

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE

KOMFORTNÍ CHOVÁNÍ A JEHO ROZLOŽENÍ V RÁMCI
DNE, NA PŘÍKLADU KULÍKA ŘÍČNÍHO (*CHARADRIUS*
DUBIUS) V PRŮBĚHU INKUBACE

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

Bakalantka: Ing. Karolína Švábová

2022

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Ing. Karolína Švábová

Environmentální vědy
Aplikovaná ekologie

Název práce

Komfortní chování a jeho rozložení v rámci dne, na příkladu kulíka říčního (*Charadrius dubius*) v průběhu inkubace

Název anglicky

Time spent with preening, and its diel timing, on the case of incubating Little-ringed Plovers (*Charadrius dubius*).

Cíle práce

Cílem teoretické části práce bude důkladné shrnutí současných znalostí o komfortním chování u obratlovců, se zvláštním zřetelem na ptáky, a to zejména v období reprodukce. Shrnuty budou poznatky o době strávené úpravou peří a jinými komfortními aktivitami, jejím rozložení v rámci dne, a faktorech, které tyto patrnosti ovlivňují.

Cílem praktické části práce bude vyhodnocení časových patrností komfortního chování u inkubujících kulíků říčních (*Charadrius dubius*).

Metodika

Bude provedena důkladná literární rešerše, zejména s využitím volně dostupné databáze Google Scholar.

V rámci praktické části budou zpracovány videonahrávky získané natáčením inkubujících kulíků říčních. Vyhodnocení nahrávek proběhne v programu BORIS, a to na základě předem vypracovaného protokolu. Data o době strávené komfortním chováním, jakož i jejím rozložení v průběhu dne budou následně statisticky vyhodnoceny v programu R.

Doporučený rozsah práce

25 stran

Klíčová slova

Kulík říční, komfortní chování, čištění peří, inkubace

Doporučené zdroje informací

Brynychová, Kateřina, et al. "Daily Rhythms of Female Self-maintenance Correlate with Predation Risk and Male Nest Attendance in a Biparental Wader." *Journal of Biological Rhythms* 35.5 (2020): 489-500.

DEEMING, D C. *Avian incubation : behaviour, environment, and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002. ISBN 0-19-850810-7.

Sládeček, Martin, et al. "Parental incubation exchange in a territorial bird species involves sex-specific signalling." *Frontiers in zoology* 16.1 (2019): 1-12.

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Kateřina Brynychová

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2021

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2021

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 12. 03. 2022

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Komfortní chování a jeho rozložení v rámci dne, na příkladu kulíka říčního (*Charadrius dubius*) v průběhu inkubace vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědoma, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 21. 3. 2022

.....

(podpis autorky práce)

PODĚKOVÁNÍ

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucímu své bakalářské práce Mgr. Martinovi Sládečkovi, Ph.D. za jeho cenné rady, ochotu, přístup a čas, jeho kolegyni Ing. Kateřině Brynychové za poskytnuté informace a své rodině za podporu a trpělivost.

Abstrakt

Název práce: Komfortní chování a jeho rozložení v rámci dne, na příkladu kulíka říčního (*Charadrius dubius*) v průběhu inkubace

Předložená bakalářská práce se zabývá tématem komfortního chování u ptáků se zaměřením na frekvenci čištění (dále jako preening) během inkubace a jeho rozložení v průběhu dne u kulíka říčního (*Charadrius dubius*). Obecně je komfortní chování jedním z typů chování zvířat, které plní především funkci péče o tělesnou schránku zvířete a významně ovlivňuje jeho přežívání. Péče o tělesnou schránku však není jedinou funkcí tohoto chování. V dnešní době je již známo, že plní také funkci sociální. Komfortní chování zahrnuje péči o srst, peří, kůži, drbání, protahování se, škrábání, koupání, spánek apod. Ptáci věnují péči o své opeření až 15 % svého času v závislosti na druhu. Je to dáno především složitější strukturou peří oproti povrchu těla jiných živočišných tříd a také jeho unikátní funkcí – schopností letu.

U kulíka říčního bylo zjištěno, že se preeningu věnoval průměrně 1,5 minuty na hodinu inkubace. Dále se ukázalo, že denní rytmus preeningu byl unimodální s vrcholem v odpoledních hodinách. Naopak během noci se kulík preeningu nevěnoval téměř vůbec. Bylo také zjištěno, že frekvence preeningu kulíka nebyla závislá na dni, kdy začali rodiče inkubovat, ani na pokročilosti inkubované snůšky v rámci inkubační periody.

Klíčová slova: čištění, preening, hnízdění, rodičovská péče, biparentální inkubace, rytmicita, inkubační perioda

Abstract

Title: Comfort behaviour and its distribution during the day on an example of *Charadrius dubius* during incubation period

This bachelor thesis deals with the topic of comfort behaviour in birds with a focus on the frequency of preening during incubation and its distribution during the day in the Little Ringed Plover (*Charadrius dubius*). In general, comfort behavior is one of the types of animal behaviour that primarily serves the function of caring for the animal's body and significantly affects its survival. However, body care is not the only function of this behaviour. Today, it is already known that it also fulfills a social function. Comfort behaviour includes caring for fur, feathers, skin, scratching, stretching, bathing, sleeping, etc. Birds take care of their plumage for up to 15% of their time, depending on the species. This is mainly due to the more complex structure of feathers compared to the body surface of other animal taxa and also its unique function – ability to fly.

The Little Ringed Plover was found to spend an average of 1,5 minutes per hour of recorded incubation. Furthermore, it turned out that the daily rhythm of preening was unimodal with a peak in the afternoon. On the contrary, during the night, the plover did not preen almost at all. It was also found that the frequency of the preening of the plover did not depend on the day when the parents started incubating, nor on the progress of the incubated clutch within the incubation period.

Key words: self-maintenance, preening, incubation, parental care, biparental incubation, rhythmicity, Little Ringed Plover, incubation period

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Chování zvířat	1
1.2	Komfortní chování zvířat.....	3
1.2.1	Komfortní chování ptáků.....	6
1.3	Rodičovská péče	9
1.3.1	Rodičovská péče ptáků a inkubace.....	10
1.4	Modelový druh – kulík říční (<i>Charadrius dubius</i>)	15
2	Cíl práce	20
3	Metodika.....	21
3.1	Metodika výběru a sledování hnízd.....	21
3.2	Metodika zpracování videí	22
3.3	Metodika statistické analýzy	22
4	Výsledky	24
5	Diskuze.....	26
6	Závěr	29
7	Literatura	30
8	Seznam a zdroje obrázků	46

1 Úvod

1.1 Chování zvířat

Chováním zvířat rozumíme velmi širokou škálu veškerých jejich projevů od malého škrubnutí svalů až po sofistikovanou sociální interakci (Chris Barnard, 2004). Jsou to projevy jak motorické (na příklad let, běh, probírání srsti apod.), tak statické (na příklad úplná strnulost jako obrana před objevením predátorem). Chování zahrnuje všechny pozorovatelné procesy, kterými zvíře reaguje na vnímané změny ve vnitřním stavu svého těla nebo ve vnějším světě (Chris Barnard, 1983).

U každého projevu chování zkoumáme následující (Tinbergen, 1963):

1. Jakou funkci má daný projev a jak přispívá k přežití a reprodukčnímu úspěchu jedince.
2. Evoluci daného chování v kontextu vývoje morfologických znaků.
3. Příčinu chování, tj. vnitřní a vnější faktory k němu vedoucí.
4. Ontogenezi chování během vývoje jedince.

Sledování a hodnocení zvířecího chování je natolik významné, že pro něj byl vytvořen i samostatný obor – etologie. Dokonalá znalost chování je totiž základním předpokladem ochrany zvířat (Gonyou, 1994).

Chování je ovlivněno nejen vnějšími, ale také vnitřními podněty, jejichž celkovému působení se říká motivace. Motivace se týká připravenosti zvířete projevit specifické chování a pro každé takové chování existuje určité množství motivace (Immelmann, 1980). Mezi faktory ovlivňující chování, které nikdy nepůsobí samostatně, ale v různé kombinaci a vztazích, patří: vnitřní smyslový podnět, který souvisí s hladem a žízní detekovanými smyslovými buňkami; motivační klíčový podnět, který může ovlivnit připravenost reagovat jedním vzorcem chování uvolněným jinými podněty; hormony, jejichž hladina v krvi může významně ovlivnit připravenost reagovat (na příklad v případě sexuálního chování); vnitřní rytmus neboli vnitřní hodiny, jejichž působení je znatelné především na 24hodinové nebo cirkadiální bázi; zralost zvířete – zvíře může se vzrůstající zralostí reagovat jinak; předešlá historie chování – většinou je motivace větší s delším uplynulým časem od předešlého výskytu chování; autonomní produkce excitačního potenciálu v centrální nervové soustavě, která je zodpovědná za spontánní prvky chování (Becker-Carus et al., 1972; Immelmann, 1980). V souvislosti s motivací je také zaveden pojem konfliktního

chování, které je následkem střetu dvou motivací a které může vyústit s ambivalentní¹, přeskokové² nebo přeorientované³ chování.

Nejjednodušší formou chování jsou reflexy, které jsou automatické, stereotypní jednotky chování, obvykle v reakci na jednoduchý podnět, jejichž výskyt se může lišit v závislosti na kontextu a návyku, ale jejich forma nikoli. Reflexy umožňují zvířeti reagovat automaticky a obvykle rychle na důležité vnitřní a vnější události (Barnard, 2004). Pro úplnost se rozdělují na podmíněné (vyžadující znalost spouštěcího stimulu) a nepodmíněné (nezávislé na předchozí zkušenosti) (Immelmann, 1980).

Složitější formou je komplexní chování, které zahrnuje nejen spouštěcí podnět, jak je tomu u reflexu, ale i vnitřní faktory zvířete. Jak uvádí Immelmann (1980), reflexy a komplexní chování se liší ve dvou bodech. Prvním je to, že reflex odpovídá na stejný podnět vždy stejně, zatímco komplexní chování odpovídá na stejný podnět různými způsoby. Druhým bodem je pak skutečnost, že reflex „pasivně čeká“, zvíře nevyhledává záměrně situace, ve kterých by ho mohl uplatnit, zatímco u komplexních vzorců chování může jedno chování vést ke druhému (na příklad vhodné apetenční⁴ chování vede ke konzumatornímu chování).

Chování můžeme obecně rozdělit na vrozené a naučené. Druhé jmenované se jeví jako stále významnější u vývojově mladších a evolučně vyšších skupin (Eibl-Eibesfeldt & Kramer, 1958). Již Lorenz (1937) zdůrazňoval, že oba tyto typy chování jsou velmi úzce spjaté. Navíc se podíly obou mohou významně lišit i u blízce příbuzných druhů. Vrozené chování je geneticky podmíněné, přetrvává po celý život a jeho základem jsou nepodmíněné reflexy (sací, polykací apod.). Složitější formou vrozeného chování je instinkt, jehož základem je vrozené chování, může být však doplněn i naučenými vlastnostmi. Naproti tomu naučené chování je získané během života adaptací na okolní podmínky a jeho základní jednotkou jsou podmíněné reflexy (Eibl-Eibesfeldt, 1970; Immelmann, 1980).

Podle toho, o jaké projevy se jedná a v souvislosti s jakou činností nebo interakcí se vyskytují, mluvíme na příklad o potravním chování (typ a způsob získávání potravy), sociálním chování (projevy při setkání dvou a více jedinců, které dále můžeme rozlišovat na agresivní chování, teritoriální chování, hrozbu, imponující chování, sociální hierarchii a další), sexuální chování, které patří mezi nejvýznamnější

¹ Ambivalentní chování – v rychlém sledu se střídající projevy dvou různých motivací.

² Přeskokové chování – zdánlivě „nesmyslné“ chování nevplývající ani z jedné či druhé motivace.

³ Přeorientované chování – vznik především z konfliktu útekové a útočné motivace.

⁴ Obecně: vyhledávání klíčového podnětu.

základní životní projevy zvířat, rodičovském chování (tj. péče o potomstvo, podrobně v kapitole 1.3) či zajišťujícím chování.

Zajišťující chování zaručuje udržení jedince v perfektní kondici nutné k životu v daném prostředí. Je snadno pozorovatelné, většinou velmi konzervativní, jednoduché, a proto umožňuje porozumět vnitřním i vnějším regulačním procesům, a zároveň slouží jako pramen pro studium evoluce. Jedná se o tzv. homeostázi neboli soubor regulačních mechanismů udržujících rovnováhu mezi organismem a vnějším prostředím. Kromě udržování tělesné teploty a vodní a iontové rovnováhy sem řadíme také chování zajišťující integritu organismu, výměnu plynů a látek, obranu a ochranu proti parazitům a predátorům, výměnu plynů a látek a tzv. komfortní chování (Veselovský, 2008), které bude popsáno v kapitole 1.2.

Každé chování stojí určitý čas a energii, přičemž je zřejmé, že zvíře se nemůže věnovat více typům chování současně. Jedinci proto musí volit kompromisy a vhodnou skladbu chování tak, aby benefity vyplývající z daného chování pokud možno převyšovaly náklady na něj vynaložené, a maximalizovali tak svoje fitness⁵ (Cuthill & Houston, 1997).

1.2 Komfortní chování zvířat

Povrch těla jedinců různých tříd je opatřen rozmanitými strukturami, jako je srst, peří, šupiny, bodliny atd., které primárně slouží k ochraně těla, izolaci, termoregulaci, ale i k maskování či ozdobě. Kromě autonomních regulačních reflexů s nimi spojených souvisí s tímto vnějším povrchem těla živočichů různých taxonů další rozmanité chování jako úprava srsti a peří; odstranění cizích předmětů, špíny, mastnoty a parazitů; aplikování různých substancí (na příklad výměšek kostrční žlázy u ptáků) a sensorická stimulace kůže – jinými slovy péče o povrch těla (Spruijt et al., 1992).

⁵ Fitness neboli biologická zdatnost – jedná se o kvantitativní znázornění přírodního a sexuálního výběru v rámci evoluční biologie. Popisuje reprodukční úspěch jedince, ať už je definován genotypem nebo fenotypem, a rovná se průměrnému příspěvku do genofondu příští generace tvořené jedinci daného genotypu nebo fenotypu. Jedná se o relativní pojem, který je často spojován s typickým jedincem. Jedinci s největším fitness v populaci jsou ti, kteří mají největší počet potomků v poměru k počtu potomků ostatních jedinců v populaci (Begon et al., 2006). Rozlišujeme exkluzivní fitness – zdatnost samotného organismu, a inkluzivní fitness – zdatnost organismu i jeho příbuzných.

Komfortní chování, do kterého řadíme právě péči o povrch těla, tzv. grooming (kam spadá allo- a autogrooming)⁶, protahování se, poškrábání se, koupání apod., má různé účely a je rozšířeno v celé zvířecí říši (na příklad u savců (Eckstein & Hart, 2000; Giorgi et al., 2001; Schino & Aureli, 2008), ptáků (Ainley, 1974; Mckinney, 1966; Walther, 2003), ryb (Bshary & Schäffer, 2002), koryšů (Schmidt & Derby, 2005) a hmyzu (Basibuyuk & Quicke, 1999; Sumana & Starks, 2004)). Savci, ptáci a hmyz navíc tráví tímto chováním významnou část svého času (I. Barber et al., 2000; Cotgrave & Clayton, 1994; Hart et al., 1992; Kovac, 1993; Murray, 1990; Tanaka & Takefushi, 1993). Na příklad primáti (*Primates*), u kterých je allogrooming velmi nápadný a běžný, jím tráví až 20 % svého času v závislosti na druhu a okolnostech (Goosen, 1987), přičemž s rostoucí velikostí skupiny se čas trávený groomingem do určitého počtu jedinců zvyšuje (Dunbar, 1991). Krysy (*Rattus*) mohou trávit péčí o tělo 25-40 % svého bdělého času, a to většinou před denním spánkem nebo po něm (Bolles, 1960; Lankrijer & Nijssen, 1982). Krávy (*Bos*) se zapojují do allogroomingu pouze na 5 minut denně, výjimečně na 10 a více minut (a to přednostně během noci), přičemž předmětem jsou nedosažitelné části těla majitele, tedy hlava a krk (Val-Laillet et al., 2009). Příklady allogroomingu zobrazuje Obrázek 1.



Obrázek 1: Příklady allogroomingu u různých druhů (www.reed.edu, www.researchgate.com, www.pics.alphacoders.com, www.asianapiculture.org).

⁶ Allogrooming – vzájemná péče mezi jedinci prostřednictvím čištění peří, srsti nebo pokožky od parazitů.

Autogrooming – jedná se o obdobu allogroomingu, avšak v tomto případě pečuje jedinec sám o sebe.

Studii zabývajícími se komfortním chováním byly prokázány jak tělesné, tak sociální funkce tohoto chování. K tělesným patří udržování dobrého tělesného stavu (na příklad kontrola parazitů), tepelná izolace, svalová kondice (Ainley, 1974; Booth et al., 1993; Giorgi et al., 2001; Hawlena et al., 2007; Mooring & Blumstein, 2004) nebo udržování pohlavních znaků. Sociální funkce komfortního chování souvisí s životem jedinců ve skupině (Palestis & Burger, 1998) a také hraje roli v sociálních vztazích (Hart & Hart, 1992; Schino et al., 1988; Schino & Aureli, 2008). Dobrým příkladem mohou být primáti, u kterých allogrooming udržuje sociální vazby, odvrací agresivní útoky (de Waal & Luttrell, 1986; Silk, 1982) a posiluje aliance (Seyfarth & Cheney, 1984; Silk, 1982). Často je grooming směřován ve prospěch dominantních jedinců (Fairbanks, 1980; Seyfarth, 1976, 1980).

Jak už bylo řečeno výše, komfortní chování můžeme pozorovat u různých tříd. Morfologie komfortního chování u členovců (*Arthropoda*) je často specifická pro konkrétní druh a sloužila k určení taxonomie a fylogenetiky některých skupin. U včel (*Apis*) bylo prokázáno, že grooming nezastává jen roli péče o tělo, ale má také sociální aspekt. To dokládá různá frekvence čištění tykadel včel v závislosti na obsahu cukru v potravě, u které se předpokládá funkce sociálního signálu pro ostatní včely společenstva (Pflumm, 1985; Thomson, 1986).

Speciálním příkladem komfortního chování u členovců je potírání antibiotického sekretu metapleurální žlázy po celém těle mravenců. Ten je chrání před růstem bakterií a hub. U členovců se vyskytuje také allogrooming známý spíše u ptáků a savců. U termitů (*Bifiditermes beesonii*) hraje roli při námluvách, u včel plní funkci odstraňování ektoparazitů a zbytků kůže a provádí ho malý počet specializovaných včel společenstva (Kolmes, 1989).

U savců existuje velká škála projevů komfortního chování, mezi které patří péče o povrch těla, protahování se, škrábání, koupání, okusování, válení se, tření atd. Tyto projevy slouží k odstranění ektoparazitů a špíny, pomáhají při termoregulaci, komunikaci s ostatními jedinci na základě pachů a díky antibakteriálním vlastnostem slin také k hojení ran (Borchelt, 1980). Stejně jako u jiných taxonů i u savců byly prokázány další funkce komfortního chování nad rámec péče o povrch těla. Příkladem mohou být různé druhy pouštních hlodavců vylepšujících si svou srst koupáním v prachu, který absorbuje nadbytečný tuk ze srsti (Barber & Thompson, 1990). Dalším příkladem u hlodavců je termoregulace díky odpařující se vodě ze srsti (Hainsworth, 1967). Výměšky žláz roztírané během groomingu mohou také

fungovat jako atraktivní chemické signály během sociální interakce (Thiessen et al., 1983).

V některých případech se zdá projev komfortního chování v danou chvíli jako irelevantní. Stává se to v okamžiku, kdy jsou aktivovány dva systémy chování zároveň nebo kdy je průběh aktivované behaviorální aktivity zablokován. Tomuto chování říkáme přeskokové. V takovém případě nehraje komfortní chování roli péči o povrch těla, ale je projevem stavu nerozhodnosti nebo motivační vnitřní rozpolcenosti jedince (Tinbergen, 1952). Toto přeskokové chování bylo zaznamenáno u různých taxonů jako na příklad u hmyzu (Pflumm, 1985), savců (Diezinger & Anderson, 1986) a ptáků (Delius et al., 1976).

1.2.1 Komfortní chování ptáků

Pod pojmem komfortní chování ptáků rozumíme různé druhy činností, které jsou většinou spojeny se stavem a funkčností jejich opeření a udržováním funkční stavby těla zvyšováním proprioceptivní citlivosti a cirkulací ve svalech (Ainley, 1974; Mckinney, 1966; Simmons, 1985). Těmito činnostmi jsou především čištění (dále jako preening), škrábání, koupání, popelení, slunění, namravenčování, protahování se, natřásání či čechrání peří, ale také na příklad péče o zobák nebo spánek (Moyer & Clayton, 2004).

Několik studií prokázalo, že ptáci tráví komfortním chováním významnou část svého času. Metaanalýza, do které bylo zahrnuto 62 ptačích druhů, odhalila, že ptáci věnují denně 9,2 % svého času komfortnímu chování (Cotgrave & Clayton, 1994), z toho většina času (92,6 %) byla věnována preeningu. U některých druhů dosahovalo komfortní chování až 15 % času (15 % u racků (*Laridae*) (Delius, 1970), 14 % u křepelky japonské (*Coturnix japonica*) (Schmid & Wechsler, 1997) a 14,9 % u pávů (*Pavonini*) (Walther, 2003)).

Peří ptáků má komplexní strukturu, unikátní mezi momentálně žijícími obratlovci (Prum & Brush, 2002), a hraje důležitou roli v různých etapách života ptáků včetně fyzické ochrany, termoregulace, létání či výběru partnerů (Andersson, 1994; Wolf & Walsberg, 2000). Zároveň na něj významným způsobem působí bakterie, paraziti živící se kreatinem, ultrafialové záření a mechanické opotřebení, které mohou snížit jeho kvalitu a funkčnost (Kose & Moller, 1999).

Obměna peří může být energeticky náročná a u některých druhů dokonce dočasně omezuje létání (Haukioja, 1971). Z těchto důvodů ptáci vynakládají na péči o své opeření značné úsilí (Moyer & Clayton, 2004).

Preening se často objevuje v pravidelných intervalech, což nasvědčuje vnitřnímu regulačnímu mechanismu (Delius, 1988; Greer & Capecchi, 2002). Navíc se předpokládá, že vzhledem k jeho přímé vazbě na funkčnost opeření, která je nezbytná pro let, hraje preening u ptáků v rámci jejich repertoáru aktivit důležitější roli, než je péče (grooming) u savců (Delius, 1988). Ostatní nepravidelné komfortní chování jako koupání, popelení, slunění a namravenčování jsou často spuštěny nějakým vnějším stimulem (Borchelt, 1975; Cade, 1973; Delius, 1988; Lustick et al., 1978).

Preening je také důležitou obranou proti ektoparazitům, kteří se v důsledku nedostatečného či nedůkladného preeningu mohou přemnožit (Brown, 1972, 1974; Clayton, 1991), a mít tak vliv na přežití nebo na úspěch u partnerů (Clayton, 1990). Během preeningu nanáší ptáci z kostrční žlázy na peří olejovitý sekret, který mimo jiné pomáhá chránit peří před těmito parazity (Shawkey et al., 2003). Leclaire et al. (2014) zjistili, že ptáci investují svou energii do preeningu jako nákladného způsobu obrany v závislosti na množství bakterií v peří. Nutno podotknout, že ne všechny bakterie v peří jsou patogeny. Některé jsou součástí normální mikroflóry (Tannock, 1995). Ostatní bakterie však degradují keratin (tzv. keratinolytické bakterie), a poškozují tak peří. Tím mohou snižovat fitness jedince zhoršením termoregulace, schopnosti letu či signalizace (Leclaire et al., 2014). Příkladem může být jejich negativní působení na vodoodpudivost (Eliason & Shawkey, 2011; Giraudeau et al., 2010; Rijke, 1970), což úzce souvisí právě se schopností termoregulace a efektivního letu.

Barbosa (1996) provedl zajímavou studii na bahňácích, ve které zjistil, že druhy s delším zobákem tráví preeningem více času než druhy s kratším zobákem. Tato skutečnost je dána horší efektivitou čištění v případě delšího zobáku. Zároveň pozoroval u druhů s delším zobákem četnější škrábání nohou, které může do jisté míry nahradit neefektivní preening dlouhozobých druhů. Na Obrázku 2 je vidět druh bahňáka při preeningu.



Obrázek 2: Břehouš černoocasý (*Limosa limosa*) během preeningu (www.flickr.com).

S preeningem peří úzce souvisí koupání, respektive mu často předchází. To sestává z několika aktivit, během kterých dojde ke smáčení peří: ponoření hlavy, mávání křídel ve vodě či ponoření celého těla. Tyto aktivity jsou doplněny plácáním zobákem do vody a jeho mytím, škrábáním hlavy a zobáku, čištěním křídel, máváním křídel, třepáním ocasu či hlavy. Ke koupeli často dochází po různých aktivitách jako na příklad po jídle, inkubaci či námluvách. Po koupeli pak následuje důkladné otřepání a preening pro finální vysušení a úpravu peří s následným natřením peří výměškem kostrční žlázy (van Rhijn, 1977).

Vodu lze u některých druhů vyměnit i za sníh. Některé druhy (na příklad strnadi (*Emberiza*) či skřivani (*Alauda*)) především suchých oblastí zase místo vody či sněhu používají prach a tzv. se popelí. Prach pomáhá odstranit nečistoty z peří, absorbuje nadbytečný maz ze žlázy a bojuje proti parazitům (Veselovský, 2008).

Škrábání je další doplňující aktivita preeningu, protože si ptáci nedosáhnou zobákem na hlavu a škrábání pomáhá mimo jiné odstranit uvolněné peří. Některé druhy dokonce nanesou výměšek kostrční žlázy na zobák, otřou si ho nohou a tou si pak poškrábou hlavu spolu s nanesením výměšku. Mezi druhy se rituál škrábání liší, a i velice blízké druhy mohou vyznávat jiný způsob. Nikdy ho však druhy nezaměňují. První způsob spočívá v přímém škrábání hlavy nohou – pod křídlem, druhý způsob pak ve škrábání hlavy nohou přes jedno spuštěné křídlo. Druhy, které se zdržují většinou na zemi, mají tendenci škrábat se pod křídlem. Ty, které jsou primárně stromové, pak naopak přes křídlo. Lze předpokládat, že škrábání pod křídly pomáhá udržovat křídla ptáků žijících na zemi v čistotě (Ehrlich et al., 1988).

Z výše uvedeného vyplývá, že čas věnovaný komfortnímu chování nemůže být věnován jiným aktivitám, což může znamenat vynaložení dalších energetických nákladů, včetně těch nepřímých. Často se jedná o vynaložení energie na komfortní chování na úkor odpočinku, opatrnosti před predátory a shánění potravy. Tento fakt dokládá studie porovnávací čas věnovaný tomuto chování u divokých ptáků a těch držených v zajetí. Během ní bylo zjištěno, že u sledovaných druhů strávili jedinci 8,7 % času komfortním chováním, zatímco jedinci v zajetí dokonce 15,8 % času (Walther & Clayton, 2004). Tento významný rozdíl je daný skutečností, že ptáci v zajetí mají zpravidla neomezený přísun potravy (nemusí tak čas věnovat jejímu shánění), a zároveň nemusí být ostražití před predátory. Mohou tedy věnovat čas komfortnímu chování.

Posledně jmenovaný článek (Walther & Clayton, 2004) na základě svého předpokladu také potvrdil, že ptáci s ozdobným opeřením věnují více času komfortnímu chování oproti druhům bez výraznějšího opeření s cílem být atraktivnější pro potenciální partnery, což potvrzuje sociální aspekt tohoto chování. Dále pak prokázala také pozitivní souvislost mezi délkou opeření a časem stráveným péčí o něj.

1.3 Rodičovská péče

Rodičovská péče může být obecně definována jako negenetický příspěvek rodiče, který přímo nebo nepřímo přispívá k přežití nebo reprodukčnímu úspěchu potomka (Blumer, 1979). Obecně se dá říct, že rodičovská péče se očekává tehdy, když benefity pro fitness pečujícího rodiče/pečujících rodičů převáží nad náklady spojené s péčí (Klug & Bonsall, 2014). Forma a čas strávené péčí o potomky ovlivňují také vzorce sociálních skupin v rámci populací (Clutton-Brock, 1991). V živočišné říši existuje velká variabilita v míře, v jaké se jeden nebo oba rodiče zapojují do péče o potomky (Clutton-Brock, 1991). Dokonce v rámci druhů existuje polymorfismus rodičovské péče v jedné populaci. Tento polymorfismus byl pozorován jak u ptáků (na příklad Tuttle, 2003), tak u ryb (Oliveira et al., 2001). Tento polymorfismus se může vyskytnout, když je kompromis mezi rodičovskými náklady nebo přínosy pro potomky ovlivněn fyziologickým stavem rodiče nebo podmínkami prostředí hnízda. To znamená, že vhodná rodičovská strategie může záviset na podmínkách specifických pro konkrétní rodičovské úsilí (Stahlschmidt et al., 2012).

Jaké pohlaví poskytuje péči závisí na množství faktorů včetně způsobu oplodnění, působení selekce na samce a samice a jistota rodičovství. U druhů s externím

oploďněním jsou důležitými determinanty rolí jednotlivých pohlaví v rodičovské péči kompromisy mezi růstem a reprodukci. U druhů s interním oploďněním je nejhodnějším poskytovatelem rodičovské péče to pohlaví, které poskytlo rodičovskou tkáň, což bývá často, nikoli však vždy samice (Royle et al., 2012).

Rodičovská péče je dobře pozorovatelná a popsána jak u savců a ptáků (Clutton-Brock, 1991), tak u plazů (Shine, 1988).

1.3.1 Rodičovská péče ptáků a inkubace

U ptáků pozorujeme široké spektrum vzorců rodičovské péče od plodového parazitismu, při kterém se neprojevuje žádné rodičovské chování, až po celodenní péči jednoho nebo obou rodičů o vejce a mláďata. Více než 99 % druhů ptáků poskytuje určitou formu rodičovské péče, avšak typ a množství poskytované péče a její povaha a rozsah, ve kterém přispívají samec a samice, se mezi ptačími druhy významně liší. Tyto rozdíly jsou spojeny hlavně se systémem páření a se způsobem vývoje mláďat, ale roli hrají také další faktory jako typ stanoviště, strava, vlastnosti snůšky či odchylky v chování rodičů (Silver et al., 1985).

Nejčastějším typem rodičovské péče u ptáků je tzv. biparentální péče (péče obou rodičů). Tento typ se vyskytuje u více jak 90 % žijících druhů (Kendeigh, 1952). Pro srovnání – u ostatních zvířecích tříd se biparentální rodičovská péče – pokud vůbec – vyskytuje v menší míře než uniparentální péče (péče jednoho rodiče), ať už poskytovaná samicí nebo samcem (Clutton-Brock, 1991).

Očekává se, že v rámci rodičovské péče budou oba rodiče spolupracovat, neboť spolupráce většinou zvyšuje šanci jejich potomků na přežití (Clutton-Brock, 1991). Rodičovská péče však zahrnuje významnou investici, a může se proto objevit střet zájmů mezi rodiči, tzv. konflikt mezi pohlavími (Trivers, 1972), který je jedním z hlavních evolučních střetů zájmu v rodině a zabývá se množstvím péče, které by měl každý z rodičů poskytovat společným potomkům (Lessels & McNamara, 2012). Je to dáno tím, že oba rodiče benefitují z péče o potomky poskytnuté oběma rodiči, ale každý rodič vynakládá svoji energii a náklady za svou péči, což může negativně ovlivnit jeho vlastní fitness. Výsledkem je to, že fitness jednoho rodiče je maximalizováno větším podílem péče poskytované druhým rodičem (Lessels, 2012; Trivers, 1972).

Inkubace jako součást rodičovské péče o budoucí potomky ptáků patří ke klíčovým procesům reprodukce u ptáků (Deeming, 2002; White & Kinney, 1974), který

najdeme u naprosté většiny druhů. Během inkubace řeší inkubující rodiče efektivní rozvržení času a energie na základě proměnlivých okolních podmínek (Barbosa, 1996).

Již v roce 1957 (Skutch) byly popsány dva typy inkubačního chování, a to jednak sdílená inkubace oběma rodiči, tzv. biparentální inkubace, a inkubace, na které se podílí výhradně jeden rodič, a to buď samice (gyneparentální inkubace, dochází k ní ve většině těchto případů) nebo samec (androparentální inkubace) (Williams, 1996). Biparentální inkubace je zvláště citlivou fází sociální synchronizace, kdy se dva nepříbuzní jedinci musí sladit ve svých aktivitách, tzv. individuálních rytmech (Emlen & Oring, 1977). Tento typ inkubace je využíván přibližně 50 % všech hnízdících ptačích druhů a je častější u „nepěvců“ (v 80 %) než u pěvců (*Passeriformes*). Gyneparentální inkubace je využívána u 37 % hnízdících druhů a je častější u pěvců (67 %). Androparentální inkubace se vyskytuje pouze u 6 % hnízdících druhů, na příklad u běžců (*Paleognathae*) (Deeming, 2002; Skutch, 1957; Van Thyne & Berger, 1959).

Až do začátku 90. let 20. století byla inkubace spojovaná s nízkými energetickými náklady. Mělo se dokonce zato, že inkubující pták vynaloží až o 15-18 % méně energie než odpočívající jedinec (Walsberg & King, 1978a, 1978b). Přelom nastal na konci 80. let a v 90. letech, kdy bylo publikováno několik článků vyvracejících tuto domněnku (Coleman & Whittall, 1988; Moreno & Carlson, 1989; Nilson & Smith, 1988; Smith, 1989; Tatner & Bryant, 1993), kterou podpořilo první formální review na toto téma (Williams, 1996). To shrnulo následující: a) výdej energie během inkubace je významně vyšší než u odpočívajícího jedince, přinejmenším u ptáků inkubujících při teplotě pod jejich termálně neutrální zónou, b) energetické náklady znovuzahřátí vajec po inkubační recesi mohou být značné, c) výdej energie během inkubace je vyšší, pokud rodiče inkubují větší snůšky, d) přinejmenším u gyneparentální inkubace neexistuje evidence, že by výdej energie byl nižší během inkubace než u dalších fází reprodukce a e) inkubace může vést k významnému nedostatku energie kvůli dlouhodobému energetickému výdeji za současného omezeného přísunu energie.

Bylo prokázáno, že inkubace je energeticky náročná v případě neasistované uniparentální inkubace (Aldrich & Raveling, 1983; Ardia et al., 2009; Bryant & Bryant, 1999; Cresswell et al., 2004; Reid et al., 1999) či v extrémních případech biparentální inkubace, ze které se z nějakého důvodu – alespoň dočasně – stává uniparentální inkubace (Chaurand & Weimerskirch, 1994; Davis, 1982; Gauthier-

Clerc et al., 2001; Weimerskirch, 1995). V takovém případě dokonce existuje i hranice tělesné hmotnosti, pod kterou ptáci přerušují inkubaci a opouští hnízdo (Aldrich & Raveling, 1983; Chaurand & Weimerskirch, 1994; Gauthier-Clerc et al., 2001; Weimerskirch, 1995).

Naproti tomu během běžné biparentální inkubace se očekávají celkově nižší energetické náklady, protože každý z rodičů má vždy prostor pro doplnění spotřebované energie během inkubace druhého rodiče (Tinbergen & Williams, 2002; Williams, 1996). Stále nejasným však zůstává, zda energetické nároky inkubace omezují plánování inkubace u biparentálně inkubujících druhů ptáků (Bulla et al., 2015a). To bude předmětem dalšího výzkumu.

Je zřejmé, že energetické náklady na inkubaci mohou být pokryty jedinečně za předpokladu snížení energie věnované jiným somatickým funkcím při omezených zdrojích (na příklad shánění potravy nebo komfortnímu chování). Inkubace tak může mít negativní vliv na fitness jedince v důsledku těchto omezení (Deeming & Reynolds, 2015).

Během inkubace pěvců s gyneparentální inkubací musí samice opouštět hnízdo, aby si zajistila potravu, a pokryla tak své vlastní nutriční požadavky. V průběhu získávání potravy však může dojít ke snížení teploty vajec, což může negativně ovlivnit vývoj embryí. Dalším negativním dopadem může být současně neschopnost bránit vejce proti predátorům (Conway & Martin, 2000b, 2000a). Tento problém je možné řešit pomocí tzv. inkubačního krmení, kdy samec krmí samici inkubující na hnízdě. Bylo prokázáno, že dodáním potravy samici se zvýší také její výskyt na hnízdě, což vede ke kratším inkubačním periodám a větší úspěšnosti snůšky (Halupka, 1994). Na druhou stranu však mohou časté příchody samce na hnízdo zvýšit predatorní riziko (Martin et al., 2000a; Martin et al., 2000b). Inkubující rodiče tak musí zvolit kompromis mezi vlastním fitness, úspěšností snůšky a predatorním rizikem.

Inkubační chování je ovlivněno různými abiotickými a biotickými faktory (Deeming, 2002) a inkubační rytmy, tj. čas a střídání inkubujících rodičů - rytmicitata, se mohou významně lišit, a to nejen mezi druhy, ale i v rámci druhů a na jednom stanovišti (Bulla et al., 2016b).

Mezi základní faktory patří teplota. Je dáno teplotní rozmezí, ve kterém dochází k vývoji ptačího embrya. Toto rozmezí se pohybuje mezi 37 a 38 °C (White & Kinney, 1974). Zároveň bylo zjištěno, že žádné embryo ve vejci nemůže přežít kontinuální inkubaci nad 40,5 °C nebo pod 35 °C (White & Kinney, 1974).

V souvislosti s inkubací byla stanovena tzv. fyziologická nula, což je teplota, pod kterou nedochází k absolutně žádnému vývoji embrya. Tato teplota byla stanovena mezi 25 a 27 °C (White & Kinney, 1974). Z toho jednoznačně vyplývá nutnost jednoho či obou rodičů, v závislosti na typu inkubace, vejce dostatečně zahřívat nebo naopak ochlazovat. Ptáci zahřívají vejce svým prokrveným, a tedy prohřátým břichem, kde mají vytrhané či vypadané peří. Chladí je pak buď stíněním před sluncem nebo přinesenými kapičkami vody ze svého peří. V souvislosti s teplotou je také spojeno otáčení vajec v hnízdě, které je zásadní pro vývoj embrya, jeho správnou polohu ve vejci a usnadnění líhnutí (Deeming, 1991, 2002; Tullett & Deeming, 1987; Wilson et al., 2003).

V souvislosti s okolní teplotou je třeba zmínit vlivy změny klimatu na inkubační chování, které byly pozorovány. U ptáků v mírném pásu se předpokládá, že ptáci benefitují z teplejších jar a nemusí věnovat tolik energie na zahřívání vajec (Haftorn, 1979). Zároveň ptáci začínají inkubovat dříve, aby zabránili mortalitě embryí nejdříve snesených vajec. Stejně jak bylo popsáno výše, si ptáci dokážou s vyšší teplotou poradit pomocí stínění před přímým sluncem vlastním tělem (Walsberg & Voss-Roberts, 1983) nebo vodou ze svého peří. O druzích subtropického a tropického pásu toho zdaleka nebylo zjištěno tolik jako o druzích pásu mírného, přesto používají k ochlazení taktéž stínění (Walsberg & Voss-Roberts, 1983) nebo přidají materiál do hnízda, který stíní v průběhu jejich absence na hnízdě (Szentirmai & Székely, 2004). Vzhledem k tomu, že ptáci snášejí zpravidla jedno vejce denně a začínají s inkubací až po snesení celé snůšky, mohou být nejdříve snesená vejce po několik dní vystavena teplotám, které mohou snížit životaschopnost embryí (Beissinger et al., 2005; Stoleson & Beissinger, 1999).

Dalším faktorem, který ovlivňuje inkubační chování, je déšť. Velikost efektu záleží na jeho hustotě (Skutch, 1962) a u druhů s otevřenými hnízdy déšť zvyšuje čas pobytu rodičů na hnízdě, aby zabránili promočení hnízda a ochlazení vajec (Caldwell & Cornwell, 1975; Kovarik et al., 2009).

Velmi důležitým faktorem je riziko predace. To souvisí se zvolenou antipredační strategií druhu. Pokud se jedná o druh, který spoléhá během inkubace na své maskování a nenápadnost, může být zvolenou úspěšnou strategií omezení pohybu na hnízdě a v jeho okolí, aby pár nepřilákal pozornost predátorů k hnízdu (Martin et al., 2000b; Smith et al., 2012). To také vyvíjí tlak na delší časové úseky strávené jedním rodičem na hnízdě, a tudíž menší počet střídání rodičů (Bulla et al., 2016b). Naopak druhy, které jsou na hnízdě viditelné nebo využívají aktivní antipredační

strategii (včetně hlídkování partnera, jenž zrovna neinkubuje), mohou zkrátit čas strávený jedním rodičem na hnízdě a střídat se častěji, protože dokážou opustit hnízdo v dostatečném předstihu před přibližujícím se predátorem či ho mohou zahnat (del Hoyo et al., 1996). Obecně lze říci, že rodiče čelící zvýšenému predačnímu riziku mohou upravit své chování v okolí hnízda, a to na příklad snížením investice do současné reprodukce (Coslovsky & Richner, 2011; Zanette et al., 2011), změněným inkubačním chováním (Ghalambor & Martin, 2002; Smith et al., 2012), minimalizováním aktivit v okolí hnízda (Conway & Martin, 2000b), zvýšenou ostražitostí (Schneider & Griesser, 2013), rodičovským chováním (Basso & Richner, 2015) či krmením partnera (Hawlena & Smitz, 2010). Kompromisy mezi investicí do současné reprodukce a komfortním chováním závisí na typu predátora (Mcnamara & Houston, 1987) a predačním riziku (Lima & Bednekoff, 1999; Mcnamara & Houston, 1987).

Z výše zmíněného vyplývá, že omezení aktivit v okolí hnízda znamená také omezení komfortního chování na minimální úroveň, aby nedošlo k nechtěnému přilákání pozornosti k hnízdu. Vzhledem k četnosti a nutnosti komfortního chování u ptáků, které byly zmíněné v kapitole 1.2, se dá předpokládat, že co možná největší podíl komfortního chování proběhne mimo hnízdo. Toto je samozřejmě snáze proveditelné u biparentálních druhů, které se v inkubaci na hnízdě střídají v kratších intervalech, než u uniparentálních druhů.

Inkubační rytmy mohou být ovlivněny také energetickými požadavky a nutričním stavem inkubujících rodičů (Deeming, 2002; Williams, 1996). Tato hypotéza předpokládá, že rodiče větších druhů se střídají po delších časových úsecích než rodiče malých druhů, protože vyzařují méně tělesného tepla na jednotku hmotnosti, a dále že inkubační periody se zkracují se zvyšující se zeměpisnou šířkou hnízdění, protože zásoby energie se spotřebovávají rychleji v chladnějším prostředí. Bulla et al. (2016b) však tuto hypotézu v rámci svého výzkumu na biparentálních druzích vyvrací. Je vhodné doplnit, že rytmicitu ovlivňuje také změněný cyklus světla a tmy směrem k pólům, což může mít za následek ztrátu 24hodinové rytmicity inkubace (Lesku et al., 2012; Steiger et al., 2013; van Oort, 2005), či příliv u druhů, které jsou spojeny s přílivovým habitatem a které mu přizpůsobují své inkubační chování, protože změna rytmu by byla příliš nákladná (Foster & Wulff, 2005).

Je nutné zmínit také množství potravy během inkubace, které ovlivňuje čas strávený péčí o sebe a inkubací na hnízdě (Conway & Martin, 2000a; Cucco & Malacarne, 1997; Zimmerling & Ankney, 2005). Předpokládá se, že nedostatek potravy může

mít významné následky na fitness samice u gyneparentální inkubace (Williams, 1996), a ta proto tráví na hnízdě méně času (Haftorn, 1978; Weathers & Sullivan, 1989). Pokročilost inkubace pravděpodobně také ovlivňuje čas strávený na hnízdě, avšak zatímco ve studiích na vodních ptácích se našla pozitivní korelace (Afton, 1980; Aldrich & Raveling, 1983; Yerkes, 1998), u jiných druhů jako na příklad u kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) nebyla prokázána žádná závislost (Caldwell & Cornwell, 1975).

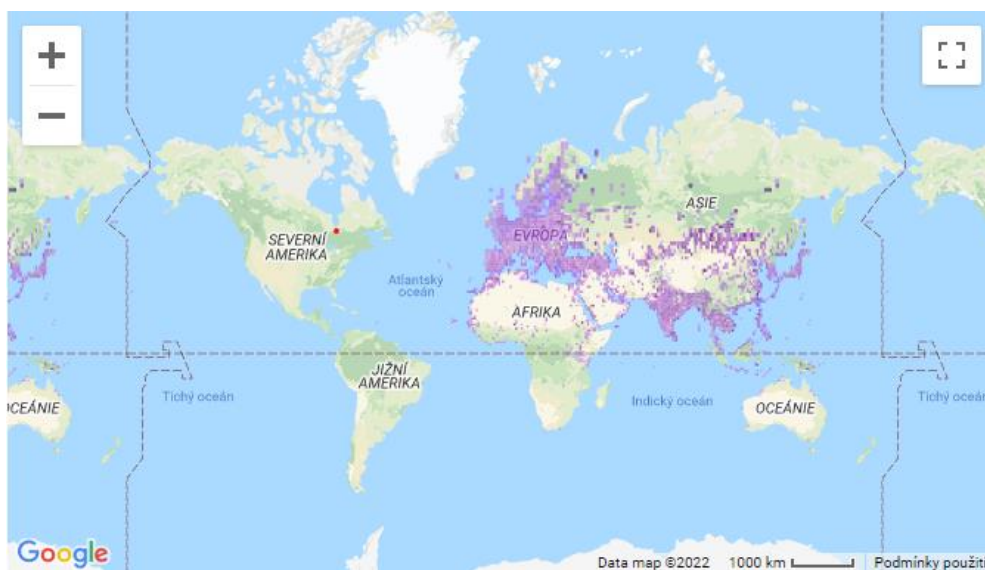
Neméně zajímavými biotickými faktory ovlivňujícími přítomnost rodičů na hnízdě jsou velikost vajec a počet vajec ve snůšce (Deeming, 2002). Ptáci kladoucí větší vejce (10-100 g) musí strávit mnoho času na hnízdě, aby zabránili ochlazení vajec, a zajistili tak optimální teplotní podmínky pro vývoj embrya (Turner, 1987, 1994). Malé snůšky mají nižší počáteční teplotu a rychleji chladnou než snůšky velké a zároveň vejce na okraji snůšky jsou otáčena častěji, protože na periferii hnízda vejce snadněji chladnou než uprostřed, kde je teplota stabilní (Boulton & Cassey, 2012).

Také vyšší věk se zdá hrát roli v inkubačním chování, a to pravděpodobně v souvislosti s lepší schopností shánění potravy a/nebo větší reprodukční snahou (Curio, 1983; Newton, 1989). Bylo však prokázáno, že jsou i druhy, u kterých nehraje věk na inkubaci výraznou roli jako na příklad u strnadce skvrnitého (*Passerculus sandwichensis*) (Wheelwright & Beagley, 2005).

1.4 Modelový druh – kulík říční (*Charadrius dubius*)

Kulíka říčního (*Charadrius dubius*) řadíme do říše živočichů (*Animalia*), kmene strunatců (*Chordata*), třídy ptáků (*Aves*), řádu dlouhokřídlých (*Charadriiformes*), třídy kulíkovitých (*Charadriidae*) a rodu kulík (*Charadrius*). Druh *dubius* má palearktické rozšíření a vyskytuje se v Evropě, Asii a severní Africe. Na Filipínách a východních Sundských ostrovech se vyskytuje poddruh kulík říční filipínský (*Charadrius dubius dubius*), v Indii a jihovýchodní Asii kulík říční indický (*Charadrius dubius jerdoni*). Téměř v celé Evropě kromě nejsevernějších oblastí a ve střední Asii až k jejímu východnímu pobřeží se vyskytuje poddruh kulík říční eurosibiřský (*Charadrius dubius curonicus*). Většina evropské populace zimuje v rovníkové Africe, zbytek této populace pak ve Středomoří nebo v Indii (BioLib, 2021).

Dle červeného seznamu ohrožených druhů Mezinárodního svazu ochrany přírody (IUCN Red list of Threatened Species) z roku 2021 je kulík říční celosvětově málo dotčený (BirdLife International, 2021). Jeho výskyt ve světě zobrazuje Obrázek 3.



Obrázek 3: Výskyt kulíka říčního ve světě (www.ebird.org).

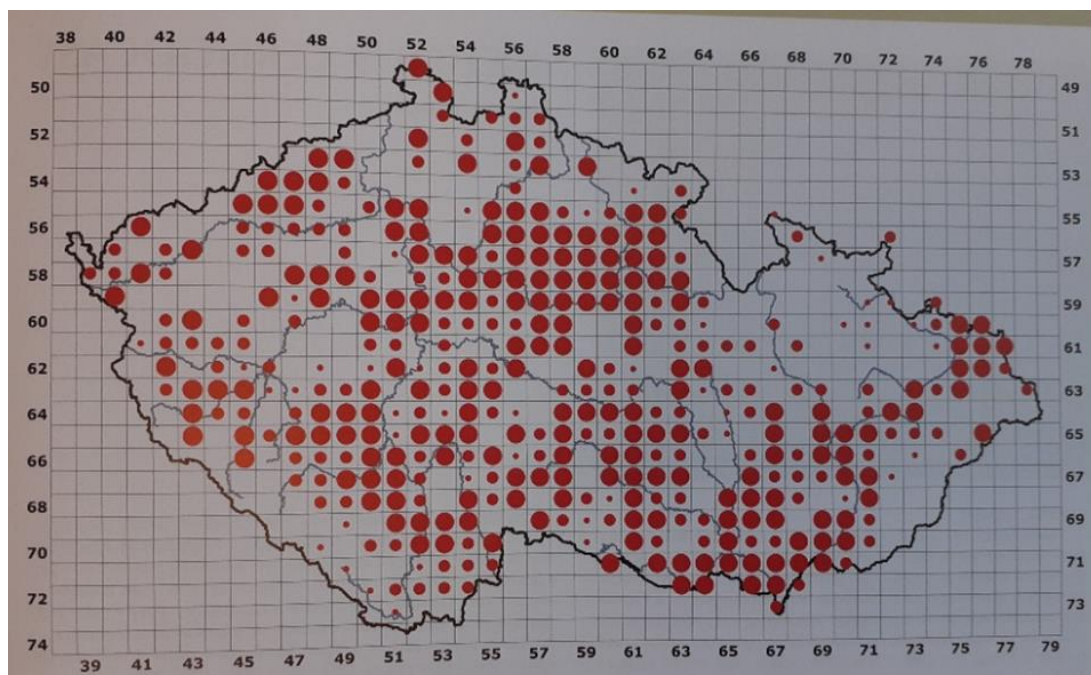
Kulík říční, který se řadí mezi bahňáky, je menší pták o velikosti 14 až 18 cm. Váží 25 až 50 g a rozpětí jeho křídel se u dospělců pohybuje mezi 30 a 35 cm. Jeho zbarvení je černo-bílo-hnědé, přičemž hřbet, ocasní krovky a kostřec jsou hnědé, spodní strana těla pak bílá. Kolem oka je nápadný žlutý kroužek. Černá barva je zastoupena v proužku kolem krku a dalším táhnoucím se od zobáku k očím a dále od oka k oku, jak je patrné z Obrázku 4.



Obrázek 4: Kulík říční, foto Dušan Boucný (www.birdphoto.cz).

Zbarvením těla je nejbližší podobný kulíku písečnému (*Charadrius hiaticula*). Na rozdíl od kulíka písečného však nemá oranžově zbarvený kořen zobáku, má žlutý oční kroužek, na křídelních letkách nemá bílý proužek a celkově je drobnější. S ostatními druhy jej nelze zaměnit (Hudec & Šťastný, 2005).

V současné době hnízdí kulík říční na území celé České republiky pravidelně od nížin až vysoko do horských oblastí. V letech 2014-2017 byl rozšířen na 64 % našeho území (Šťastný et al., 2021), jak dokládá Obrázek 5.

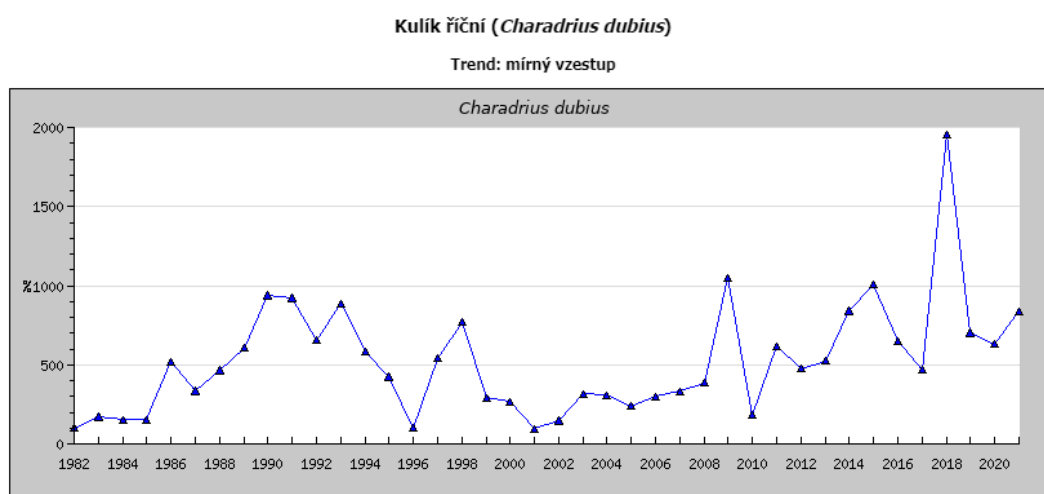


Obrázek 5: Mapování hnízdního rozšíření kulíka říčního v ČR v letech 2014-2017 (Šťastný et al., 2021).

K hnízdění si vybírá rozmanité biotopy. Tradičně jsou to holé štěrkovité a písčité břehy stojatých i tekoucích vod, dna a břehy letněných a vypuštěných rybníků, pískovny, štěrковиště, náplavy potoků a řek. Mezi méně často volené biotopy pak patří odkaliště, výsypky, haldy, lomy s trvalejšími loužemi nebo rašelinistiště. Výjimkou není ani zahnízdění na ruderalizovaných plochách nebo v městské zástavbě (Hudec & Šťastný, 2005). Od 80. let 20. století pozorujeme zvyšující se preferenci zemědělské krajiny (Cepáková et al., 2007; Pykal et al., 1990). Podle Vozabulové et al. (2020) 71 % párů upřednostňuje intenzivně obhospodařovanou ornou půdu, a to především čerstvě zasetá kukuřičná pole a části vlhkých polí s pískem nebo štěrkem, což se zdá být čím dál důležitějším a momentálně hlavním habitatem pro tento druh (Cepáková et al., 2007). To naznačuje, že kulík říční je obecně flexibilní

v přijímání široké škály umělých a přechodných stanovišť, která poskytují písčité nebo štěrková místa s omezenou nebo žádnou vegetací (del Hoyo et al., 1996).

V letech 2014-2017 se počet kulíka říčního v ČR odhadoval na 800-1600 párů (Šťastný et al., 2021), což jde ruku v ruce s výsledky Jednotného programu sčítání ptáků organizovaného Českou společností ornitologickou (ČSO, 2021). Početnost tohoto druhu se v ČR výrazně nemění (Obrázek 6). Ke změnám dochází jen v rámci přesunu mezi biotopy (směrem k zemědělské půdě), a tak lze populaci považovat za stabilní. Kulík je z bahňáků nejméně ohroženým druhem v ČR (Kloubec et al., 2015).



Obrázek 6: Trend početnosti kulíka říčního (www.jpsp.birds.cz).

Párování jedinců pro hnízdění probíhá brzy po přiletu ze zimoviště. Hnízdo si pár staví na suché písčité či oblázkové otevřené ploše. Jeho průměr je 7 až 12 cm a jedná se o malou prohlubeň v zemi vystlanou kamínky. Samec obvykle vyhrabe několik hnízdních jamek, které obloží drobnými kamínky a kousky vegetace tak, aby bylo hnízdo co nejméně nápadné, a zároveň aby mělo dobré termoregulační vlastnosti (Mayer et al., 2009; Reid et al., 2002; Tulp et al., 2012). Samice si pak následně vybere jedno hnízdo během námluv, do kterého od cca konce dubna do začátku června snese téměř vždy 4 vejce. Na těch sedí střídavě v krátkých intervalech oba rodiče. Vejce jsou uspořádána špičkou k sobě (Hudec & Šťastný, 2005), jak ukazuje Obrázek 7.



Obrázek 7: Hnízdní jamka kulíka říčního (www.bio-foto.com).

Kulík říční se živí různými druhy hmyzu a jeho larvami, měkkýši, pavouky a koryši, které sbírá na zemi a na okraji vody.

2 Cíl práce

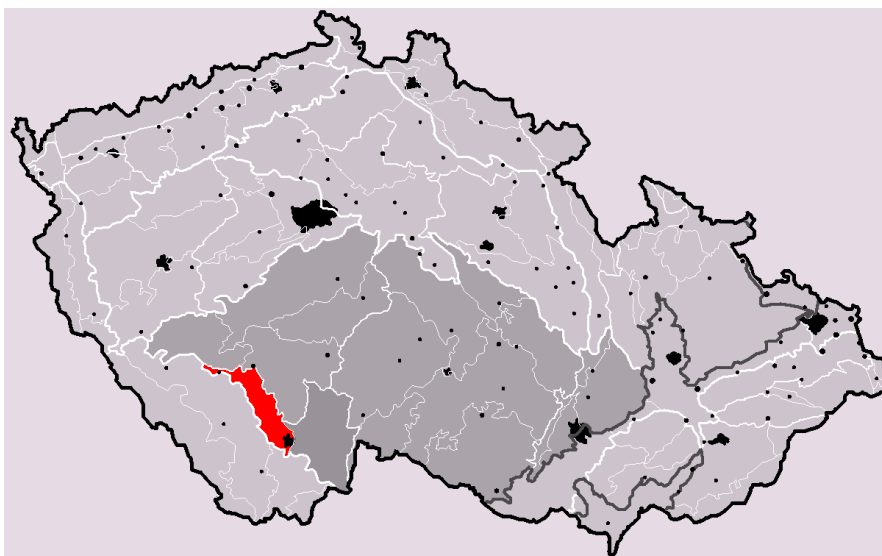
Cílem práce bylo shrnutí dosavadních poznatků o komfortním chování zvířat se zaměřením na ptáky a testování hypotéz o vlivech různých proměnných na jeden konkrétní typ komfortního chování – preening – u modelového druhu, kterým byl kulík říční. Stanovené hypotézy byly následující:

- i) Frekvence preeningu se bude zvyšovat s přibývajícím časem v rámci denní doby s vrcholem v odpoledních hodinách, jak bylo již popsáno u jiného druhu bahňáka – čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) (Brynychová et al., 2020).
- ii) Frekvence preeningu bude vyšší u těch dospělců, kteří zahnízdili v rámci hnízdního období později, protože lze předpokládat vyšší míru parazitace s postupující hnízdní sezónou.
- iii) Frekvence preeningu bude vzrůstat s dobou nasezení snůšky v rámci celého inkubačního období, protože lze předpokládat zvyšující se koncentraci parazitů v hnízdní výstelce s rostoucí dobou strávenou rodiči na hnízdě.

3 Metodika

3.1 Metodika výběru a sledování hnízd

Výsledky z kapitoly 4 vychází z dat sebraných z 10 hnízd nalezených a sledovaných v Českobudějovické pánvi (49°15'N, 14°05'E; 380-410 m n. m.; Obrázek 8) v dubnu-červnu 2020.



Obrázek 8: Českobudějovická pánev na mapě ČR (www.cs.wikipedia.org).

Hledání hnízd bylo soustředěno do oblastí s ornou půdou (polí), kde byla již dříve zaznamenána přítomnost dospělých kulíků říčních. Oblast byla opakovaně prozkoumávána pomocí stativového dalekohledu, přičemž cílem bylo najít chodící či inkubující kulíky. V některých případech bylo pozorování znesnadněno reliéfem terénu, velikostí pole či vegetací. Tam, kde byla tato metoda neúspěšná, se přibližná teritoria ptáků identifikovala pomocí varovných hlasů dospělců, kteří byli poté sledováni, dokud neusedli na hnízdo.

Hnízda byla označena GPS body a byl stanoven začátek inkubace pomocí flotačního testu⁷ (van Päässen et al., 1984) s průměrnou dobou inkubace trvající 24 dní (Cramp et al., 1983).

Vybraná hnízda byla poté sledována pomocí kamery, která byla umístěna cca 1,5 m jižně od hnízda tak, aby se minimalizovala doba, po kterou by čočka kamery čelila

⁷ Flotační test funguje na základě chování oplozených vajec ponořených do vody v inkubometru. Autor této metody popsal 6 fází společně s vlastnostmi a chováním vajec na základě jejich stupně inkubace. Přesnost metody je méně než 2 dny a je užitečná především v první polovině inkubačního období, kdy se vejce ve vodě ještě nevznáší (van Päässen et al., 1984).

slunci. To by totiž přexponovalo zároveň pořizovaný videozáznam a následně pak znesnadňovalo vyhodnocování videa. Takto byl záznam pořizován ve 2-3 po sobě jdoucích dnech kontinuálně ve dne i v noci. Kamera se s přibývajícím šerem na noc automaticky přeprula do nočního režimu. Nad ránem s přibývajícím světlem zase do denního režimu pro lepší viditelnost díky infračervenému světlu.

3.2 Metodika zpracování videí

Takto sebraná data byla následně zpracována pomocí programu BORIS⁸ (Behavioral Observation Research Interactive Software) (Friard & Gamba, 2012), který rozděluje nahraná videa na hodinové úseky. V programu byly zaznamenány přítomnost rodičů a jejich aktivity na hnízdě: příchod na hnízdo, začátek inkubace, konec inkubace, odchod/odlet z hnízda, preening, otáčení vajec, úprava hnízda, spánek, stínění vajec a výměna partnerů. Některé tyto aktivity byly díky své povaze zaznamenány jako bodové. Těmi byly preening, otáčení vajec, úprava hnízda a výměna partnerů. Zbylé (sezení na hnízdě ohraničené příchodem a odchodem z hnízda, inkubace ohraničená začátkem a jejím koncem a spánek) byly zaznamenány jako stavové aktivity vzhledem k delšímu časovému úseku, který zaujímaly. Ve výjimečných případech nebyli kulíci na hnízdech viditelní (a to výhradně v noci, i přes aktivované infračervené světlo kamery, na příklad kvůli hustému dešti). Tato skutečnost byla také zohledněna v programu BORIS. Z takto zaznamenaných aktivit vznikly aktogramy, které dále sloužily jako podklad pro další zpracování.

3.3 Metodika statistické analýzy

Veškerá statistická analýza byla provedena v počítačovém programu R ve verzi 4.2.1 (R Core Team, 2017). Před samotnou analýzou bylo třeba data upravit tak, aby pro jejich vyhodnocení mohl být vybrán vhodný statistický model.

Pro statistickou analýzu byl použit obecný lineární model se smíšenými efekty za použití funkce „lmer“ z knihovny „lme4“ programu R (Bates et al., 2015). Vysvětlovanou proměnnou byl preening, který byl pro potřeby modelu upraven, jak uvádím níže. Náhodným efektem bylo hnízdo z důvodu opakovaných měření na jednotlivých hnízdech. Pevnými efekty neboli vysvětlujícími proměnnými byly denní doba, začátek inkubace a den v rámci inkubační periody. Pro odhady parametrů byl použit 95% Bayesovský kredibilní interval založený na posteriorní distribuci 5000 hodnot simulovaných funkcí „sim“ z knihovny „arm“ programu R (Gelman et al., 2016). Byl zvolen jednoduchý model předpokládající normální rozdělení chyb.

⁸ BORIS je freeware pro záznam událostí pro kódování videa či audia a živých pozorování.

První vysvětlující proměnnou je čas (denní doba), který je cyklický, a bylo tedy nutné jej převést na radiány ($2 \cdot \text{čas} \cdot \pi / 24$ hodin, protože se uvažuje den jako perioda rytmicity) (Bulla et al., 2016a). Začátek inkubace byl znám nebo byl odhadnut na základě flotačního testu (van Päässen et al., 1984) a byl v rámci dat uveden jako číslo udávající kolikátý den od začátku roku inkubace začala. Den v rámci inkubační periody udával, zda bylo hnízdo pozorováno na začátku inkubace či v jeho pokročilejším stádiu.

Celkový zaznamenaný čas byl očištěn od hodinových úseků, ve kterých inkubace neprobíhala, protože předmětem zájmu bylo komfortní chování právě během inkubace. Z videí bylo patrné, že inkubace byla na delší dobu přerušena například jako důsledek vyrušení inkubujícího rodiče predátorem či výzkumnými pracovníky. Kratší přerušování inkubace nastávalo zpravidla kvůli otáčení vajec, krátkému opuštění hnízda za potravou v dosahu hnízda nebo preeningu ve stoje. Velikost vzorku, tj. počet hodin, ve kterých inkubace probíhala, tak činil konečných 404 hodin z původních 419 zaznamenaných.

Průměrná délka analyzovaného záznamu jednotlivých hnízd byla 40,4 hodiny $\pm 13,5$ (\pm směrodatná odchylka), medián byl 45 hodin. Minimální počet hodin s inkubací byl zaznamenan u hnízda číslo 10 (21 hodin) a maximální počet hodin s inkubací u hnízd číslo 6 a 7 (55 hodin), jak ukazuje Tabulka 1.

Hnízdo číslo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Počet hodinových úseků s inkubací	51	25	54	30	49	55	55	41	23	21

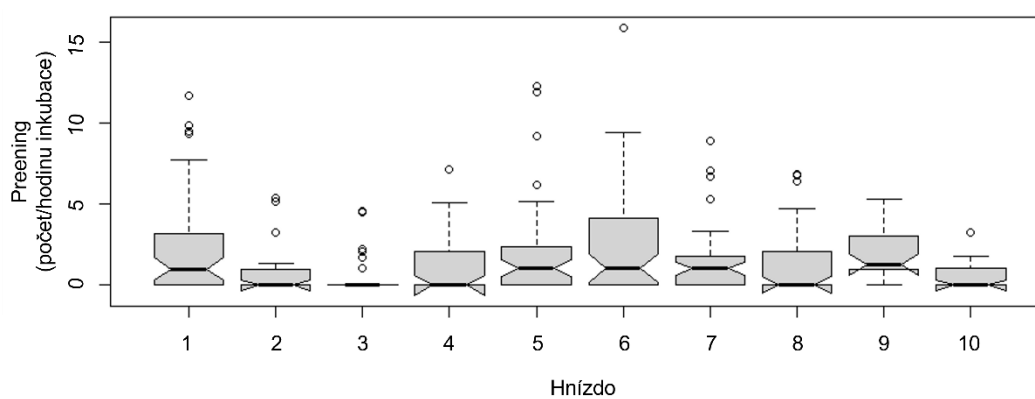
Tabulka 1: Počet hodinových úseků, kdy probíhala inkubace u jednotlivých sledovaných hnízd.

Typem komfortního chování, který byl cílem statistické analýzy, byl preening. Jak již bylo řečeno, preening byl zaznamenáván jako bodová aktivita. Často se jednalo o sérii těchto bodových aktivit v rámci krátkého časového úseku, což odpovídá reálnému způsobu a průběhu čištění peří zobákem u kulíka říčního. Aby data mohla být vyhodnocena správně, byl započítán pouze takový preening, u kterého tvořil rozestup od dalšího preeningu alespoň 30 vteřin. Posléze byl preening přepočítán na proporci hodiny inkubace.

4 Výsledky

Preening jednoho nebo druhého rodiče byl během inkubace celkově zaznamenán ve 48 % jednotlivých hodin inkubace, tj. ve 194 hodinách ze 404 vyhodnocovaných. Průměrně se kulčici ze všech hnízd čistili 1,5 minuty na jednotlivou hodinu inkubace, přičemž zaznamenané minimum bylo 0 minut a maximum 15,845 minuty. Medián byl 0 minut, což odpovídá skutečnosti, že preening byl zaznamenán v méně jak polovině hodin.

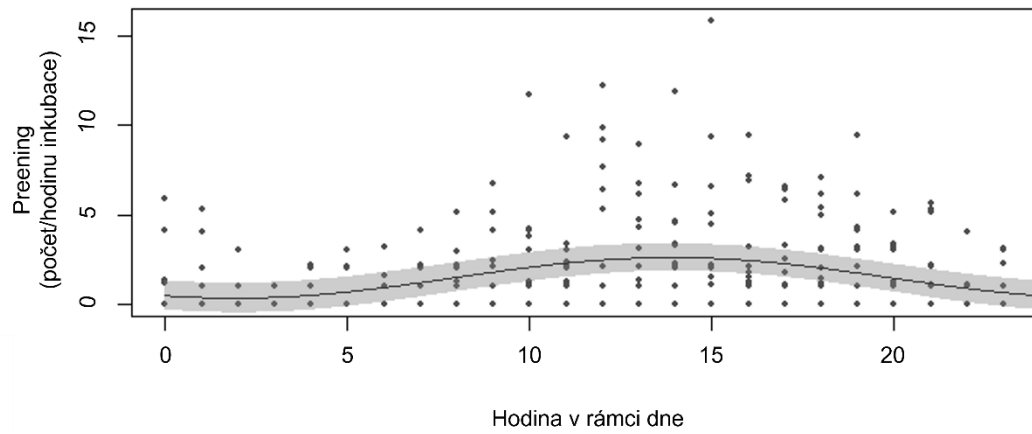
Variabilita preeningu mezi jednotlivými hnízdy je zobrazena následujícím grafem (Obrázek 9).



Obrázek 9: Variabilita preeningu mezi hnízdy s průměrem, prvními a třetími kvartily, 95% konfidenčním intervalem a odlehlými hodnotami pro jednotlivá sledovaná hnízda.

Zvolený model popsal vysvětlovanou proměnnou tedy preening pomocí pevných efektů, kterými byly denní doba, začátek inkubace a den v rámci inkubační periody. Na preening měla vliv pouze denní doba (sin – $p < 0.001$; cos – $p < 0.001$). Začátek inkubace ani den v rámci inkubační periody neměly na preening vliv.

V grafu níže je zobrazeno rozložení preeningu v rámci 24hodinového cyklu dne – od půlnoci do půlnoci. Linka s vystínovaným pruhem naznačují proložení dat modelem s 95% Bayesovským kredibilním intervalem. Nejvyšší frekvence preeningu se vyskytovala v odpoledních hodinách, naopak v noci byla téměř nulová.



Obrázek 10: Rozložení preeningu v rámci dne.

5 Diskuze

Nejdůležitějším výsledkem mé bakalářské práce je zjištění, že frekvence preeningu kulíka říčního v zájmovém území Českobudějovické pánve v průběhu inkubace je závislá na denní době (predikce i), ale nezávisí na začátku inkubace (predikce ii), ani na dni v rámci inkubační periody (predikce iii).

Preening byl nejčastější v odpoledních hodinách s vrcholem kolem 14. hodiny, a naopak nejméně častý v nočních hodinách. Denní rytmus preeningu je tedy unimodální. To je také v souladu s mým předpokladem (predikce i), že denní rytmus preeningu bude obdobný jako u příbuzného druhu čejky chocholaté (Brynychová et al., 2020). Pokud je mi známo, studie zabývající se rytmitou preeningu u jiných druhů ptáků nebyly doposud publikovány.

Preening je významnou součástí péče o ptačí peří a kulík říční stejně jako ostatní ptáci mu věnuje významnou část svého času (Cotgrave & Clayton, 1994). Jeho načasování je flexibilní (Delius, 1988), a jedinec tak může upravit svůj denní rytmus podle toho, kdy je na preening nejvhodnější doba. Lze tak předpokládat, že výskyt preeningu je u kulíka ovlivněn především jeho antipredační strategií. Ta spočívá hlavně v jeho nenápadném zbarvení. Kulík na rozdíl od čejky chocholaté není kvůli svému drobnému tělu schopen čelit predátorům, mezi které patří jak savci (na příklad liška obecná (*Vulpes vulpes*) či kuny (*Martes sp.*)) (Brynychová et al., 2020), tak ptáci (na příklad vrána černá (*Corvus corone*) či racek chechtavý (*Chroicocephalus ridibundus*)) (Šálek & Cepáková, 2006), přičemž někteří z nich loví převážně v noci. Preening na hnízdě může vzbudit pozornost těchto predátorů (Smith et al., 2012), a navíc snižuje pozornost inkubujícího rodiče. Je tedy podstatné, aby inkubující ptáci přizpůsobili své chování možnému predacímu tlaku (Cervenci et al., 2011; Ekanayake et al., 2015). Zdá se, že tomu také odpovídá téměř nulový preening během nočních hodin. Během mého pozorování bylo patrné, že kulíci v nočních hodinách utlumili svou činnost – seděli na hnízdě téměř nehybně, a i inkubační směna každého rodiče se prodloužila, což může být opět vysvětleno antipredační strategií. Časté střídání, a tedy aktivita na hnízdě totiž opět zvyšuje riziko predace vizuálně orientovanými predátory.

Další skutečností ovlivňující rozložení preeningu během dne mohou být také ostatní pozorované aktivity, konkrétně spánek jako další typ komfortního chování. Ten dle mého pozorování nastával převážně nad ránem či v odpoledních hodinách a v podvečer, což je opět obdobné jako u čejky chocholaté (Brynychová et al., 2020). Díky tomu je možné načrtnout celodenní rytmus kulíků na hnízdě: v podvečer

v krátkých intervalech spí, v noci sedí bděle, téměř nehybně na hnízdě a s partnerem se střídají v delších časových intervalech nejspíš kvůli predátorům, nad ránem či dopoledne v krátkých intervalech opět spí a intervaly výměny se zkracují. Vhodnou a nejméně rizikovou dobou pro preening se tedy stává odpoledne, což je ve shodě s výsledky této práce.

Dalším zjištěním předložené bakalářské práce je množství času, které kulíci preeningu průměrně věnovali na jednu hodinu inkubace. Konkrétně byl na tuto jednotku zaznamenán preening průměrně v délce 1,5 minuty. Pokud to opět porovnáme s příbuznou čejkou chocholatou, kulíci se věnovali preeningu výrazně kratší dobu než čejky (Brynychová et al., 2020). Z dostupných dat můžeme porovnat mediány frekvence preeningu kulíků a čejek (0 minut vs 2,5 minuty). Kulík je stejně jako čejka druhem s biparentální inkubací, takže rodič, který zrovna neinkubuje, může vykonávat své aktuální potřeby mimo hnízdo. Mezi tyto potřeby patří především shánění potravy (Ashkenazie & Safriel, 1979; Bulla et al., 2015b; Grønstøl, 2003). Tím pádem je čas na ostatní aktivity, jako jsou preening nebo spánek, omezený. Ptáci tedy musí volit vhodný kompromis rozložení komfortního chování na hnízdě a mimo něj při současné snaze o maximalizaci svého fitness a zajištění úspěšnosti snůšky.

Mezidruhový rozdíl mezi kulíky a čejkami může být dán na příklad tím, že u čejek byla zjištěna velká variabilita v pomoci samce při inkubaci. Někteří samci čejek totiž inkubují mnohem méně než samice nebo téměř vůbec, proto čím menší byla jejich pomoc, tím více času trávila samice na hnízdě preeningem, protože neměla prostor pro preening mimo hnízdo (Brynychová et al., 2020). Z detailního srovnání frekvence preeningu samic čejek při různé pomoci samců jsem zjistila, že frekvence preeningu kulíků jsou obdobné jako frekvence preeningu u těch samic čejek, kterým samec pomáhal nejvíce.

Na ptácích, stejně jako v jejich hnízdech můžeme najít velké množství parazitů. Ti v hnízdech buď hibernují nebo se rozmnožují. V druhém případě se larvy živí na ptácích nebo na rostlinných zbytcích na dně hnízda (Dobrosky, 1925). Sezónní trendy prevalence a hojnosti parazitů jsou často spojeny s každoročními aktivitami hostitele (Blanco & Frías, 2001; Marshall, 1981; Rotschild & Clay, 1952), v tomto případě kulíků. Larvy parazitů se mění v dospělce většinou mezi březnem-květnem, přičemž květen převládá (Dobrosky, 1925). To je i měsíc, ve kterém bylo pozorováno sedm, tj. 70 % cílových hnízd (jedno hnízdo bylo pozorováno v dubnu a dvě v červnu). Někteří kulíci mohou nejspíš využívat i opuštěná hnízda čejek

chocholatých (Kubelka et al., 2014), takže by se v hnízdě mohli vyskytovat také parazité po předchozích majitelích. Předpokládala jsem tedy, že s postupující hnízdní sezónou se kulíci budou věnovat preeningu s větší frekvencí kvůli narůstajícímu množství parazitů (predikce ii). Tento předpoklad se však nepotvrdil, přestože začátek sledování hnízd má medián 136,5 (tj. polovina května) \pm 12,1 dní. Je ale možné, že začátek inkubace neměl vliv z důvodu malého vzorku dat (10 hnízd).

U dne v rámci inkubační periody (predikce iii) jsem předpokládala, že čím více dnů uběhlo od snesení snůšky na základě flotačního testu (van Päässen et al., 1984), tím bude frekvence preeningu vyšší z důvodu rostoucího množství parazitů s postupujícím časem v rámci vegetační sezóny (Dobroscky, 1925) nebo z důvodu energetické náročnosti inkubace (Tinbergen & Williams, 2002; Williams, 1996), a tím pádem rostoucí vyčerpanosti inkubujících rodičů. To se však také nepotvrdilo. Možným vysvětlením může být opět biparentální inkubace kulíků, kdy se rodiče v inkubaci střídají a kdy si během inkubace jednoho rodiče může druhý pokrýt své vlastní potřeby včetně preeningu mimo hnízdo, jak bylo již uvedeno výše. Alternativním vysvětlením by mohla být antipredační strategie kulíků. Kulíci se snaží zůstat nenápadní a pozorní vůči predátorům a preening inkubujícího rodiče na hnízdě nepřispívá ani jedné ze zmíněných snah. Kulíci se navíc dle mého pozorování střídali na hnízdech přes den v poměrně krátkých intervalech, a lze tedy předpokládat, že větší část času věnovaného preeningu u kulíků říčních probíhá mimo hnízdo. Vliv dne v rámci inkubační periody mohl být však také ovlivněn nerovnoměrnou distribucí dat, jelikož medián této proměnné u sledovaných hnízd byl v první polovině inkubační periody (8 ± 9 dní), a množství parazitů ani vyčerpání se tak nemuselo zatím projevit, jelikož celé období inkubace trvá u kulíků říčních průměrně 24 dnů (Cramp et al., 1983).

6 Závěr

Komfortní chování je bezesporu zajímavým typem chování, kterým zvířata tráví poměrně velké množství svého času. Dnes se již ví, že neplní pouze funkci péče o fyzickou schránku zvířete, ale hraje také svou úlohu v sociálních vztazích. Studií, které by se zabývaly rozložením jednotlivých prvků komfortního chování v rámci dne, tedy jejich rytmicitou, a jejich vztahy s ostatními druhy chování, však není mnoho a kromě zmíněné studie provedené na čejkách chocholatých se ostatní zaměřují na savce. Bylo by proto vhodné studovat nejen bahňáky, kam kulíci i čejky patří, ale také další druhy ptáků, a zjistit tak, jak moc podobní či rozmanití v tomto chování ptáci jsou. Věřím, že by to přispělo k lepšímu poznání a pochopení jednotlivých druhů s možnými důsledky na ochranu alespoň některých ptačích druhů.

7 Literatura

- Afton, A. (1980). Factors affecting incubation rhythms of Northern Shovelers. *The Condor*, 82, 132–137.
- Ainley, D. (1974). The comfort behavior of Adélie and other penguins. *Behavior*, 50, 16–50.
- Aldrich, T., & Raveling, D. (1983). Effects of experience and body weight on incubation behavior of Canada Geese. *The Auk*, 100, 670–679.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Ardia, D., Pérez, J., Chad, E., Voss, M., & Clotfelter, E. (2009). Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 78, 4–13.
- Ashkenazie, S., & Safriel, U. (1979). Time-energy budget of the semipalmated sandpiper *Calidris pusilla* at Barrow, Alaska. *Ecology*, 60, 783–799.
- Barber, I., Hoare, D., & Krause, J. (2000). Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 10, 131–165.
- Barber, N., & Thompson, R. (1990). Sandbathing reduces fur lipids in chinchillas, *Chinchilla laniger*. *Animal Behaviour*, 39, 403–405.
- Barbosa, A. (1996). Relationship between bill morphology and preening behaviour in waders. *Ethology Ecology & Evolution*, 8(3), 291–296.
- Barnard, Chris. (1983). *Animal behaviour: ecology and evolution*. Croom Helm.
- Barnard, Chris. (2004). *Animal behaviour. Mechanism, development, function and evolution*. Prentice Hall.
- Basibuyuk, H., & Quicke, D. (1999). Grooming behaviors in the Hymenoptera (Insecta): potential phylogenetic significance. *Zoological Journal of The Linnean Society*, 125, 349–382.
- Basso, A., & Richner, H. (2015). Predator-specific effects on incubation behaviour and offspring growth in Great Tits. *PLoS ONE*, 10(4).
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.

- Becker-Carus, C., Buchholtz, C., Etienne, A., Franck, D., Medioni, J., Schöne, H., Sevenster, P., Stamm, R., & Tschanz, B. (1972). Motivation, Handlungsbereitschaft, Trieb. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 30, 321–326.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing.
- Beissinger, S., Cook, M., & Arendt, W. (2005). The shelf life of bird eggs: testing egg viability using a tropical climate gradient. *Ecology*, 86, 2164–2175.
- BioLib. (2021). *Profil taxonu*. <https://www.biolib.cz/cz/taxon/id8617/>
- BirdLife International. (2021). *Charadrius dubius*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021. <https://www.iucnredlist.org/species/22693770/166264107>
- Blanco, G., & Frías, O. (2001). Symbiotic feather mites synchronize dispersal and population growth with host sociality and migratory disposition. *Ecography*, 24, 113–120.
- Blumer, L. (1979). Male parental care in the bony fishes. *The Quarterly Review of Biology*, 54, 149–161.
- Bolles, R. (1960). Grooming behaviour in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53, 306–310.
- Booth, D. T., Clayton, D., & Block, B. A. (1993). Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 253, 125–129.
- Borchelt, P. (1975). The organization of dustbathing components in bobwhite quail (*Colinus virginianus*). *Behaviour*, 53, 217–237.
- Borchelt, P. (1980). Care of the body surface (COBS). In M. Denny (Ed.), *Comparative Psychology: An evolutionary analysis of animal behavior* (pp. 363–384). John Wiley and Sons.
- Boulton, R., & Cassey, P. (2012). How avian incubation behaviour influences egg surface temperatures: relationships with egg position, development and clutch size. *Journal of Avian Biology*, 43, 289–296.
- Brown, N. (1972). The effect of host beak condition on the size of *Menacanthus stramineus* populations of domestic chicken. *Poultry Science*, 51, 162–164.

- Brown, N. (1974). The effect of louse infestation, wet feathers, and relative humidity on the grooming behavior of the domestic chicken. *Poultry Science*, 53, 1717–1719.
- Bryant, S., & Bryant, D. (1999). Heating nest-boxes reveals an energetic constraint on incubation behaviour in great tits, *Parus major*. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 266, 157–162.
- Brynychová, K., Šálek, M., Vozabulová, E., & Sládeček, M. (2020). Daily rhythms of female self-maintenance correlate with predation risk and male nest attendance in a biparental wader. *Journal of Biological Rhythms*, 35(5). <https://doi.org/https://doi.org/10.1177/0748730420940465>
- Bshary, R., & Schäffer, D. (2002). Choosy fish select cleaner fish that provide highquality service. *Animal Behaviour*, 63, 557–564.
- Bulla, M., Cresswell, W., Rutten, A. L., Valcu, M., & Kempenaers, B. (2015). Biparental incubation-scheduling: no experimental evidence for major energetic constraints. *Behavioral Ecology*, 26(1), 30–37.
- Bulla, M., Stich, E., Valcu, M., & Kempenaers, B. (2015). Off-nest behaviour in a biparentally incubating shorebird varies with sex, time of day and weather. *Ibis*, 157, 575–589.
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., Helm, B., Sandercock, B. K., Casler, B., & Ens, B. J. (2016). Supporting information for “unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds.” *Open Sci Framew.* <https://doi.org/http://doi.org/10.17605/OSF.IO/WXUFM>
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., Helm, B., Sandercock, B. K., Casler, B., Ens, B. J., Spiegel, C. S., Hassell, C. J., Kupper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D. B., Payer, D. C., Loktionov, E. Y., Nol, E., ... Kempenaers, B. (2016). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *BioRxiv*.
- Cade, T. (1973). Sun-bathing as a thermoregulatory aid in birds. *Condor*, 75, 106–133.
- Caldwell, P., & Cornwell, G. (1975). Incubation behavior and temperatures of the Mallard Duck. *The Auk*, 92, 706–731.

- Cepáková, E., Šálek, M., Cepák, J., & Albrecht, T. (2007). Breeding of the Little Ringed Plovers *Charadrius dubius* in farmland: do nests in fields suffer from predation? *Bird Study*, *54*, 284–288.
- Cervencí, A., Esser, W., Maier, M., Oberdiek, N., Thyen, S., Wellbrock, A., & Exo, K.-M. (2011). Can differences in incubation patterns of Common Redshanks *Tringa totanus* be explained by variations in predation risk? *Journal of Ornithology*, *152*, 1033–1043.
- Chaurand, T., & Weimerskirch, H. (1994). Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the Blue Petrel *Halobaena caerulea*. *Ibis*, *136*, 285–290.
- Clayton, D. (1990). Mate choice in experimentally parasitized rock doves: lousy males lose. *American Zoologist*, *30*, 251–262.
- Clayton, D. (1991). Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. In J. Loye & M. Zuk (Eds.), *Bird-parasite interactions: ecology, evolution and behavior* (pp. 258–289). Oxford University Press.
- Clutton-Brock, T. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Coleman, R., & Whittall, R. (1988). Clutch size and the cost of incubation in the Bengalese finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *23*, 367–372.
- Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000a). Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology*, *11*(2), 178–188.
- Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000b). Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature and nest predation. *Evolution*, *54*(2), 670–685.
- Coslovsky, M., & Richner, H. (2011). Predation risk affects offspring growth via maternal effects. *Functional Ecology*, *25*, 878–888.
- Cotgrave, P., & Clayton, D. (1994). Comparative analysis of time spent grooming by birds in relation to parasite load. *Behaviour*, *131*, 171–187.
- Cramp, S., Simmons, K., Brooks, D., Collar, N., Dunn, E., Gillmor, R., Hollom, P., Hudson, R., Nicholson, E., Ogilvie, M., Olney, P., Reselaar, C., Voos, K., Wallace, D., Wattel, J., & Wilson, M. (1983). *Handbook of the birds of Europe the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic, vol III. Waders to gulls*. Oxford University Press.

- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J., Whitfield, D., Mellanby, R., 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.
- ČSO. (2021). *Jednotný program sčítání ptáků*. Indexy a Trendy 2021. <http://jpsp.birds.cz/vysledky.php?taxon=493>
- Cucco, M., & Malacarne, G. (1997). The effect of supplemental food on time budget and body condition in the Black Redstart *Phoenicurus ochruros*. *Ardea*, *85*, 211–221.
- Curio, E. (1983). Why do young birds reproduce less well? *Ibis*, *125*, 400–404.
- Cuthill, I. C., & Houston, A. I. (1997). Managing time and energy. In J. R. Krebs & N. B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (pp. 97–120). Blackwell Publishing.
- Davis, L. (1982). Timing of nest relief and its effect on breeding success in Adelie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Condor*, *84*, 178–183.
- de Waal, F., & Luttrell, L. (1986). The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys. *Folia Primatologica*, *46*, 215–243.
- Deeming, D. (1991). Reasons for the dichotomy in the need for egg turning during incubation in birds and reptiles. In *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles* (pp. 307–323). Cambridge University Press.
- Deeming, D. (2002). *Avian incubation: behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press.
- Deeming, D., & Reynolds, S. (2015). *Nests, eggs & incubation*. Oxford University Press.
- del Hoyo, J., Elliot, A., & Sargatal, J. (1996). *Handbook of the birds of the world, vol 3* (Lynx Edici). Hoartzin to auks.
- Delius, J. (1970). The effect of daytime, tides and other factors on some activities of lesser black-backed gulls, *Larus fuscus*. *Revue Du Comportement Animal*, *4*, 3–11.
- Delius, J. (1988). Preening and associated comfort behavior in birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *525*, 40–54.

- Delius, J., Craig, B., & Chaudoir, C. (1976). Adrenocorticotrophic hormone, glucose and displacement activities in pigeons. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, *40*, 183–193.
- Diezinger, F., & Anderson, J. (1986). Starting from scratch: a first look at a “displacement activity” in group-living Rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, *11*, 117–124.
- Dobrosky, I. D. (1925). External Parasites of Birds and the Fauna of Birds’ Nests. *Biological Bulletin*, *48*(4), 274–281.
- Dunbar, R. (1991). Functional significance of social grooming in primates. *Folia Primatologica*, *57*, 121–131.
- Eckstein, R. A., & Hart, B. L. (2000). Grooming and control of fleas in cats. *Applied Animal Behaviour Science*, *68*(2), 141–150.
- Ehrlich, P., Dobkin, D. S., & Wheye, D. (1988). *The birder’s handbook*. Fireside.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1970). *Ethology. The biology of behavior*. Holt, Rinehart and Winston.
- Eibl-Eibesfeldt, I., & Kramer, S. (1958). Ethology, the comparative study of animal behavior. *The Quarterly Review of Biology*, *33*(3), 181–211.
- Ekanayake, K., Weston, M., Nimmo, D., Maguire, G., Endler, J., & Küpper, C. (2015). The bright incubate at night: sexual dichromatism and adaptive incubation division in an open-nesting shorebird. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* *282*:20143026.
- Eliason, C., & Shawkey, M. (2011). Decreased hydrophobicity of iridescent feathers: a potential cost of shiny plumage. *Journal of Experimental Biology*, *214*, 2157–2163.
- Emlen, S., & Oring, L. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, *197*, 215–223.
- Fairbanks, L. (1980). Relationships among adult females in captive vervet monkeys: testing a model of rank-related attractiveness. *Animal Behaviour*, *28*, 853–859.
- Foster, R., & Wulff, K. (2005). The rhythm of rest and excess. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*, 407–414.

- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1325–1330.
- Gauthier-Clerc, M., Le Maho, Y., Gendner, J.-P., Durant, J., & Handrich, Y. (2001). State-dependent decisions in long-term fasting king penguins, *Aptenodytes patagonicus*, during courtship and incubation. *Animal Behaviour*, 62, 661–669.
- Gelman, A., Su, Y.-S., Yajima, M., Hill, J., Pittau, M., Kerman, J., Zheng, T., & Vincent, D. (2016). Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. *CRAN Repos*, 1–53.
- Ghalambor, C., & Martin, T. (2002). Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. *Behavioral Ecology*, 13, 101–108.
- Giorgi, M. S., Arlettaz, R., Christe, P., & Vogel, P. (2001). The energetic grooming costs imposed by a parasite mite (*Spinturnix myoti*) upon its bat host (*Myotis myotis*). *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 268, 2071–2075.
- Giraudeau, M., Duval, C., Guillon, N., Bretagnolle, V., Gutierrez, C., & Heeb, P. (2010). Effects of access to preen gland secretions on mallard plumage. *Naturwissenschaften*, 97, 577–581.
- Gonyou, H. W. (1994). Why the study of animal behavior is associated with the animal welfare issue. *Journal of Animal Science*, 72, 2171–2177.
- Goosen, C. (1987). Social grooming in primates. In G. Mitchell & J. Erwin (Eds.), *Comparative Primate Biology: Behaviour, Cognition and Motivation* (2nd ed., pp. 107–131). Liss.
- Greer, J., & Capecchi, M. (2002). Hoxb8 is required for normal grooming behavior in mice. *Neuron*, 33, 23–34.
- Grønstøl, G. (2003). Mate-sharing costs in polygynous Northern Lapwings *Vanellus vanellus*. *Ibis*, 145, 203–211.
- Haftorn, S. (1978). Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest *Regulus regulus*. *Ornis Scandinavica*, 9, 2–21.
- Haftorn, S. (1979). Incubation and regulation of egg temperature in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scandinavica*, 10, 220–234.

- Hainsworth, F. (1967). Saliva spreading, activity and body temperature regulation in the rat. *The American Journal of Physiology*, 212, 1288–1292.
- Halupka, K. (1994). Incubation feeding in the meadow pipit *Anthus pratensis* affects female time budget. *Journal of Avian Biology*, 25, 251–253.
- Hart, B. L., & Hart, L. (1992). Reciprocal allogrooming in impala, *Aepyceros melampus*. *Animal Behaviour*, 44, 1073–1083.
- Hart, B. L., Hart, L., Mooring, M., & Olubayo, R. (1992). Biological basis of grooming behaviour in antelope; the body size, vigilance and habitat principles. *Animal Behaviour*, 44, 615–631.
- Haukioja, E. (1971). Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe. *Ornis Fennica*, 48(1), 101–116.
- Hawlena, D., & Smits, O. (2010). Physiological stress as a fundamental mechanism linking predation to ecosystem functioning. *The American Naturalist*, 176, 537–556.
- Hawlena, H., Bashary, D., Abramsky, Z., & Krasnov, B. (2007). Benefits, costs and constraints of anti-parasitic grooming in adult and juvenile rodent. *Ethology*, 113, 394–402.
- Hudec, K., & Šťastný, K. (2005). *Fauna ČR (svazek 29/)*. Academia.
- Immelmann, K. (1980). *Introduction to ethology*. Plenum Press.
- Kendeigh, C. (1952). Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biol. Mon.*, 22, 1–358.
- Kloubec, B., Hora, J., & Šťastný, K. (2015). *Ptáci jižních Čech*.
- Klug, H., & Bonsall, M. B. (2014). What are the benefits of parental care? The importance of parental effects on developmental rate. *Ecology and Evolution*.
- Kolmes, S. (1989). Grooming specialists among worker honey bees *Apis mellifera*. *Animal Behaviour*, 37, 1048–1049.
- Kose, M., & Moller, A. (1999). Sexual selection, feather breakage and parasites: The importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioral Ecology*, 45(6), 430–436.

- Kovac, D. (1993). A quantitative analysis of secretion-grooming behavior in the water bug *Plea minutissima* Leach (*Heteroptera, Pleidae*): control by abiotic factors. *Ethology*, 93, 41–61.
- Kovarik, P., Pavel, V., & Chutny, B. (2009). Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) in an alpine ecosystem of central Europe. *Journal of Ornithology*, 150, 549–556.
- Kubelka, V., Sládeček, M., & Šálek, M. (2014). Inter-specific nest scrape reuse in waders: Little Ringed Plovers taking over the nest scrapes of Northern Lapwings. *Bird Study*, 61(2), 282–286.
- Lankrijer, J., & Nijssen, A. (1982). Lichaamsoppervlakte verzorging (LOV) van de laboratorium rat gedurende het etmaal. *Revesz. Ber.*, 38, 1–13.
- Leclaire, S., Pierret, P., Chatelain, M., & Gasparini, J. (2014). Feather bacterial load affects plumage condition, iridescent color, and investment in preening in pigeons. *Behavioral Ecology*, 25(5), 1192–1198.
- Lesku, J. A., Rattenborg, N. C., Valcu, M., Vyssotski, A. L., Kuhn, S., Kuemmeth, F., Heidrich, W., & Kempenaers, B. (2012). Adaptive sleep loss in polygynous pectoral sandpipers. *Science*, 337, 1654–1658.
- Lessels, C., & McNamara, J. (2012). Sexual conflict over parental investment in repeated bouts: negotiation reduces overall care. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 1506–1514.
- Lessels, CM. (2012). Sexual conflict. In N. Royle, P. Smiseth, & M. Kölliker (Eds.), *The evolution of parental care*. Oxford University Press.
- Lima, S., & Bednekoff, P. (1999). Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, 153, 649–659.
- Lorenz, K. (1937). The companion in the bird's world. *Auk*, 54, 245–273.
- Lustick, S., Battersby, B., & Kelty, M. (1978). Behavioral thermoregulation: orientation toward the sun in herring gulls. *Science*, 200, 81–83.
- Marshall, A. (1981). *The ecology of ectoparasitic insects*. Academic Press.
- Martin, T., Martin, P., Olson, C., Heidinger, B., & Fontaine, J. (2000). Parental care and clutch sizes in North and South American birds. *Science*, 287, 1482–1485.

- Martin, T., Scott, J., & Menge, C. (2000). Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 267, 2287–2293.
- Mayer, P., Smith, L., Ford, R., Watterson, D., McCutchen, & Ryan, M. (2009). Nest construction by a ground-nesting bird represents a potential trade-off between egg crypticity and thermoregulation. *Oecologia*, 159, 893–901.
- Mckinney, F. (1966). The comfort movements of *Anatidae*. *Behavior*, 25, 120–220.
- Mcnamara, J., & Houston, A. (1987). Starvation and predation as factors limiting population-size. *Ecology*, 68, 1515–1519.
- Mooring, M., & Blumstein, D. T. (2004). The evolution of parasite-defence grooming in ungulates. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81, 17–37.
- Moreno, J., & Carlson, A. (1989). Clutch size and the costs of incubation in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*, 20, 123–128.
- Moyer, B., & Clayton, D. (2004). Avian defenses against ectoparasites. In H. van Emden & M. Rotschild (Eds.), *Insect and bird interactions*. Intercept.
- Murray, M. (1990). Influence of host behaviour on some ectoparasites of birds and mammals. In CJ Barnard & J. Behnke (Eds.), *Parasitism and host behaviour* (pp. 290–315). Taylor and Francis.
- Newton, I. (1989). *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press.
- Nilson, J.-Ä., & Smith, H. (1988). Incubation feeding as a male tactic for early hatching. *Animal Behaviour*, 36, 641–647.
- Oliveira, R., Canario, A., Grober, M., & Santos, R. (2001). Endocrine correlates of male polymorphism and alternative reproductive tactics in the Azorean rock-pool blenny, *Parablennius sanguinolentus parvicornis*. *General and Comparative Endocrinology*, 121, 278–288.
- Palestis, B., & Burger, J. (1998). Evidence for social facilitation of preening in the common tern. *Animal Behaviour*, 56, 1107–1111.
- Pflumm, W. (1985). Consecutive antenna grooming as displacement activity of the honeybee in collecting differentially concentrated sucrose solutions. *Insectes Sociaux*, 32, 435–444.

- Prum, R., & Brush, A. (2002). The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly Review of Biology*, 77(3), 261–295.
- Pykal, J., Janda, J., & Bürger, P. (1990). *Atlas hnízdního rozšíření ptáků jižních Čech 1985-1989*.
- R Core Team. (2017). *R: a language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing*.
- Reid, J., Cresswell, W., Holt, S., Mellanby, R., Whitfield, D., & Ruxton, G. (2002). Nest scrape design and clutch heat loss in Pectoral Sandpipers (*Calidris melanotos*). *Functional Ecology*, 16, 305–312.
- Reid, J., Monaghan, P., & Ruxton, G. (1999). The effect of clutch cooling rate on starling, *Sturnus vulgaris*, incubation strategy. *Animal Behaviour*, 58, 1161–1167.
- Rijke, A. (1970). Wettability and phylogenetic development of feather structure in water birds. *Journal of Experimental Biology*, 52, 469–479.
- Rotschild, M., & Clay, T. (1952). *Fleas, flukes and cuckoos: a study of bird parasites*. Collins.
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, M. (Eds.). (2012). *The evolution of parental care*. Oxford University Press.
- Šálek, M., & Cepáková, E. (2006). Do northern lapwings *Vanellus vanellus* and little ringed plovers *Charadrius dubius* rely on egg crypsis during incubation? *Folia Zoologica*, 55(1), 43–51.
- Schino, G., & Aureli, F. (2008). Grooming reciprocation among female primates: a meta-analysis. *Biol Lett*, 4(1), 9–11.
- Schino, G., Scucchi, S., Maestripieri, D., & Turillazzi, P. G. (1988). Allogrooming as a tension-reduction mechanism: a behavioral approach. *American Journal of Primatology*, 16(1), 43–50.
- Schmid, I., & Wechsler, B. (1997). Behavior of Japanese quail (*Coturnix japonica*) kept in semi-natural aviaries. *Applied Animal Behaviour Science*, 55, 103–112.
- Schmidt, M., & Derby, C. (2005). Non-olfactory chemoreceptors in asymmetric setae activate antennular grooming behavior in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. *The Journal of Experimental Biology*, 208, 233–248.

- Schneider, N., & Griesser, M. (2013). Incubating females use dynamic risk assessment to evaluate the risk posed by different predators. *Behavioral Ecology*, *24*, 47–52.
- Seyfarth, R. (1976). Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour*, *24*, 917–968.
- Seyfarth, R. (1980). The distribution of grooming and related behavior among adult female vervet monkeys. *Animal Behaviour*, *28*, 798–813.
- Seyfarth, R., & Cheney, D. (1984). Grooming advances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, *308*, 541–543.
- Shawkey, M., Pillai, S., & Hill, G. (2003). Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria. *Journal of Avian Biology*, *34*, 345–349.
- Shine, R. (1988). Parental care in reptiles. In C. Gans & R. Huey (Eds.), *Biology of the Reptilia* (16th ed., pp. 275–330). Alan R. Liss Inc.
- Silk, J. (1982). Altruism among female *Macaca radiata*: explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour*, *79*, 162–188.
- Silver, R., Andrews, H., & Ball, G. (1985). Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. *American Zoologist*, *25*, 823–840.
- Simmons, K. (1985). Comfort behavior. In B. Campbell & E. Lack (Eds.), *A Dictionary of Birds* (pp. 101–105). Buteo Books.
- Skutch, A. (1957). The incubation patterns of birds. *Ibis*, *99*, 69–93.
- Skutch, A. (1962). The constancy of incubation. *The Wilson Bulletin*, *71*, 115–152.
- Smith, H. (1989). Larger clutches take longer to incubate. *Ornis Scandinavica*, *20*, 156–158.
- Smith, P., Tulp, I., Schekkerman, H., Gilchrist, H., & Forbes, M. (2012). Shorebird incubation behaviour and its influence on the risk of nest predation. *Animal Behaviour*, *84*, 835–842.
- Spruijt, B., van Hooff, J., & Gispen, W. (1992). Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiological Reviews*, *72*(3), 825–852.
- Stahlschmidt, Z. R., Shine, R., & DeNardo, D. F. (2012). The consequences of alternative parental care tactics in free-ranging pythons in tropical Australia. *Functional Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02003.x>

- Šťastný, K., Bejček, V., Mikuláš, I., & Telenský, T. (2021). *Atlas hnízdního rozšíření ptáků v České republice 2014-2017*. Aventinum.
- Steiger, S. S., Valcu, M., Spoelstra, K., Helm, B., Wikelski, M., & Kempenaers, B. (2013). When the sun never sets: diverse activity rhythms under continuous daylight in free-living arctic-breeding birds. *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 280.
- Stoleson, S., & Beissinger, S. (1999). Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high temperatures. *Journal of Animal Ecology*, 68, 951–962.
- Sumana, A., & Starks, P. (2004). Grooming patterns in the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus*. *Ethology*, 110, 825–833.
- Szentirmai, I., & Székely, T. (2004). Diurnal variation in nest material use by the Kentish Plover *Charadrius alexandrius*. *Ibis*, 146, 535–537.
- Tanaka, I., & Takefushi, H. (1993). Elimination of external parasites (lice) is the primary function of grooming in Free-ranging Japanese Macaques. *Anthropological Science*, 101(2), 187–193.
- Tannock, G. (1995). *Normal microflora: an introduction to microbes inhabiting the human body*. Chapman and Hall.
- Tatner, P., & Bryant, D. (1993). Interspecific variation in daily energy expenditure during avian incubation. *Journal of Zoology*, 231, 215–232.
- Thiessen, D., Pendergrass, M., & Young, R. (1983). Development and expression of autogrooming in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 97, 187–190.
- Thomson, J. (1986). Pollen transport and deposition by bumble bees in *Erythronium*: influences of floral nectar and bee grooming. *Journal of Ecology*, 74, 329–341.
- Tinbergen, J., & Williams, J. (2002). Energetics of incubation. In D. Deeming (Ed.), *Avian incubation: behaviour, environment, and evolution* (pp. 299–313). Oxford University Press.
- Tinbergen, N. (1952). “Derived” activities; their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 27, 1–32.
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 20, 410–433.

- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual selection and the descent of man* (pp. 136–179).
- Tullett, S., & Deeming, D. (1987). Failure to turn eggs during incubation effects on embryo weight, development of the chorioallantois and absorption of albumen. *British Poultry Science*, *28*(2), 239–249.
- Tulp, I., Schekkerman, H., & de Leeuw, J. (2012). Eggs in the freezer: energetic consequences of nest site and nest design in Arctic breeding shorebirds. *PLoS ONE*, *7*, e38041.
- Turner, J. (1987). Blood circulation and the flows of heat in an incubated egg. *Journal of Experimental Zoology, Supplement*, 99–104.
- Turner, J. (1994). Thermal impedance of a contract-incubated bird's egg. *Journal of Thermal Biology*, *19*, 237–243.
- Tuttle, E. (2003). Alternative reproductive strategies in the white-throated sparrow: behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology*, *14*, 425–432.
- Val-Laillet, D., Guesdon, V., von Keyserlingk, M. A., de Passillé, A. M., & Rushen, J. (2009). Allogrooming in cattle: relationships between social preferences, feeding displacements and social dominance. *Applied Animal Behaviour Science*, *116*, 141–149.
- van Oort, B. (2005). Circadian organization in reindeer. *Nature*, *438*, 1095–1096.
- van Päässen, A., Veldman, D., & Beintema, A. (1984). A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl*, *35*, 173–178.
- van Rhijn, J. G. (1977). Processes in feathers caused by bathing in water. *Ardea*, *65*, 126–147.
- Van Thyne, J., & Berger, A. J. (1959). *Fundamentals of ornithology*. John Wiley and Sons.
- Veselovský, Z. (2008). *Etologie: biologie chování zvířat*. Academia.
- Vozabulová, E., Sládeček, M., & Šálek, M. (2020). Old habits in a new habitat: breeding requirements of the Little Ringed Plover fit into intensively managed arable land. *Journal of Ornithology*, *161*, 399–408.
- Walsberg, G., & King, J. (1978a). Elaborate ornaments are costly to maintain: evidence for high maintenance handicaps. *The Auk*, *95*, 644–65.

- Walsberg, G., & King, J. (1978b). The heat budget of incubating Mountain White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) in Oregon. *Physiological Zoology*, *51*, 92–103.
- Walsberg, G., & Voss-Roberts, K. (1983). Incubation in dessert nesting doves: mechanism for egg cooling. *Physiological Zoology*, *56*, 88–93.
- Walther, B. A. (2003). Do peacocks devote maintenance time to their ornamental plumage? Time budgets of male blue peafowl *Pavo cristatus*. *Lundiana*, *4*(2), 149–154.
- Walther, B. A., & Clayton, D. (2004). Elaborate ornaments are costly to maintain: evidence for high maintenance handicaps. *Behavioral Ecology*, *16*, 89–95.
- Weathers, W., & Sullivan, K. (1989). Nest attentiveness and egg temperature in the Yellow-eyed Junco. *The Condor*, *91*, 629–633.
- Weimerskirch, H. (1995). Regulation of foraging trips and incubation routine in male and female wandering albatrosses. *Oecologia*, *102*, 37–43.
- Wheelwright, N., & Beagley, J. (2005). Proficient incubation by inexperienced Savannah Sparrows *Passerculus sandwichensis*. *Ibis*, *147*, 67–76.
- White, F., & Kinney, J. (1974). Avian incubation. *Science*, *186*, 107–115.
- Williams, J. (1996). Energetics of avian incubation. In *Avian Energetic and Nutritional Ecology* (pp. 375–416). Chapman and Hall.
- Wilson, H., Neuman, S., Eldred, A., & Mather, F. (2003). Embryonic malpositions in broiler chickens and bobwhite quail. *Journal of Applied Poultry Research*, *12*, 14–23.
- Wolf, B., & Walsberg, G. (2000). The role of the plumage in heat transfer processes of birds. *American Zoologist*, *40*(4), 575–584.
- Yerkes, T. (1998). The influence of female age, body mass, and ambient conditions on redhead incubation constancy. *The Condor*, *100*, 62–68.
- Zanette, L., White, A., Allen, M., & Clinchy, M. (2011). Perceived predation risk reduces the number of offspring songbirds produce per year. *Science*, *334*, 1398–1401.

Zimmerling, J., & Ankney, C. (2005). Variation in incubation patterns of red-winged blackbirds nesting at lagoons and ponds in eastern Ontario. *The Wilson Bulletin*, 117, 280–290.

8 Seznam a zdroje obrázků

Obrázek 1: Příklady allogroomingu u různých druhů (online) [cit. 2022.03.21], dostupné z

https://www.reed.edu/biology/professors/srenn/pages/teaching/web_2008/dklj_site_final/adaptive.html,

https://www.researchgate.net/figure/One-of-the-most-common-harem-social-behaviors-is-allogrooming-also-known-as-mutual_fig8_257874946,

<https://pics.alphacoders.com/pictures/view/307350>,

<http://www.asianapiculture.org/newsshow.asp?id=1287&big=1>

Obrázek 2: Břehouš černoocasý (*Limosa limosa*) během preeningu (online) [cit. 2022.03.21], dostupné z <https://www.flickr.com/photos/gerbosma/26343275153/>

Obrázek 3: Výskyt kulíka říčního ve světě (online) [cit. 2022.03.21], dostupné z <https://ebird.org/species/lirplo?siteLanguage=cs>

Obrázek 4: Kulík říční (online) [cit. 2022.03.21], dostupné z

<https://www.birdlife.cz/co-delame/vyzkum-a-ochrana-ptaku/ochrana-druhu/ptaci-zemedelske-krajiny/scitani-kulika-ricniho-v-zemedelske-krajine/>

Obrázek 5: Mapování hnízdního rozšíření kulíka říčního v ČR v letech 2014-2017 (Šťastný et al., 2021)

Obrázek 6: Trend početnosti kulíka říčního (online) [cit. 2022.03.21], dostupné z <http://jpsp.birds.cz/vysledky.php?taxon=493>

Obrázek 7: Hnízdní jamka kulíka říčního (online) [cit. 2022.03.21], dostupné z <http://www.bio-foto.com/displayimage-1647.html>

Obrázek 8: Českobudějovická pánev na mapě ČR (online) [cit. 2022.03.21], dostupné z

https://cs.wikipedia.org/wiki/%C4%8Ceskobud%C4%9Bjovick%C3%A1_p%C3%A1nev

Obrázek 9: Variabilita preeningu mezi hnízdy s průměrem, prvními a třetími kvartily, 95% konfidenčním intervalem a odlehlými hodnotami pro jednotlivá sledovaná hnízda (R CoreTeam, 2017).

Obrázek 10: Rozložení preeningu v rámci dne (R Core Team, 2017).