeledi čápoovitých (*Ciconiidae*) nosí do hnízda vodu v zobáku. Tato činnost je myšlena převážně jako termoregulační, vypařováním vody se vejce ochladí, ale také zabrání přílišnému výparu z vajec (Collias & Collias 1984).

Ptáci se při stavbě hnízda také musí rozhodovat, nakolik do hnízda investovat, protože stavba hnízda může být dlouhý a náročný proces. Ti, kteří hnízdí jen jednou za sezónu, mají větší časové možnosti pro stavbu. Proto existuje u ptáků, kteří mají v sezóně jen jednu snůšku, trend stavět bytelnější hnízda (Lee & Lima 2016). Naopak ptáci, kteří mají více snůšek za sezónu, je výhodnější rychlá stavba hnízda. Pokud by věnovali příliš mnoho času a energie do stavby, nemuseli by stihnout tolik snůšek. Taková hnízda mají ale větší riziko predace, proto někteří ptáci volí kompromis a staví trochu chráněná hnízda, jejichž stavba ale nezabere mnoho času (Lee & Lima 2016).

### 3. Průběh inkubace

Ptáci se rozmnožují sexuálně a ve všech případech kladou vejce, živorodost se u nich nevyskytuje (Gill 2007). Samice si po kopulaci uchovává sperma v zásobníku poblíž vejcovodu, aby mohla klást a oplodňovat vejce průběžně (Birkhead 1995; Bakst 1998). Tvorba vejce trvá většinou 24 hodin, u některých větších druhů ale až týden (Gill 2007). Samice pak kladou vejce nejčastěji v ranních hodinách (Badyaev *et al.* 2002).

#### 3.1 Role prolaktinu

Důležitou roli v průběhu inkubace hraje hormon prolaktin, který má v době inkubace zvýšenou sekreci a jeho hladina je vyšší i u sameců, kteří pomáhají s inkubací nebo krmením mládřat (Smiley 2019). U prekociálních ptáků se jeho hladina zvyšuje většinou už při kladení vajec a snižuje se až s líhnutím (Ohkubo 2017). U altriciálních ptáků se zvyšuje až po dokončení snůšky. Prolaktin se může začít syntetizovat také během inkubace, při pokusech s inkubací umělých vajec se ptákům hladina prolaktinu zvýšila, přestože vejce předtím nekladli (Massaro *et al.* 2007). Přesná úloha prolaktinu je stále předmětem odborné debaty, ovšem existuje konsenzus, že je tento hormon nutný pro udržení inkubace, aby rodič neopustil hnízdo (Smiley 2019).

#### 3.2 Synchronicita líhnutí mládřat a její ovlivnění inkubací

Doba inkubace je definována jako období od naklazení posledního vejce po vylíhnutí prvního mláděte (Gill 2007). Ptáci mohou začít inkubovat opravdu až po naklazení posledního vejce, tak to často dělají pěvci (*Passeriformes*; Gill 2007; Tomáš 2014). Typické je to ale zejména u kachen (*Anatidae*). Díky začátku inkubace až po dokončení snůšky se všechna vejce inkubují stejnou dobu a mládřata se pak líhnou synchronně. Kachny totiž potřebují, aby se jejich mládřata vylíhla ve stejnou dobu, protože brzy po vylíhnutí prvního mláděte opouští hnízdo. Jiné druhy ale zasedají na vejce ještě před naklazením toho posledního. Měkkozobí (*Columbidae*) například sedí na vejcích už po naklazení toho prvního, ale v tomto případě se nejedná o pravou inkubaci, protože rodiče nezahřívají vejce na teplotu potřebnou k vývoji embryí (Gill 2007). Mezi ptáky, kteří inkubují už od naklazení prvního vejce, patří sovy (*Strigiformes*) a dravci (*Accipitriformes*), u kterých je právě nesynchronní líhnutí typické (Gill 2007). Tyto řády mají většinou méně potomků, které jsou ale náročné na výchovu, asynchronní líhnutí tak zaručuje ulehčení práce při krmení, jelikož rodič napřed věnuje svoji péči nejstaršímu a poté dalším mládřatům. Bohužel se někdy stává, že poslední vylíhlé mládě vzrůstem nedožene své sourozence a zemře (Hildebrandt & Schaub 2017; Braasch & Becker 2019).

Asynchronní líhnutí se ale někdy vyskytuje i u dalších druhů, třeba pěvců. Sýkora koňadra (*Parus major*) usedá v době nedostatku potravy již na první vejce. Takto se mládřata líhnou postupně a ona je stíhá krmit. Pak ale stejně jako u dravců existuje nebezpečí, že část mládřat zemře (Lord *et al.* 2011). Samice sýkor koňader se při rozhodování, zda bude třeba zajistit asynchronní líhnutí, většinou orientují podle teplot. Úroveň asynchronie líhnutí ovlivňuje také potravní strategie. Potravní generalisté mohou krmit více mládřat najednou, protože je pro ně jednodušší hledat potravu, a tedy se v méně příznivém období nemusí tolik spoléhat na asynchronní líhnutí. Na druhou stranu, potravní specialisté využívají asynchronního líhnutí, když je v například v chladném období méně potravy (Barrientos *et al.* 2016). Také ptáci, kteří mívají snůšku vícekrát do roka jsou náchylnější k asynchronii (Lee & Lima 2017). Možným důvodem je fakt, že když mají asynchronně vylíhlá mládřata, mají pořád dobrou šanci, že mládřata, která se vylíhla dřív, budou úspěšně vyvedena, i kdyby se v průběhu hnízdění zhoršily podmínky. Pokud má první asynchronní snůška velkou úmrtnost, rodiče se mohou u druhé snůšky rozhodnout pro synchronní líhnutí, které ale tím pádem bude trochu opožděné. Pravděpodobně se snaží neopakovat strategii, která nebyla úspěšná. Pokud je ale první asynchronní snůška úspěšná a mládřata byla povětšinou vyvedena, rodiče opět volí strategii asynchronie. (Lee & Lima 2016).

### **3. 3 Délka inkubace**

Délka inkubace se liší mezi druhy v důsledku rozdílných životních strategií. U prekociálních ptáků je inkubace obvykle delší, jelikož mládě musí být po vylíhnutí schopné pohybu (Veselovský 2001). I proto bývá nejkratší inkubační perioda u altriciálních pěvců malých velikostí, například u skřivana polního (*Alauda arvensis*), kdy činí 11–12 dní (Veselovský 2001). Naopak nejdelší nepřerušovaná inkubace je u tučňáka císařského (*Aptenodytes forsteri*), který takto inkubuje 64–67 dní (Groscolas 1986). Nejdelší přerušovaná inkubace, kdy dělá inkubující rodič přestávky pro shánění potravy, je u albatrosa stěhovavého a kivi hnědého (*Apteryx mantelli*), kteří inkubují 80–90 dní. Nejdelší inkubaci z pěvců mají ptáci z čeledi lyrochvostých (*Menuridae*) inkubující 50 dní (Veselovský 2001). Zajímavé je, že nejdelší inkubace se nevyskytuje u čistě prekociálních druhů, ale u semiprekociálních, kdy mládřata se sice líhnou opeřená, ale rodiče je dokrmují na hnízdě (Veselovský 2001). U albatrosa je to možné z důvodu jejich dlouhověkosti, kdy dosáhnutí samostatnosti trvá dokonce 370 dní a ve volné přírodě se tyto druhy dožívají až 37 let (Veselovský 2001).

## 4. Chování samice během inkubace

Velkou část období inkubace samici zabere samotné zahřívání vajec, kdy samice tráví čas na hnízdě. Při sezení na vejcích provádí inkubující rodič drobné úpravy hnízda, otáčí vejce, ale převážně jde o spánek a odpočívání (Deeming 2002). Většina času mimo hnízdo je vyplněna sháněním potravy, ať už je samice dokrmovaná nebo ne. Sběr potravy a jeho časová náročnost záleží na druhu a jeho životní strategii. Pokud je v okolí ale více potravy, může se samice věnovat i jiným aktivitám (Londono *et al.* 2008). Jednou z nich je načechrávání peří, což ptáci dělají pravidelně, aby si jejich peří uchovalo svoji kvalitu (Delius 1988). O peří se starají samci i samice a podle Delia (1988) tak ptáci činí „kdykoliv není nic jiného na práci“.

Samice hnízdo udržují a čistí. Dělají to i během inkubace (vlastní pozorování), nejvíce studií ale bylo provedeno až během mláděcí periody. Jsou druhy, kteří se o čistotu hnízda tolik nestarají, jako jsou hýl rudoprký (*Haemorrhous mexicanus*), většina holubovitých či dravci (Gill 2007). Většina ale o své hnízdo dbá. Samice odnáší různý odpad, aby se v hnízdě neobjevovaly plísně, paraziti a nechtěný hmyz. Ne všechny hmyz je ale ke škodě, v hnízdech papouška žlutoramenného (*Psephotus chrysopterygius*) žijí larvy nočních motýlů, které pomáhají s úklidem hnízda (Gill 2007).

Samice některých druhů ve svých hnízdech také už od jeho dokončení spí (Pendlebury & Bryant 2005). Pokud zde ale samice spí už během kladení vajec, jak to dělá, aby nezahřívala vejce na inkubační teplotu? U sýkor koňader spí některé samice na okraji hnízda, a ne přímo na vejcích (Pendlebury & Bryant 2005), některé svoje vejce zahrabávají, aby s nimi nebyly v přímém kontaktu (Kluijver 1950), jiné se jednoduše nedotýkají vajec svojí hnízdní nažinou (White & Kinney 1974) nebo ji nemají vyvinutou, dokud nezačnou inkubovat (Perrins 1979 citován Pendleburym & Bryantem 2005).

## 5. Chování samců během inkubace

Samčí inkubace je vzácnější než samičí. U některých druhů s androparentální inkubací se vyskytuje polyandrie, kdy se jedna samice páří s několika samci a ti se poté starají o její nakladená vejce v několika hnízdech. Příkladem je pisík americký (*Actitis macularius*), u něj se ale vyskytuje monogamie i polyandrie. Právě na těchto pisících provedli studii Maxson a Oring (1980), kdy zjistili, že inkubace ovlivňuje určité vzorce chování. Před inkubací, během kladení, se samci čepýřili mnohem více než samice, ale jakmile začali inkubovat, samice byly ty, kdo se více čepýřili a načechrával peří, což je, jak jsem zmiňovala výše, důležité pro kvalitu peří. Také odpočívání a spánek byl ovlivněn, mimo inkubaci probíhal u obou pohlaví podobně,

ale během inkubace samci odpočívali méně. Samci také měli méně času na sběr potravy, protože většinu času inkubovali (Maxson & Oring 1980). Dá se říct, že samci i samice, kteří inkubují, vykazují podobné chování, jako je čištění hnízda nebo otáčení vajec. Výrazným rozdílem mezi androparentální a gynoparentální inkubací je dokrmování. Samci dokrmování nejsou, potravu si hledají sami, zatímco samicím jejich samci někdy pomáhají.

## 5.1 Samčí krmení

Samice si často musí shánět potravu pro vytvoření tukových zásob již před začátkem inkubace, která je energeticky náročná a během níž si samice nemůže shánět potravu dle libosti, protože musí udržovat vejce ve správné teplotě (Martin 1987). Inkubaci může samici ulehčit její partner tím, že ji bude během inkubace dokrmovat a samice tedy nemusí nabírat tak velké zásoby a během inkubace může dělat kratší a méně časté přestávky a může lépe zahřívát vejce (Matysioková & Remeš 2014). Dokrmování samice je často jediný důvod samcovy návštěvy na hnízdě během inkubace u druhů s gynoparentální inkubací.

Krmení inkubující samice samcem je ovlivněno mnoha faktory, například okolím hnízda. U sýkory modřinky samci dokrmují samice méně, pokud je v okolí více listnatých stromů, jelikož v tomto prostředí si samice sama snadno najde potravu (Pearse *et al.* 2004; Aminasab *et al.* 2016). Samci také samice krmí méně při vyšších teplotách nebo při dešti (Bambini *et al.* 2018; Conway & Martin 2000a). Co se týče věku samic, tak samci se více starali o mladší samice. Jedním ze zajímavých hledisek je také samičí věrnost. Toto téma zkoumali Matysioková & Remeš (2013) na pěvcích, kde při mezidruhovém srovnání zjistili, že samičí pomoc při inkubaci se snižovala s rostoucím rizikem mimopárové paternity. Naopak se zvyšovala s rostoucí nest attentiveness, protože samec měl větší jistotu, že samice nezaletuje k jiným samcům. Také velikost těla samice ovlivňuje, jak často ji samec krmí. Samci různých druhů pěvců krmí větší samice méně, protože mají více tukových zásob a vydrží déle bez potravy. Tyto samice tak nemusí opouštět hnízdo pro potravu tak často (Conway & Martin 2000a).

Samčí dokrmování ovlivňuje úspěšnost líhnutí, čím více samec inkubující samici dokrmuje, tím je šance na úspěšné líhnutí vyšší. Existuje ale také limit frekvence krmení, respektive návštěv hnízda, příliš časté vyrušování samice může mít na úspěšnost líhnutí negativní dopad, protože hnízdo je viditelnější pro predátory. Vyšší frekvence samčích návštěv může na druhou stranu uspišit dobu líhnutí, zejména, pokud má samice nízkou nest attentiveness (Kötél *et al.* 2016). Jedna z teorií, kterou Kötél *et al.* (2016) ve své práci uvádí je

fakt, že samčí přítomnost na hnízdě zvyšuje teplotu, a tak se doplňuje samičí nižší nest attentiveness, kvůli které by jinak mohla být snůška trochu opožděna z důvodu nižších teplot vajec. Páry, kde samec aktivně dokrmuje, mívají také častěji více snůšek v sezóně a větší mláďata (Nomi *et al.* 2017).

## 6. Nest attentiveness

Doba inkubace se může rozdělit na dvě stádia – tzv. on-bout, kdy rodič sedí na vejcích a tzv. off-bout, kdy rodič není v hnízdě (Deeming 2002). Během off-boutu se inkubující rodič stará o svoje potřeby, shání si potravu či vykonává jiné aktivity. Tyto přestávky mohou trvat několik minut, jak je tomu například u sýkor modřinek a jiných drobných pěvců (Aminasab *et al.* 2016) až po několik hodin nebo dokonce dní, jak je tomu u buňňáků a albatrosů (Veselovský 2001). Dlouhé přestávky bývají znakem spíše biparentálních druhů, kdy nedojde k vychladnutí vajec, protože jsou neustále inkubována.

Nest attentiveness je procentuální vyjádření času, který inkubující rodiče stráví přes den inkubací (Boulton *et al.* 2010). Dá se říci, že jde o sečtení délky všech on-boutů během dne. Noc se obvykle nezahrnuje, většina ptáků spí v noci na hnízdě, attentiveness by tedy byla 100%. Nest attentiveness se u různých druhů liší podle jejich životní strategie. Největších hodnot dosahuje u sdílené inkubace. Dále dosahuje vysokých hodnot u gynoparentální inkubace, pokud dochází k dokrmování samcem. Pokud samec samici nedokrmuje, její nest attentiveness je asi o 15 % nižší (Matysioková & Remeš 2014). Některé samice, které nejsou dokrmovány, drží půst nebo dělají jen krátké přestávky během dne. Příkladem jsou samice tetřívka pelyňkového (*Centrocercus urophasianus*), které hnízdo opouští pouze před úsvitem a poté večer po západu slunce, aby se vyhnuly predátorům (Coates & Delehanty 2008).

### 6.1 Faktory ovlivňující nest attentiveness

Nest attentiveness ovlivňuje řada faktorů. Tyto faktory ovlivňují dobu, kdy rodič hnízdo opouští, protože má málo energie a potřebuje si zajistit potravu, a kdy se vrací do hnízda, protože vejce nesmí vychladnout (Boulton *et al.* 2010). Dalším z faktorů je dostupnost potravy v okolí. Pokud je v blízkosti hnízda více potravy, nemusí rodič jejím sběrem trávit tolik času mimo hnízdo (Eikenaar *et al.* 2003; Boulton *et al.* 2010; Aminasab *et al.* 2016) Na nest attentiveness má vliv také velikost snůšky. Samice s větší snůškou tráví na vejcích více času (Matysioková & Remeš 2010). To také dokazuje pokus se změnami velikosti snůšek čejek chocholatých (*Vanellus vanellus*), které prováděli Larsen *et al.* (2003). U nezměněných a zvětšených snůšek byla nest attentiveness vyšší než u snůšek, kde byla odebrána vejce.



Důležitým faktorem, ovlivňujícím inkubační chování, jsou klimatické podmínky. Bylo dokázáno, že teplota okolí má vliv na nest attentiveness. Čím je větší zima, tím kratší přestávky samice dělá, aby se příliš nesnížila teplota vajec (Aminasab *et al.* 2016). V teplejším prostředí si samice mohou dovolit delší off-bout, jelikož vejce nevychladnou tak rychle (Matysioková & Remeš 2018). Avšak při příliš vysokých teplotách inkubující samice opět zkracují off-bout, aby nedocházelo k přehřívání vajec, což je výrazné hlavně u ptáků s otevřeným hnízdem, jako je lesňáček žlutočelý (*Vermivora celata*; Conway & Martin 2000b). Tento jev také zkoumali Ardia *et al.* (2009), kdy experimentálně zahřívali hnízda vlaštovek stromových (*Tachycineta bicolor*). Ukázalo se, že samice v zahříváných hnízdech opravdu inkubují více, než samice v nezahříváných hnízdech a také měly kratší off-bouty. Samice se pravděpodobně snaží vložit více péče do těchto vajec, protože embrya inkubovaná při vyšší teplotě jsou potom kvalitnější. Také je možné, že když se vejce začala přehřívát, tak samice ochlazovaly snůku ovíváním křídly (Gill 2007). Samice v zahříváných budkách se o sebe méně staraly, vysoké teploty jsou tedy nežádoucí nejen pro vejce z důvodu přehřívání a špatného vývoje, ale i pro samici, která má méně času na hledání potravy. Totéž platilo u jespáků skvrnitých (*Calidris melanotos*), když byla jejich hnízda uměle zahřívána, samice trávily více času v hnízdě (Cresswell *et al.* 2004). Někteří ptáci, například kulíci mořští (*Charadrius alexandrinus*) mají při vysokých teplotách specifické chování. Například si na chvíli stoupnou, aby se mezi nimi a hnízdem vytvořila mezera, a tudíž se vejce ochladila. To je také dobré pro inkubujícího rodiče, protože když stojí, má nižší tělesnou teplotu a nepřehřívá se (Amat & Masero 2004b). Rybák černohřbetý (*Onychoprion fuscatus*) hnízdí v teplých oblastech, a proto inkubuje jen v noci. Během dne stojí nad hnízdem a stíní ho proti slunci. Jakmile je mu příliš horko, tak se plně vztyčí na nohou, načepýří se a zrychleně dýchá, aby se zbavil tepla (Gill 2007). Nebo si namočí peří na břicho ve vodě a při sezení na vejcích je tímto ochlazují. Teplotu ovlivňuje také přímé sluneční záření, a tak si někteří kulíci staví hnízda ve stínu vegetace (Amat & Masero 2004b). Kvůli přímému slunečnímu záření také méně opouští hnízdo, protože ho stíní svým tělem a mají proto vysokou nest attentiveness (Amat & Masero 2004b).

Nest attentiveness ale neovlivňují jen vnější podmínky, nýbrž i fáze inkubace. Během celé inkubace se postupně nest attentiveness zvyšuje a nejvyšší je tedy v posledních dnech (Cooper & Voss 2013). To může být dáno tím, že vejce ke konci inkubace rychleji vychládají, proto jim samice musí věnovat více pozornosti (Boulton & Cassey 2012). Také denní doba nest attentiveness ovlivňuje. Samice opouštějí hnízdo pouze ve dne (Bueno-Enciso *et al.* 2017) a attentiveness od rána k večeru postupně klesá, ale v noci usedá samice na hnízdo a neopouští

ho (Bambini *et al.* 2018). Nest attentiveness se také liší v závislosti na geografické poloze. Při srovnání příbuzných druhů vyšlo najevo, že severně od obratníku Raka měli pěvci všeobecně vyšší attentiveness než jejich příbuzní v tropech (tedy v oblasti mezi obratníky Raka a Kozorooha), pěvci jižně od obratníku Kozorooha měli hodnoty podobné jako tropické druhy (Chalfoun & Martin 2006). Důvodem může být různá délka dne v závislosti na zeměpisné šířce, kdy samice končí svůj aktivní den v různou dobu (Martin *et al.* 2007). Rozdíl mezi nest attentiveness u tropických a „severních“ druhů je také možná dán tím, že v tropech jsou vyšší teploty, takže samice nemusí tolik aktivně inkubovat, jejich vejce se tak rychle neochladí. Chalfoun & Martin (2006) se také domnívají, že ptáci hnízdící pod obratníkem Kozorooha v jižní Africe mají horší dostupnost potravy, což by mohlo vysvětlovat výše zmíněný rozdíl mezi druhy severní a jižní polokoule.

Souhrnně se dá tedy říct, že se inkubující rodiče snaží dosáhnout co nejvyšších hodnot nest attentiveness, aby zajistili správný vývoj vajec, protože musí udržet optimální inkubační teplotu. U biparentální inkubace dosahuje obvykle nest attentiveness vyšších hodnot než u uniparentální inkubace, s výjimkami druhů, které sedí vytrvale na hníždě a drží při tom půst.

## **7. Rozdělení nest attentiveness u biparentální inkubace**

Podíl na inkubaci záleží na konkrétním druhu. Například u pisil australských (*Cladorhynchus leucocephalus*) inkubuje více samec, zvláště ke konci inkubace a také je to on, kdo je přítomen u líhnutí mláďat (Pedler *et al.* 2016). U kulíků mořských inkubuje samice ve dne a samec v noci (Amat & Masero 2004b). Vlaštovky čilské (*Tachycineta meyeni*) se snaží alternovat na hníždě tak, aby toto nebylo skoro vůbec bez rodiče, jelikož žijí na úplném jihu Jižní Ameriky, kde je v období jejich rozmnožování chladno. Některé páry vlaštovek jsou dokonce schopné mít 100% nest attentiveness (Ospina *et al.* 2015). Pěnice proužkohrdlé (*Parisoma subcaeruleum*) mají rozdělení inkubace vyvážené, samec i samice inkubují přes den téměř stejně, v noci ale na vejcích sedí skoro ve všech případech samice (Auer *et al.* 2007b). Samci tohoto druhu jsou schopni zahřát vejce na vyšší teplotu než samice i bez hnízdní nažiny, což autoři zatím nedokáží vysvětlit (Auer *et al.* 2007b). Všeobecně se totiž má za to, že díky prokrvení hnízdní nažiny se lépe předává vejcím teplo přímo skrze volnou kůži na nažině.

Biparentální inkubace je výhodná v tom, že zatímco jeden z rodičů si shání potravu a doplňuje energii, druhý rodič inkubuje, vejce mají tudíž přibližně konstantní teplotu, nevychladnou pod 27 °C, což je hranice teploty, pod kterou neprobíhá vývoj embryí (Conway & Martin 2000b). Další výhodou je obrana hnízda před predátory. Pokud rodič, například uniparentálně

inkubující samice, opustí hnízdo, je toto zcela nechráněné proti predátorům, jako jsou třeba kuny nebo vrány. Biparentální inkubace je tedy výhodná jak pro mláďata, tak pro inkubující rodiče. Rodiče nemusí držet půst nebo spoléhat na dokrmování partnerem, aby měli pořád dostatek energie. U některých bahňáků je biparentální inkubace a péče důležitá, protože samice kladou v krátkém čase po sobě dvě snůšky, takže každý rodič sedí na jednom hnízdě (Blomqvist *et al.* 2001). Samec se většinou stará o první hnízdo, zatímco samice jde vytvořit novou snůšku, o kterou poté pečuje ona. Tento systém se vyskytuje spíše u severských druhů, respektive u druhů žijících v chladném podnebí (Blomqvist *et al.* 2001). V těchto místech je doba rozmnožování kratší, proto je výhodnější mít dvě snůšky v rychlém sledu, než vyvést nejdříve jednu a teprve poté začít druhou snůšku, protože ptáci by ji už nemuseli stihnout, než začne opět chladnější období (Blomqvist *et al.* 2001). Někteří ptáci kladou dvě snůšky záraz, přestože je k tomu nenutí chladné klimatické podmínky a rozmnožovací období je dostatečně dlouhé na to, aby mohli mít druhou snůšku až po vyvedení té první. Je to možné z toho důvodu, že během první snůšky je v okolí velké množství potravy, proto by se rodiče mohli rozhodnout pro tento postup, jelikož jsou schopni zajistit potravu pro mláďata v obou hnízdech (Blomqvist *et al.* 2001).

## 8. Kooperativní hnízdění

Ne vždy inkubují a o mláďata pečují pouze jejich rodiče. U některých druhů pomáhají potomci z předešlých snůšek, jiní příbuzní nebo sousedi v kolonii. U příbuzných je pomoc výhodná i pro ně, jelikož se předá část jejich genů do další generace, aniž by sami měli potomky. U některých druhů se tato strategie vyvinula jako adaptace na delší péči o mláďata. Kooperativní hnízdiči většinou inkubují déle než, ale péče o mláďata je podobně dlouhá u kooperativního i normálního hnízdění (Langen 2000). Pokud má pár pomocníky, tak může tuto péči přenechat jim a začít novou snůšku. Ptákům, kteří se také podílí na péči o vejce a mláďata, ačkoli nejsou rodiče, se říká pomocníci (Veselovský 2001). Většinou to bývají příbuzní samci, zvláště ve skupinách s menším podílem samic a tento druh hnízdění se objevuje především u tropických ptáků, ale i u chřástalů (*Rallidae*), mlynaříků (*Aegithalidae*) nebo některých dravců (Veselovský 2001). U sojek středoamerických (*Calocitta formosa*) pomáhají samice (Berg 2005). Mláďata má převážně dominantní pár, ale dominantní samec se občas páří s pomocnicemi a ty se občas páří také s cizími samci (Berg 2005). Přestože tato kooperace nemusí ovlivňovat přímo inkubaci, díky kratší době krmení mláďat mohou mít ptáci provádějící tuto strategii více snůšek za hnízdní sezónu (Ridley & van den Heuvel 2012). Největším přínosem je ale zvýšená ostražitost a boj proti predátorům, což je pravděpodobně hlavní příčina

tvorby těchto skupin. Větší skupiny si mohou lépe bránit teritorium, protože si rozdělí práci. Někteří ptáci pomáhají i se samotným inkubováním, např. páry drozdce běloprsého (*Ramphocinclus brachyurus*).

Kajky mořské (*Somateria mollissima*) hnízdí ve velikých koloniích čítajících obvykle kolem 250 hnízd na hektar. Na některých místech, jako je třeba Rif na Islandu může jeden hektar kolonie obsahovat až 2000 hnízd. Zde také Kristjansson & Jónsson (2006) popsali, jak u kajek mořských probíhá společná inkubace. Samice mají vysokou nest attentiveness, ale jednou denně odchází pro sběr potravy. Při návratu se často stává, že usednou na jiné hnízdo a inkubují jej, dokud nepřijde jeho majitelka, nebo naopak samy při návratu najdou na svém hnízdě cizí inkubující samici a vyženou ji. Kristjansson & Jónsson (2006) se domnívají, že v tomto případě jde o zmatení velkým množstvím hnízd a samice si jednoduše splete svoje hnízdo. Rif je také jediné místo, kde samicím kajek pomáhají samci, v běžných případech tak nečiní, pravděpodobně na ně velké množství hnízd působí jako stimul pro inkubaci.

Kooperativní hnízdění může také znamenat využívání společného hnízda, jak je tomu u kukaček rodu *Crotophaga* a *Guira* z Jižní Ameriky. Tyto kukačky tvoří skupiny několika párů, které společně vybudují hnízdo, kam snáší všechny samice a společně se o ně starají a rozdělují si úlohu inkubace, tyto rody jsou biparentální inkubátoři, kdy samice inkubují ve dne a samci v noci. (Veselovský 2001) Často se ale stává, že jedinci ve skupině vyhazují vejce ostatních z hnízda, aby měla ta jejich větší šanci na dobré vylíhnutí. Tyto skupiny nemají hierarchii dominantního párů a pomocníků, všechny páry tvoří snůšku, jejich hlavním důvodem pro seskupování je obrana proti predátorům (Veselovský 2001).

## **9. Jak inkubační chování ovlivňuje délku inkubace a úspěšnost**

### **líhnutí**

Inkubační chování ovlivňuje nejen průběh inkubace, jako například její délku, ale také její výsledek, tedy úspěšnost líhnutí (Hepp *et al.* 2006; Deeming 2016). Všeobecně platí, že s větší nest attentiveness, a tedy větší teplotou snůšky a vajec se zkracuje doba inkubace a naopak (Hepp *et al.* 2006; Martin *et al.* 2007, Coe *et al.* 2015; Mueller *et al.* 2019). S rostoucí velikostí snůšky roste i teplota jednotlivých vajec (Boulton & Cassey 2012; Cooper & Voss 2013). Vliv teploty během inkubace na fitness mláďat dokázaly i pokusy Nilssona *et al.* (2008), kdy ochlazovali hnízda sýkor modřinek. Inkubace samic v ochlazených hnízdech byla delší a růst mláďat zpomalen.

## 9.1 Načasování líhnutí a množství potravy

Sladění doby líhnutí s obdobím největší dostupnosti potravy je pro ptáky velmi důležité. Týká se to zejména samic, které začaly inkubovat později nebo mají větší snůšku, takže samice musí zařídit, aby se jejich mláďata vylíhla v době, kdy je dostatek potravy, stejně jako mláďata samic s menšími snůškami. Pokud by se mláďata vylíhla příliš brzy nebo příliš pozdě, rodiče by čelili problému s kmením, nemuseli by zajistit dostatek potravy pro všechna mláďata. Proto se u ptáků vytvořilo adaptivní chování, kterým mohou urychlit či opozdit líhnutí mláďat (Tomás 2014). Pokud nastane případ, kdy již po začátku kladení dojde ke změnám podmínek, a tudíž se opozdí období dostupnosti potravy (například se ochladí), někteří jedinci volí zkrácení inkubace první snůšky, aby mohli mít druhou snůšku ve vhodnější dobu. Uspíšit dobu líhnutí lze kladením každý den, kdy samice nedělá mezi kladením jednotlivých vajec časové mezery nebo zmenšením snůšky, takže kladení skončí dříve a samice může začít inkubovat. To navíc může udělat ještě před dokončením snůšky, a tím ještě více urychlit příchod líhnutí (Wesołowski 2000; Tomás 2014). Pokud chce samice inkubaci prodloužit, aby se její mláďata vylíhla ve správný čas, může vložit mezi kladení jednotlivých vajec časové mezery, a tak prodloužit období kladení. Může také naklást více vajec a nezahájit inkubaci ihned po dokončení snůšky, ale odložit ji o několik dní (Tomás 2014; Coe *et al.* 2015).

## 9.2 Obrana proti predaci

Inkubující ptáci jsou ohroženi predací. Predace je silný evoluční tlak a ptáci si vytvořili svoje druhové strategie, jak zajistit přežití sebe a svých mláďat. Bez rizika predace by navíc mohli věnovat více času a úsilí svým mláďatům a mohli by mít větší vejce a úspěšnější snůšku (Fontaine & Martin 2006). Proto si ptáci vyvinuli různé strategie, jak se proti predaci bránit. Například kulíci mořští hnízí na břehu v místě, kde je méně porostu, aby lépe viděli blížícího se predátora a mohli včas zareagovat odletem z hnízda či odlákáním, kdy předstírají zranění, aby nalákali predátora a následně uletěli (Amat & Masero 2004a). Stejně tak samice tetřívka pelyňkového setrvávají více času na hnízdě v místech s hustší vegetací (Coates & Delehanty 2008). Pro některé druhy je hustá vegetace v okolí hnízda výhodnější, pokud slouží jako zdroj potravy. Pokud samice nemusí shánět potravu příliš daleko od hnízda, je schopná rychle reagovat na predátory (Vafidis *et al.* 2018). Dostatek vegetace je také vhodný pro maskování hnízda, ať už mají hnízda schovaná v hustém křoví či využívají kryptického zbarvení těla a vajec (Collias & Collias 1984). Drobné hnízdo může být také schované pod samotným inkubujícím rodičem, jak to dělá třeba klecho rezavolící (*Hemiprocne coronata*; Collias & Collias 1984). Někteří ptáci sami sbírají rostlinný či jiný materiál a maskují tak vstup do hnízda

či samotné hnízdo (tyranovec východní – *Contopus virens*; Collias & Collias 1984). Dutinovní hnízdiči mají větší ochranu před predací než druhy otevřeně hnízdící (Auer *et al.* 2007a). Proto druhy s otevřeným hnízdem mívají kratší inkubaci než druhy s lépe zabezpečeným hnízdem (Auer *et al.* 2007a). Je to dáno tím, že do dutinového hnízda má predátor menší šanci se dostat. Další možností zvýšení bezpečnosti hnízda je vytvoření falešného vstupu, zatímco ten pravý je zakrytý (moudivláček kapský – *Anthoscopus minutus*) či vytvoření dvou otvorů, kdy jeden slouží k úniku (hrnčířík prostý – *Furnarius rufus*; Collias & Collias 1984). Astrildovec vousatý (*Sporopipes squamifrons*) dokonce buduje několik falešných hnízd, aby se snížila šance nalezení toho pravého (Collias & Collias 1984).

Predaci lze také snížit méně častými, ale delšími přestávkami v inkubaci. Samice má tak menší riziko na odhalení predátorem při opouštění hnízda (Conway & Martin 2000a). Inkubující samice tetřívka pelyňkového dělají pouze dvě krátké přestávky denně. První se odehrává ráno, těsně před úsvitem a druhá večer po západu slunce. Pohybem v šeru brání proti predátorům nejen sebe, ale hlavně svoje hnízdo, které je často ohrožené vránami (Coates & Delehanty 2008).

Riziko predace ovlivňuje i samčí dokrmování během inkubace (Fontaine & Martin 2006). Samci pěvců v Austrálii a na Novém Zélandu krmili tím více, čím se zvyšovalo riziko predace a samci pěvců na severní polokouli zcela naopak, s narůstající hrozbou predace krmili méně často (Matysioková *et al.* 2011). Tento rozdíl může být vysvětlen tak, že častějším krmením se zvýší nest attentiveness, protože samice nebude nucena opouštět hnízdo, a zvýšení nest attentiveness povede k vyšší teplotě vajec, a tedy k urychlenému vývoji embryí. Na severní polokouli se velké množství predátorů orientuje zrakem a přílišný pohyb kolem hnízda jej odhalí. V Austrálii a na Novém Zélandu se predátoři mohou orientovat jinými smysly, podle jiných podnětů nebo hledají hnízda zcela náhodně (Matysioková *et al.* 2011).

Často se ale stává, že i přes veškerou obranu a skrývání je hnízdo, někdy i s rodičem, predátorem nalezeno. Pokud dojde ke konfliktu, kdy rodič musí čelit trade-off mezi vlastním přežitím a přežitím snůšky, bývá obvykle výhodnější upřednostnit vlastní přežití, protože do budoucna může založit novou snůšku (Ricklefs *et al.* 2017). Na toto rozhodnutí, zda opustit snůšku a zachránit si život nebo bránit hnízdo, má vliv druhová životní strategie, dlouho žijící druhy spíše opustí hnízdo, jelikož mohou založit snůšku znovu, zatímco krátce žijící druhy se budou spíše bránit, protože už nemusí mít možnost opakovaného zahníždění (Martin *et al.* 2015). Někteří z mravenčíkovitých (*Thamnophilidae*) dělají několik menších snůšek za jedno období a snovači rudozobí (*Quelea quelea*) synchronizují rozmnožovací období v koloniích o

velkých počtech, jednotlivé páry tak mají větší šanci, že zrovna jejich mláďata přežijí, protože si predátor vybere mláďata z jiných hnízd (Collias & Collias 1984). Zajímavou metodou obrany je také hnízdění v přítomnosti větších ptáků, vrabec pokřovní (*Passer hispaniolensis*) staví hnízda na okraji orlích hnízd a tento komenzální vztah chrání vrabce před predátory (Collias & Collias 1984). Podobně fungují synantropní ptáci, kteří si budují hnízda na lidských obydlích. Činí tak jiřička obecná (*Delichon urbicum*), vrabec domácí (*Passer domesticus*) nebo čáp bílý (*Ciconia ciconia*; Collias & Collias 1984).

## 10. Otáčení vajec

Otáčení vajec je jeden z častých úkonů inkubujícího rodičena hnízdě. Bez otáčení se embryo špatně vyvíjí, je menší než v otáčeném vejci a úspěšnost líhnutí se snižuje, také se chorioalantoická membrána nevyvine podél celé skořápky (Tullett & Deeming 1987). Tento problém vede ke zhoršení výměny plynů přes chorioalantoickou membránu a skořápku s okolím vejce (Tazawa 1980).

Ptáci vejce ale neotáčí jen kvůli správnému vývoji chorioalantoické membrány. Jedním z důvodů je také lepší prohřívání vajec, protože tupý konec vejce je studenější než špičatý konec a otáčením se teplo lépe distribuuje. Ptáci také mění uspořádání vajec ve snůšce, jelikož vejce uprostřed snůšky se rychleji zahřívají a jsou tedy teplejší a samice proto musí přesouvat vejce z vnějšku snůšky doprostřed, aby se všechna vejce ve snůšce prohřívala rovnoměrně (Boulton & Cassey 2012; Šálek & Zárybnická 2014). Správné prohřívání vajec záleží i na uspořádanosti snůšky. Pokud jsou vejce uspořádána tak, že několik z nich je uprostřed a ostatní jsou v kruhu okolo, tak se prohřívají lépe (teplota uvnitř snůšky je vyšší) než u snůšek, které uspořádané nejsou. Rozdíl v teplotě mezi vnitřními a vnějšími vejci je ale u těchto uspořádaných snůšek výraznější a samice proto častěji musí přesouvat vnější vejce dovnitř snůšky (Šálek & Zárybnická 2014).

Způsob otáčení vejce záleží na druhu a většinou se během inkubace nemění (Clatterbuck *et al.* 2017). Například sýkory koňadry i modřinky si jednoduše na hnízdě stoupnou a zobákem vejce pootočí (vlastní pozorování). Frekvence otáčení vajec také závisí na druhu, například racci západní (*Larus occidentalis*) otáčí vejce více ve dne a také víc na začátku a na konci inkubace (Clatterbuck *et al.* 2017). Větší frekvence otáčení vajec ve dne je pravděpodobně dána světelnými podmínkami, ve tmě většina ptáků tak dobře nevidí. (Shaffer *et al.* 2014). Existují ovšem i druhy, které vejce neotáčí, jako jsou kivi (*Apterygiformes*), tabonovití a rorýsi palmoví (Deeming 2009). U tabonovitých je to z důvodu jejich inkubační metody, kdy zahrabávají vejce

do inkubátoru (Jones *et al.* 1995; Veselovský 2001). Rorýsi palmoví (*Cypsiurus balasiensis*) mají kopulovitý typ hnízda spleené z plodů anemochorických rostlin. Toto hnízdo je následně přilepené k listu palmy (Hails & Turner 1982; Gill 2007). Tato hnízda jsou nejspíš velmi křehká, mají tvar komínu a při otáčení by vejce mohla vypadnout.

## 11. Rozpoznávání vajec

Rozpoznání vlastních vajec od cizích je důležitá schopnost v obraně hnízda před hnízdními parazity. Ptáci musí umět rozpoznat svoje vejce od cizích a ta parazitická odmítnout. Ne všichni ptáci to umí, respektive poznají svoje vejce pomocí tzv. „true egg recognition“, tedy skutečného rozpoznání svých vajec, kdy jsou schopni odstranit vejce parazitických druhů, která jsou velmi podobná hostitelským. Tuto schopnost má například drozd stěhovavý (*Turdus migratorius*) (Rothstein 1975). Většina ptáků však jednoduše odstraní to vejce, které se liší. Pokud se vejce moc neliší, bývá často přijato, jako tomu bylo u při pokusech s umělými vejci vlastního druhu u drozda stěhovavého (*Turdus migratorius*) nebo sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*; Rothstein 1975). U lysky americké (*Fulica americana*) je častý vnitrodruhový hnízdní parazitismus. Parazitické samice nakladou svoje vejce do cizího hnízda a přenechají péči na hostitelské samici. Parazitované lysky se brání zahrabáním cizích vajec hlouběji do hnízda, případně je přesunou na okraj hnízda. Vytlačují také spíše rozbitá nebo shnilá vejce. Svoje vejce poznají pomocí zbarvení a také je počítají (Lyon 2003 a 2006). Ne vždy ale poznají parazitické vejce, stává se, že odstraní svoje vejce a parazitické v hnízdě zůstane nebo odstraní parazitické spolu s určitým počtem vlastních (Lahti & Lahti 2002; Moskát & Hauber 2007).

### 11.1 Klíče k rozpoznání vajec

Ptáci se mohou při rozpoznávání vajec orientovat podle barvy, jako živočichové se čtyřmi druhy čípků jich rozpoznají mnoho. Přesně určit, podle čeho se ptáci při odmítání vajec rozhodují, je ale složité, protože každý druh má svoji metodu, která není vždy úspěšná. Například drozdec běločelý (*Mimus saturninus*) většinou nepřijme jednobarevná mléčně zbarvená vejce vlhovce modrolesklého (*Molothrus bonariensis*). Pokud jsou ale vejce vlhovce kropenatá, skoro vždy jej přijmou, protože drozdec má svoje vejce kropenatá a vlhovec je dokáže napodobit, tudíž úspěšně parazituje hnízdo (de la Colina *et al.* 2012). Snovač zahradní (*Ploceus cucullatus*), kterého parazituje kukačka lesklá (*Chrysococcyx caprius*) se také orientuje podle barvy, pokud je v hnízdě vejce jiné barvy, respektive jiného odstínu, než je jejich vejce či odlišného vzorku, jsou tato vejce odmítnuta (Lahti & Lahti 2002). Budníček altajský (*Phylloscopus humei*) se orientuje spíše podle velikosti vajec. Marchetti (2000) zkoumala jejich rozpoznávací



schopnosti. Když do jejich snůšky přidala větší umělé vejce, bylo budníčkem odmítnuto, samice jej poničila, aby nebylo životaschopné, ale v hnízdě zůstalo. Pokud nahradila jejich snůšku menšími umělými vejci a část jejich větších ponechala, samice budníčků odmítly svoje vejce.

U některých ptáků hraje při odmítání vajec roli také fáze hnízdění. Rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*) je častým hostitelem kukačky obecné (*Cuculus canorus*). Pokud kukačka naklade vejce do hostitelského hnízda dříve, než samice rákosníka začne snášet svoje vejce, má kukačka velikou šanci, že se ho rákosníci ujmou. Pokud ale klade až po naklazení prvního vejce, rákosníci kukaččí vejce odmítnou. Zajímavé je, že s přibývajícím počtem vajec rákosníků se zase šance na přijetí kukaččího vejce zvyšuje. Moskát & Hauber (2007), kteří tento jev zkoumali, se domnívají, že důvodem je distribuce fenotypů vajec, tedy že rákosníci poznají, že nakladené vejce není „jejich“ a nejde jen o přímé srovnání s ostatními vejci ve snůšce. Celkově vzato se dá říct, že ptáci se ve většině případů orientují podle toho, která vejce jsou v menšině, ale někdy se stane, že odstraní i své vlastní vejce.

## 12. Závěr

Inkubace je jednou z částí ptačího rozmnožovacího cyklu a chování ptáků během ní ovlivňuje budoucnost jejich mláďat. Tato bakalářská práce shrnuje typické chování ptáků během inkubace. Rozebírá rozdělení rolí během inkubování a jaké z nich plynou výhody. Dále se zabývá průběhem inkubace, vlivem prolaktinu na zahájení inkubace a také jak nástup inkubování ovlivní synchronicitu líhnutí, která může být důležitá při krmení mláďat. V práci je věnována pozornost i tzv. nest attentiveness, tedy času strávenému samotnou inkubací vajec, a tomu, které faktory ji ovlivňují a jaké má důsledky pro vývoj mláďat.

Obě pohlaví vykazují určité typické chování, ať již inkubuje samec, samice či obě pohlaví. Inkubovat, případně se jinak podílet na péči, mohou také jedinci, kteří nejsou rodiči. Kromě vlastního zahřívání vajec se rodiče a případně i další jedinci starají o hnízdo, čistí ho od parazitů a nečistot, a hlavně ho brání. Hnízdní predace je důležitým faktorem, který ovlivňuje řadu rozhodnutí hnízdících ptáků jako je stavba hnízda, které musí být bezpečné a izolované nebo samčí krmení, což je typické chování pro druhy s uniparentální samičí inkubací. Jelikož jsou ptáci ohroženi i hnízdním parazitismem, některé druhy se naučily rozpoznávat vlastní vejce od vajec parazitických.

Většina druhů ptáků při inkubaci sedí a dbá na to, aby byla jejich hnízdní nažina v kontaktu s vejci. Během tohoto sezení nejsou ale zcela nečinní, některé samice upravují hnízdo, odchyťávají bezobratlé parazity, načechravají peří nebo otáčejí vejce, což je důležité pro správný vývoj vajec a také jejich rovnoměrné prohřátí. Dosud však nebylo zkoumáno, v jaké poloze vzhledem ke světovým stranám ptáci inkubují. Proto se tomuto zajímavému tématu, chci věnovat ve své diplomové práci. Ptáci jsou totiž schopni magnetorecepce (Wiltschko & Wiltschko, 2005), je tedy možné, že se podle magnetického pole orientují při hledání vhodné inkubační polohy, podobně jako tomu bylo zjištěno při pastvě u krav (Begall et al. 2008).

### 13. Pedagogická část

Inkubaci jako takové se na střední škole nevěnuje příliš mnoho času. O obratlovcích, a tedy i o ptácích se učí převážně jejich tělesná stavba a taxonomie. Přesto by se téma inkubace dalo do výuky začlenit jako badatelsky orientované vyučování, pokus či pozorování. Většina dětí nemá příležitost vidět, co se děje v hnízdě od začátku jeho stavby po vyvedení mláďat. Je to přitom velice zajímavý cyklus a zvláště pro mladší žáky by byl zpestřením probírané látky.

Pro tyto účely by bylo možné spojení technicko-výtvarných aktivit a biologického učiva. Pokud by škola vlastnila dílny, mohli by žáci ve skupinách vyrobit ptačí budky. Takto vytvořené budky by se rozmístily na školní pozemky, do dostatečně klidných míst, aby byly atraktivní pro ptáky. Nemá-li škola dílny či podobné technické zázemí, je možné budky zakoupit. Existuje několik internetových obchodů, které je mají ve svém sortimentu. Budky jsou mnoha stylů a lze zakoupit i takové, které obsahují kameru, přes kterou lze dálkově sledovat průběh inkubace a aktivitu na hnízdě. Tyto budky jsou ale finančně náročné. Nahrávat dění v budce lze i jinými způsoby, například propojením malé kamery s digitální nahrávací kamerou, na kterou by se nahrál záznam. Tento záznam by se pak mohl promítat v hodině jako doprovodný vyučovací materiál.

Jako vyučující biologie bych od začátku jarní sezony chodila budky jednou týdně kontrolovat a později brala na tyto kontroly i žáky, nejlépe v menších skupinách, aby ptáci nebyli příliš vyrušováni. Ke každé obsazené budce bychom mohli společně vést datovaný záznam, kde bychom zapisovali, jak postupuje stavba, kolik nakladla samice vajec, jak probíhá inkubace a poté počty mláďat. V rámci těchto kontrol by si žáci také procvičili poznávání ptáků, kteří jsou na hnízdě. Dále bychom si vysvětlili, jaké mohou být typy hnízd a uvedli příklady ptáků, jejichž hnízda mohou žáci sami pozorovat v okolí svého bydliště, což by byl vhodný domácí úkol. Žáci by prošli svoje okolí a spočítali, případně vyfotili různá hnízda. Ve škole bychom si poté ukázali, který typ hnízda to je a kterému druhu patří.

Tento typ vyučování by se dal také provázat s tématy ekologie a environmentální výchovy. Žáci by se naučili, jak se chovat k nalezeným mláďatům, zdali je odchyťovat a volat na záchranou stanici či nikoliv.

## 14. Seznam použité literatury

- Akresh, M. E., Ardia, D. R. & King, D. I. 2017: Effect of nest characteristics on thermal properties, clutch size, and reproductive performance for an open-cup nesting songbird. – *Avian Biology Research*, 10: 107-118.
- Amat, J. A. & Masero, J. A. 2004a: Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. – *Animal Behaviour*, 67: 293-300.
- Amat, J. A. & Masero, J. A. 2004b: How kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*, cope with heat stress during incubation. – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56: 26-33.
- Aminasab, S. M., Kingma, S. A., Birker, M., Hildenbrandt, H. & Komdeur, J. 2016: The effect of ambient temperature, habitat quality and individual age of incubation behaviour and incubation feeding in a socially monogamous bird. – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70: 1591-1600.
- Ardia, D. R., Pérez, J. H. & Clotfelter, E. D. 2006: Nest box orientaton affects internal temperature and nest site selection by tree swallows, – *Journal of Field Ornithology*, 77: 339-344.
- Auer, S. K., Bassar, R. D., Fontaine, J. J. & Martin, T. E. 2007a: Breeding biology of passerines in a subtropical montane forest in northwestern Argentina, – *The Condor*, 109: 321-333.
- Auer, S. K., Bassar, R. D. & Martin, T. E. 2007b: Biparental incubation in the chestnut-vented tit-babbler *Parisoma subcaeruleum*: mates devote equal time, but males keep eggs warmer. – *Journal of Avian Biology*, 38: 278-283.
- Azcárate-García, M., Ruiz-Rodríguez, M., Diaz-Lora, S., Ruiz-Castellano, C. & Soler, J. 2019: Experimentally broken faecal sacs affect nest bacterial environment, development and survival of spotless starling nestings. – *Journal of Avian Biology*, 50. DOI: 10.1111/jav.02044.
- Badayev, A. V., Hill, G. E., Beck, M. L., Dervan, A. A., Duckworth, R. A., McGraw, K. J., Nolan, P.M. & Whittingham, L. A. 2002: Sex-biased hatching order and adaptive population divergence in a passerine bird. – *Science*, 295: 316-318.

- Bakst, M. R. 1998: Structure of the avian oviduct with emphasis on sperm storage in poultry. – *The Journal of Experimental Zoology*, 282: 618-626.
- Bambini, G., Schlicht, E. & Kempenaers, B. 2018: Patterns of female nest attendance and male feeding throughout the incubation period in blue tits *Cyanistes caeruleus*. – *Ibis*, 161: 50-65.
- Barrientos, R., Bueno-Enciso, J.r & Sanz, J. J. 2016: Hatching asynchrony vs. foraging efficiency: the response to food availability in specialist vs. generalist tit species. – *Scientific Reports*, 6: 37750.
- Begall, S., Červený, J., Neef, J., Vojtěch, O., & Burda, H. 2008: Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 13451-13455.
- Berg, E. C. 2005: Parentage and reproductive success in the white-throated magpie-jay, *Calocitta formosa*, a cooperative breeder with female helpers. – *Animal Behaviour*, 70: 375-385.
- Biddle, L. E., Broughton, R. E., Goodman, A. M. & Deeming, D. C. 2018: Composition of bird nest is a species-specific characteristic. – *Avian Biology Research*, 11: 132-153.
- Birkhead T.R. 1995: Sperm competition: evolutionary causes and consequences. – *Reproduction, Fertility and Development*, 7: 755-775.
- Blomqvist, D., Wallander, J. & Andersson, M. 2001: Successive clutches and parental roles in waders: the importance of timing in multiple clutch systems. – *Biological Journal of the Linnean Society*, 74: 549-555.
- Boulton, R. L. & Cassey, P. 2012: How avian incubation behavior influences egg surface temperatures: relationships with egg position, development and clutch size. – *Journal of Avian Biology*, 43: 1-8.
- Boulton, R. L., Richard, Y. & Armstrong, D. P. 2010: The effect of male incubation feeding, food and temperature on the incubation behaviour of New Zealand robins. – *Ethology*, 116: 490-497.
- Braasch A. & Becker, P. H. 2019: Maternal investment in last-laid eggs does not compensate for hatching asynchrony in a seabird. – *Oecologia*, 190: 47-58.

- Briggs, K. B. & Deeming, D. C. 2016: Use of materials in nest construction by pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* reflects localized habitat and geographical location. – *Bird Study*, 63: 516-524.
- Bueno-Enciso, J., Barrientos R. & Sanz J. J. 2017: Incubation behaviour of blue *Cyanistes caeruleus* and great tits *Parus major* in mediterranean habitat. – *Acta Ornithologica*, 52: 21-34.
- Buttemer, W. A. & Dawson, T. J. 1989: Body temperature, water flux and estimated energy expenditure of incubating emus (*Dromaius novaehollandiae*). – *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 94: 21-24.
- Carrascal, L. M., Moreno, J. & Amat, J. A. 1995: Nest maintenance and stone theft in the Chinstrap penguin (*Pygoscelis antarctica*). – *Polar Biology*, 15: 541-545.
- Clark, A. B. & Wilson, D. S. 1981: Avian breeding adaptations: hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. – *The Quarterly Review of Biology*, 56: 253-277
- Clatterbuck, C. A., Young, L. C., VanderWerf, E. A., Naiman, A. D., Bower, G. C. & Shaffer, S. A. 2017: Data loggers in artificial eggs reveal that egg-turning behavior varies on multiple ecological scales in seabirds. – *The Auk*, 134: 432-442.
- Coates, P. S. & Delehanty, D. J. 2008: Effects of enviromental factors on incubation patterns of greater sage-grouse. – *The Condor*, 110: 627-638.
- Coe, B. H., Beck, M. L., Chin, S. Y., Jachowski, C. M. & Hopkins, W. A. 2015: Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. – *Journal of Avian Biology*, 46: 385-394.
- 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 behavior. – *Behavioral Ecology*, 11: 178-188.
- Cooper, C. A., & Voss, M. A. 2013: Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. – *PloS ONE*, 8: e65521.

Cresswell, W., Holt, S., Reid, J. M., Whitfield, D. P., Mellanby, R. J., Norton, D., & Waldron, S. 2004: The energetic costs of egg heating constrain incubation attendance but do not determine daily energy expenditure in the pectoral sandpiper. – *Behavioral Ecology*, 15: 498-507.

de la Coklina, M. E., Pompilio, L., Hauber, M. E., Reboreda, J. C. & Mahler, B. 2012: Different recognition cues reveal the decision rules used for egg rejection by hosts of a variably mimetic avian brood parasite. – *Animal Cognition*, 15: 881-889.

Deeming, C. D. 2002: Behaviour patterns during incubation. – In: Deeming, C.D. (ed.), *Avian incubation: behaviour, environment, and evolution*. – Oxford University Press, Oxford, pp 63-99.

Deeming, D. C. 2009: The role of egg turning during incubation. – *Avian Biology Research*, 2: 67-71.

Deeming, D. C. 2011: Importance of nest type on the regulation of humidity in bird nests. – *Avian Biology Research*, 4: 23-31.

Deeming, D. C. 2016: How does the bird-nest incubation unit work?. – *Avian Biology Research*, 9: 103-113.

Deeming, D. C., Mainwaring, M. C., Hartley, I. R. & Reynolds, S. J. 2012: Local temperature and not latitude determines the design of blue tit and Great tit nests. – *Avian Biology Research*, 5: 203-08.

Delius, J. D. 1988: Preening and associated comfort behavior in birds. – *Annals of the New York Academy of Sciences*, 525: 40-55.

Eikenaar, C., Berg, M. L. & Komdeur, J. 2003: Experimental evidence for the influence of food availability on incubation attendance and hatching asynchrony in the Australian reed warbler *Acrocephalus australis*. – *Journal of Avian Biology*, 34: 419-427.

Fontaine, J. J. & Martin, T. E. 2006: Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. – *Ecology Letters*, 9: 428-434.

Gaisler, J. & Zima, J. 2007: *Zoologie obratlovců*. – Academia, Praha.

Gill, F. 2007: *Ornithology*. – W. H. Freeman and Company, New York.

- Groscolas, R. 1986: Changes in body mass, body temperature and plasma fuel levels during the natural breeding fast in male and female emperor penguins *Aptenodytes forsteri*. – Journal of Comparative Physiology B, 156: 521-527.
- Hail, C. J. & Turner, A. K. 1982: The breeding biology of the asian pal swift *Cypsiurus balasiensis*. – Ibis, 126: 74-81.
- Hepp, G. R., Kennamer, R. A. & Johnson, M. H. 2006: Maternal effects in wood ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype. – Functional Ecology, 20: 307-314.
- Hildebrandt, B. & Schaub, M. 2017: The effects of hatching asynchrony on growth and mortality patterns in eurasian hoopoe *Upupa Epops* nestlings. – Ibis, 160: 145-157.
- Chalfoun, A. D. & Martin, T. E. 2007: Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. – Animal Behaviour, 73: 579-585.
- Jones, D. N., Dekker, René W. R. J. & Roselaar, C. S. 1995: The Megapodes. – Oxford University Press, New York.
- Kindel, J., Legge, S., Milenkaya O. & Walters, J. R. 2017: Male-male pair bonding, nesting and egg incubation in a wild passerine. – Journal of Ornithology, 159: 307-309.
- Kluijver, H. N. 2002: Daily routines of the great tit, *Parus m. major* L. – Netherlands Ornithologists' Union, 38:99-135.
- Kötél, D., Laczi, M., Török, J. & Hegyi, G. 2016: Mutual ornamentation and the parental behaviour of male and female collared flycatchers *Ficedula albicollis* during incubation. – Ibis, 158: 796-807.
- Kristjansson, T. O. & Jónsson, J. E. 2015: Cooperative incubation behaviour in a super dense common eider *Somateria mollissima* colony. – Bird Study, 62: 146-149.
- Lahti D. C. & Lahti a. R. 2002: How precise is egg discrimination in weavebirds?. – Animal Behaviour, 63: 1135-1142.
- Langen, T. A. 2000: Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds. – Behavioral Ecology, 11: 367-377.



- Larsen, V. A., Lieslevand, T., & Byrkjedal, I. 2003: Is clutch size limited by incubation ability in northern lapwings?. – *Journal of Animal Ecology*, 72: 784-792.
- Lee, J. K. & Lima, S. L. 2017: Hatching asynchrony in birds: Multiple nesting attempts and the nest failure hypothesis. – *The Auk*, 134: 1-10.
- Londono, G. A., Levey, D. J. & Robinson, S. K. 2008: Effects of temperature and food in incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. – *Animal Behaviour*, 76: 669-677.
- Lord, A. M., McCleery, R. & Cresswell, W. 2011: Incubation prior to clutch completion accelerates embryonic development and so hatch date for eggs laid earlier in a clutch in the great tit *Parus major*. – *Journal of Avian Biology*, 42: 187-191.
- Lyon, B. E. 2003: Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. – *Nature*, 422: 495-499.
- Lyon, B. E. 2006: Mechanism of egg recognition in defenses against conspecific brood parasitism: american coots (*Fulica americana*) know their own eggs. – *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61: 455-463.
- 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. and Freeman, B. M. (eds.), Oliver and Boyd, Edinburgh, pp 143-176.
- Marchetti, K. 2000: Egg rejection in a passerine bird: size does matter. – *Animal Behaviour*, 59: 877-883.
- Martin, T. E. 1987: Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. – *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 18: 453-487.
- Martin, T. E. & Ghalambor, C. K. 1999: Males feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation?. – *The American Naturalist*, 153: 131-139.
- 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., Oteyza, J. C., Boyce, A. J., Lloyd, P. & Ton, R. 2015: Adult mortality probability and nest predation rates explain parental effort in warming eggs with consequences for embryonic development time. – *The American Naturalist*, 186: 223-236.
- Massaro, M., Setiawan, A. N. & Davis, L. S. 2017: Effects of artificial eggs on prolactin secretion, steroid levels, brood patch development, incubation onset and clutch size in the yellow-eyed penguin (*Megadyptes antipodes*). – *General and Comparative Endocrinology*, 151: 220-229.
- Matysioková, B. & Remeš, V. 2010: Incubation feeding and nest attentiveness in socially monogamous songbirds: role of feather colouration, territory quality and ambient environment. – *Ethology*, 116: 596-607.
- Matysioková, B. & Remeš, V. 2013: Faithful females receive more help: the extent of male parental care during incubation in relation to extra-pair paternity in songbirds. – *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 155-162.
- Matysioková, B. & Remeš, V. 2014: The importance of having a partner: male help releases female from time limitation during incubation in birds. – *Frontiers in Zoology*, 11:24.
- Matysioková, B. & Remeš, V. 2018: Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. – *Evolution*, 72: 2214-2224.
- Matysioková, B., Cockburn, A. & Remeš, V. 2011: Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. – *Animal Behaviour*, 82: 1347-1356.
- Maxson, S. J. & Oring, L. W. 1980: Breeding season time and energy budgets of the polyandrous spotted sandpiper. – *Behaviour*, 74: 200-263.
- Moskát, C. & Hauber, M. R. 2007: Conflict between egg recognition and egg rejection decisions in common cuckoo (*Cuculus canorus*) hosts. – *Animal Cognition*, 10: 377-386.
- Mueller, J. A., Miller, K. D. & Bowers, E. K. 2019: Nest microclimate during incubation affects posthatching development and parental care in wild birds. – *Scientific Reports*, 9: 5161.

- Nilsson, J. F., Stjernman, M. & Nilsson, J-Å. 2008: Experimental reduction of incubation temperature affects both nestling and adult blue tits *Cyanistes caeruleus*. – Journal of Avian Biology, 39: 553-559.
- Nomi, D., Yuta, T. & Koizumi, I. 2017: Male feeding contribution facilitates multiple brooding in biparental songbird. – Ibis, 160: 293-300.
- Ohkubo, T. 2017: Neuroendocrine control of broodiness. – In: Sasanami, T. (ed.), Avian reproduction. advances in experimental medicine and biology. – Springer, Singapore, pp 151-171.
- Ospina, E. A., Cooper, C. B., Liljesthröm, M., Ardia, D. R. & Winkler, D. W. 2015: Biparental nest-attendance in chilean swallows (*Tachycineta meyeni*) breeding in Ushuaia, Argentina. – Emu, 115: 76-79.
- Pearse, A. T., Cavitt, J. F., & Cully Jr., J. F. 2004: Effects of food supplementation on female nest attentiveness and incubation mate feeding in two sympatric wren species. – The Wilson Bulletin, 116: 23-30.
- Pedler, R. D., Weston, M. A. & Bennett, A. T. D. 2016: Long incubation bouts and biparental incubation in the nomadic banded stilt. – Emu, 116: 75-80.
- Pendlebury, C. J. & Bryant, D. M. 2005: Night-time behaviour of egg-laying tits. – Ibis, 147: 342-345.
- Perrins, C. 1979: British tits. – Collins, London.
- Ricklefs, R. E., Austin, S. H. & Robinson, W. D. 2017: The adaptive significance of variation in avian incubation periods. – The Auk, 134: 542-550.
- Ridley, A. R. & van den Heuvel, I. M. 2012: Is there a difference in reproductive performance between cooperative and non-cooperative species? A southern African comparison. – Behaviour, 149: 821-848.
- Rothstein, S. I. 1975: Mechanisms of avian egg-recognition: do birds know their own eggs?. – Animal Behaviour, 23: 268-278.
- Shaffer, S. A., Clatterbuck, C. A., Kelsey, E. C., Naiman, A. D., Young, L. C., VanderWerf, E. A., Warzybok, P., Bradley, R., Jahncke, J. & Bower, G. C. 2014: As the

- egg turns: monitoring egg attendance behavior in wild birds using novel data logging technology. – PloS ONE, 9: e97898.
- Skutch, A. F. 1955: The incubation patterns of birds. – International Journal of Avian Science, 99: 69-93.
- Smiley, K. O. 2019: Prolactin and avian parental care: new insights and unanswered questions. – Hormones and Behavior, 111: 114-130.
- Šálek, M. E. & Zárbynická, M. 2014: Different temperature and cooling patterns at the blunt and sharp egg poles reflect the arrangement of eggs in an avian clutch. – PloS ONE, 10: e0117728.
- Tazawa, H 1980: Adverse effect of failure to turn the avian egg of the embryo oxygen exchange. – Respiration Physiology, 41: 137-142.
- Tomás, G. 2014: Hatching date vs. laying date: what should we look at to study avian optimal timing of reproduction?. – Journal of Avian Biology, 45: 1-6.
- Tullet, S. G. & Deeming, D. C. 1987: Failure to turn eggs during incubation: effects on embryo weight, development of the chorioallantois and absorption of albumen. – British Poultry Science, 28: 239-243.
- Vafidis, J. O., Facey, R. J., Leech, D, & Thomas, R. J. 2018: Supplemental food alters nest defence and incubation behaviour of an open-nesting wetland songbird. – Journal of Avian Biology, 49: e01672.
- Veselovský, Z. 2001: Obecná ornitologie. – Academia, Praha.
- Wesołowski, T. 2000: Time-saving mechanisms in the reproduction of marsh tits (*Parus palustris*). – Journal of Ornithology, 141: 309-318.
- White, F. N. & Kinney, J. L. 1974: Avian incubation. – Science, New Series. 186: 107-115.
- Williams, J. B. 1996: Energetics of avian incubation. – In: Carey, C (ed.), Avian energetics and nutritional ecology. – Springer, New York, pp 375-416.
- Wiltschko, W. & Wiltschko, R. 2005: Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. – Journal of Comparative Physiology A, 191:675-693.

Windsor, R. L., Fegely, J. L. & Ardia, D. R. 2013: The effects of nest size and insulation on thermal properties of Tree Swallow nests. – Journal of Avian Biology, 44: 1-6.

## 15. Přílohy

Tabulka č. 1: Kategorie inkubačního chování podle Skutche (1957) a Deeminga (2002)

Kategorie	Pohlaví	Typ chování	Variace	Příklady	
<b>Inkubují oba rodiče (biparentální)</b>	Rodiče inkubují zároveň na 2 hnízdech			Orebice rudá	
	Oba rodiče se střídají na jednom hnízdě	Kterýkoliv z rodičů inkubuje v noci	Výměna po 24 hodinových intervalech	Rybařík obojkový, Buňník obecný	
			Výměna v intervalech delších než 24 hodin	Tučňák kroužkový	
		Samice inkubuje v noci	Výměna v intervalech kratších než 24 hodin	Racek stříbřitý, Konipas kapský	
			Samec inkubuje celý den	měkkozobí, trogoni	
		Samec inkubuje v noci	Rodiče se během dne na hnízdě střídají	mravenčíkovití, pěnicovití	
Samec inkubuje celý den			Pštros dvouprstý		
<b>Inkubace pouze jedním rodičem (unisexuální)</b>	Inkubuje pouze samice	Jedna přestávka během dne		křepelky, Hoko přílbový	
		Několik přestávek během dne a noci		kolibříkovití, pěvci	
		Samice neopouští hnízdo několik dní	Samice po dobu inkubace nepřijímá potravu	bažantovití, kachnovití	
			Samice je dokrmována samcem během inkubace	zoborožcovití	
	Inkubuje pouze samec	Jedna přestávka během dne		tinamy	
		Několik přestávek během dne		Ostnák bažantí, tinamy	
		Samec neopouští hnízdo a nepřijímá potravu		Tučňák císařský, kivi, emu	
	<b>Inkubace více než 2 jedinci v jednom hnízdě</b>	Vejce snesla jedna samice	Několik dospělých pomáhá		Mlynařík americký
		Vejce sneslo vícero samic	Několik jedinců obou pohlaví sdílí inkubaci		Kukačka ani, Datel sběrač
	<b>Vejce je inkubováno jedincem jiného druhu (hnízdní parazitismus)</b>				kukačkovití, vlhovcovití, Kachnice černohlavá
<b>Vejce je inkubováno bez přítomnosti zvířecího tepla</b>				tabonovití	

Tabulka č. 2: Kategorie inkubací podle zdroje tepla a typu hnízda (Collias a Collias, 1984)

Zdroj tepla	Základní typ hnízda	Typ hnízda	Příklad
Teplota z okolí – sluneční energie, vulkanická aktivita tlející listí		Inkubátor	Tabonovití ( <i>Megapodiidae</i> )
Teplota z těla rodiče i okolí		Vejce zahrabaná v písku po část inkubace	Kulík nilský ( <i>Pluvianus aegyptius</i> )
		Vejce v hnízdě, ale rodič neinkubuje přes den	Astrildovití ( <i>Estrildidae</i> )
Zdrojem tepla je sám rodič	Bez hnízda	Vejce leží v dolíku na zemi, skále či větvi	Nody bělostný ( <i>Gygis alba</i> ), Alkou úzkozobý ( <i>Uria aalge</i> )
		Vejce položené na nohách a přikryté kůží na břiše	Tučňák cisařský ( <i>Aptenodytes forsteri</i> )
	Dutinová hnízda	Obývání předem vytvořené dutiny (sekundární dutinové hnízdičky), ve stromě, skále...	Sýkora koňadra ( <i>Parus major</i> ), lejsek bělokrký ( <i>Ficedulla albicollis</i> )
		Vyhroubení dutiny v zemi, břehu toku, stromu	Břehule říční ( <i>Riparia riparia</i> ), datlovití ( <i>Picidae</i> )
		Vyhroubení dutiny v termišti či mraveništi	Aratinga oranžovočelý ( <i>Eupsittula canicularis</i> ), Datel rezavý ( <i>Micropternus brachyurus</i> )
	Otevřená hnízda (tvar jednoduchých misek až po skoro uzavřené)	Hnízdo na zemi	albatros stěhovavý ( <i>Diomedea exulans</i> ), rybákovití ( <i>Sternidae</i> ), rackovití ( <i>Laridae</i> )
			Hnízdo na útesu, stěně domu, v jeskyni či v komíně
		Hnízdo na vodní hladině	Rybák černý ( <i>Chlidonias niger</i> ), potápkovití ( <i>Podicepsidae</i> )
		Přípevněné k rostlinám nad zemí či vodní hladinou	Rákosník obecný ( <i>Acrocephalus scirpaceus</i> ), Snovač kaferský ( <i>Euplectes orix</i> )
		V keři či na stromě (velká diverzita tvarů)	Hrdlička divoká ( <i>Streptotelia turtur</i> ), orel bělohlavý ( <i>Haliaeetus leucocephalus</i> )
		Kopulovitá hnízda	V tunelu v břehu nebo dutině ve stromu
	Hnízdo z různých rostlinných materiálů, na zemi nebo blízko u země		pitovití ( <i>Pittidae</i> ), chřástalovití ( <i>Rallidae</i> )
	Hnízda z bláta nebo z bláta a kravského trusu		Jiříčka obecná ( <i>Delichon urbica</i> ), hrnčířník prostý ( <i>Furnarius rufus</i> )
	Zavěšené hnízdo z rostlin a vlny		moudivláček lužní ( <i>Remiz pendulinus</i> )
	Zastřešené velkým listem		Krejčířici z čel. <i>Cisticolidae</i>
Rostlinný materiál pospojovaný pavučinami či houbovými vlákny	Strdimilovití ( <i>Nectaneriidae</i> )		
"Doškové" hnízdo ze stébel trav	Přádelníci z čel. <i>Ploceidae</i>		
Hnízdo spředené z čerstvých rostlin a ohebného rostlinného materiálu	snovačovití ( <i>Ploceidae</i> )		
Hnízdí v cizích hnízdech	Využívají opuštěná hnízda	kalousi (rod <i>Asio</i> )	
	Hnízdní parazité	Vlhovcovití ( <i>Icteridae</i> ), kukačkovití ( <i>Cuculidae</i> )	

