

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Krmení mláďat u lejska bělokrkého: příčiny a následky

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Vojtěch Lyko

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie

Forma studia: Prezenční

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracoval samostatně a pouze za využití uvedených zdrojů.

V Olomouci, dne 5. 8. 2023

Vojtěch Lyko

Poděkování

Děkuji Miloši Kristovi za příkladné, zodpovědné a trpělivé vedení. Rovněž děkuji všem, kdo se aktivně účastnili ornitologické práce v terénu na Velkém Kosíři. V neposlední řadě děkuji za podporu rodině a přátelům. Diplomová práce byla podpořena interní grantovou agenturou Univerzity Palackého (IGA_PrF_2023_011).

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Vojtěch Lyko

Název práce: Krmení mláďat u lejska bělokrkého: příčiny a následky

Typ práce: Diplomová práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Miloš Krist, Ph.D., katedra zoologie

Rok obhajoby práce: 2023

Počet stran: 48

Počet příloh: 3

Jazyk: Český

Abstrakt

Krmení mláďat rodiči je zásadním fenoménem v životě altriciálních ptáků mající vliv na mláďata i na rodiče. Klíčovou charakteristikou rodičovského krmení je jeho frekvence. Frekvenci krmení jsem studoval u lejsků bělokrkých (*Ficedula albicollis*) jako počet návštěv hnízdní budky rodiči prostřednictvím automatických záznamů s využitím RFID technologie a infračidel v šesti hnízdních sezónách. Počet návštěv jsem monitoroval v celých dnech během celého období od vylíhnutí po vyvedení mláďat. Také jsem sledoval vliv rodičovské investice na přežívání dospělců. Počet návštěv hnízda v jednotlivých dnech pozitivně koreloval s počtem mláďat v hnízdě i s jejich věkem až do období vyvádění. Naopak počet návštěv per capita koreloval s počtem mláďat v hnízdě negativně. Pozitivní korelace byla také mezi počtem návštěv a hmotností mláďat a počtem návštěv a přežíváním mláďat. Korelace mezi počtem návštěv a délkou křídla a tarsu byla nejprve pozitivní, klesala s věkem mláďat a v období před vyváděním se změnila v negativní. Vztah mezi rodičovskou investicí a přežíváním dospělců vyšel pozitivní, protože byl pozitivní u samic. Nebyl ale statisticky významný pravděpodobně kvůli malé velikosti vzorku.

Klíčová slova: lejsk bělokrký, krmení mláďat, rodičovská investice, RFID čtečky, PIT čipy, přežívání

Bibliographic identification

Author's first name and surname: Vojtěch Lyko

Title of thesis: Provisioning behaviour of the collared flycatcher: causes and consequences

Type of thesis: Diploma thesis

Department: Department of Zoology

Supervisor: Doc. Mgr. Miloš Krist, Ph.D., Department of Zoology

The year of presentation: 2023

Number of pages: 48

Number of appendices: 3

Language: Czech language

Abstract

Parental feeding of offspring is an important phenomenon in the life of altricial birds, affecting both the parents and the young. A key characteristic of parental feeding is its frequency. I studied the frequency of feeding in collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) as the number of parental visits to the nest box by automatic recording using RFID technology and infra sensors in six nesting seasons. I recorded the number of visits in whole days throughout the entire period between hatching and fledging. I also examined the relationship between parental investment and adult survival. The daily number of visits to the nest was positively correlated with brood size and age of the offspring. On the contrary, the number of visits per capita was negatively correlated with the number of chicks in the nest. There was also a positive correlation between the number of visits and chick weight and the number of visits and chick survival. The correlation between number of visits and the length of wing and tarsus was positive in the beginning of feeding, then it declined with nestling age and turned negative before fledging. The relationship between parental investment and their survival showed positive due to being positive in females. But it was not statistically significant probably because of small sample size.

Key words: collared flycatcher, feeding the young, RFID readers, PIT tags, survival

Obsah

1. Úvod.....	7
1. 1 Biologická teorie.....	7
1. 1. 1 Altriciální a prekociální ptáci	7
1. 1. 2 Frekvence krmení jako měřítko investice	7
1. 1. 3 Faktory ovlivňující frekvenci krmení	8
1. 1. 4 Vliv frekvence krmení na mláďata	10
1. 1. 5 Vliv frekvence krmení na rodiče.....	11
1. 2 RFID Technologie.....	11
1. 3 Cíle práce.....	14
2. Metodika	15
2. 1 Modelový druh.....	15
2. 2 Lokalita	15
2. 3 Hnízdní budky.....	16
2. 4 Čtečky.....	16
2. 5 Měření a kontroly líhnutí	17
2. 6 Čipování.....	18
2. 7 Validace dat ze čteček.....	18
2. 8 Analýza dat.....	19
3. Výsledky	23
3. 1 Výsledky validace	23
3. 2 Mláďata.....	24
3. 3 Dospělci.....	30
4. Diskuse	32
5. Závěr.....	35
Literatura	36
Přílohy	41

1. Úvod

1. 1 Biologická teorie

1. 1. 1 Altriciální a prekociální ptáci

Podle stupně vývoje mláďat po vylíhnutí z vejce můžeme ptáky rozdělit do dvou skupin. Na druhy s mláďaty altriciálními (nidikolními, krmivými) a druhy s mláďaty prekociálními (nidifugními, nekrmivými). Altriciální druhy početně silně převažují nad druhy prekociálními, zejména díky tomu, že altriciální je celý řád pěvců (Passeriformes). Dále také například dravci (Accipitriformes), sokoli (Falconiformes), sovy (Strigiformes), šplhavci (Piciformes), plameňáci (Phoenicopteriformes) a mnoho dalších (Gaisler & Zima 2018). Období, které tráví altriciální mláďata ve vejci, je výrazně kratší než u prekociálních mláďat, a tedy i stupeň vývoje po vylíhnutí je u altriciálních mláďat nižší. Bývají holá, se srostlými očními víčky, téměř nepohyblivá kvůli nedokonale vyvinuté pohybové soustavě. Také u nich mnohem déle trvá, než jsou po vylíhnutí schopna samostatné termoregulace. Takřka jedinou řádně vyvinutou soustavou altriciálních mláďat je soustava trávicí. To je nutností pro příjem energie z potravy potřebné k rychlému vývoji během období po vylíhnutí, které mláďata tráví v hnízdě. V této době jsou altriciální mláďata nejen neschopna si potravu obstarat sama, ale z počátku ji ani sama nedokáží přijmout. Jsou tak zcela odkázána na péči dospělců. Ta spočívá zejména v zahřívání a krmení. (Oppenheim 1972, Veselovský 2001, Gaisler & Zima 2018).

1. 1. 2 Frekvence krmení jako měřítko investice

Krmení mláďat rodiči je zcela zásadním fenoménem v životě altriciálních ptáků. Je kritické nejen pro vývoj mláďat ale jejich prostřednictvím i pro fitness rodičů. Navíc pro rodiče představuje energetickou i stresovou zátěž. Proto se na jeho studium klade velký důraz. Zejména pak na studium frekvence či intenzity krmení (angl. feeding rate, feeding frequency), která je často brána jako dobré měřítko rodičovských investic do mláďat (Møller & Thornhill 1998, Wright et al. 1998, Cauchard et al. 2021). Frekvence krmení je poměrně snadno měřitelná veličina. Dobře také vypovídá o celkovém množství potravy přinesené rodiči na hnízdo, které je spolu s její kvalitou klíčové pro vývin mláďat (Cauchard et al. 2021). Kvantita je přitom často důležitější než kvalita. Nízká kvalita potravy může být vyvážena její kvantitou spočívající právě ve zvýšené frekvenci krmení (Schwagmeyer & Mock 2008, Garcia-Heras et al. 2017, Watson & Ritchinson 2018). Frekvencí krmení se nejčastěji rozumí počet předání potravy rodičem potomkovi nebo počet návštěv hnízda s potravou, které rodič nebo rodiče vykonají za jednotku času. Pokud nelze přesně odlišit návštěvy hnízda s- a bez přinášené potravy, lze brát jako dobré měřítko rodičovské investice i počet návštěv hnízda jako takový (Nomano et al. 2014). Ne všechny návštěvy hnízda rodiči musejí být nutně spojeny s krmením, ale takových návštěv je v období mezi vylíhnutím a vyvedením mláďat jen málo, a navíc i ty pravděpodobně souvisejí s péčí o potomstvo.

1. 1. 3 Faktory ovlivňující frekvenci krmení

Frekvence krmení bývá brána jako dobré měřítko rodičovských investic, ale pro její správné pochopení a interpretaci je nutné znát rozličné faktory, které způsobují, že se frekvence krmení liší jak mezidruhově tak vnitrodruhově. Zásadní je samotná biologie konkrétního druhu. Typicky druhy přinášející větší potravu vzhledem ke své velikosti a velikosti mláďat budou krmit s nižší frekvencí (Bengtsson & Rydén 1983, Slagsvold & Sonerud 2007, Watson & Ritchison 2018). Například poštolka pestrá (*Falco sparverius*), která nosí svým mláďatům relativně velkou kořist, bude mít, stejně jako jiní „dravci“, frekvenci krmení nižší (jednotky návštěv za den) než drobní pěvci jako např. sýkora koňadra (*Parus major*), která nosí kořist mnohem menší jak celkově, tak i v poměru k velikosti mláďat. Dospělci sýkor tak během krmení vykonají stovky návštěv hnízda denně (Bengtsson & Rydén 1983, Slagsvold & Sonerud 2007, Watson & Ritchison 2018, Sucháčková 2022). Tato závislost frekvence krmení na velikosti kořisti je patrná i na vnitrodruhové úrovni. Obecně lze tedy říci, že čím je velikost přinášené potravy větší, tím je frekvence krmení nižší. Nosit větší potravu tak bývá pro rodiče výhodnější, protože pro poskytnutí stejného množství potravy nemusí podniknout tolik výprav. Stejně tak při konstantní frekvenci krmení je větší potravu výhodnější i pro mláďata, protože získají víc energie (Schwagmeyer & Mock 2008). Velikost přinášené potravy může být navýšena i tím, že dospělec přinese více kusů potravy najednou (Cauchard et al. 2021). Mohou ale nastat i případy, kdy velikost přinášené potravy nemusí být zcela určující pro její kvalitu a rozhodující je její nutriční hodnota, která nemusí být velikosti vždy přímo úměrná (Krebs & Avery 1984). Např. žížaly jsou jako potravu méně nutričně vydatné než housenky, i když jsou mnohem větší. Mají totiž ve své trávicí soustavě velké množství nutričně bezvýznamné anorganické hmoty (Wright et al. 1998).

Znaky mláďat

Jedním nejvýznamnějších faktorů, které ovlivňují frekvenci krmení, jsou z podstaty věci samotná mláďata, jejich chování a aktuální stav. Frekvence krmení zpravidla narůstá s rostoucím věkem a tím velikostí potomstva (Grieco 2002, Krist 2009, Bowers et al. 2014). Může ale nastat i opačná situace, kdy se frekvence krmení s rostoucím věkem mláďat snižuje. Pokud jsou mláďata velká, mohou pozřít mnohem větší a výživnější potravu, kterou není třeba přinášet tak často (Grüebler et al. 2018).

Vliv na frekvenci krmení má samozřejmě také počet mláďat v hnízdě. Větší počet mláďat bývá, podle očekávání, spojen s častějším krmením (Royama 1966, Krist 2009, García-Navas & Sanz 2012, Grüebler et al. 2018). Na druhou stranu větší počet mláďat obvykle znamená pokles frekvence krmení v přepočtu na jednoho potomka. To naznačuje, že při vysokém počtu mláďat v hnízdě nejsou dospělci schopní nebo ochotní plně pokrýt jejich nároky. Může nastat i případ, kdy při určitém počtu mláďat už rodiče frekvenci krmení nenavýšují vůbec. Mláďata tak pochopitelně strádají. Dospělci totiž usilují o optimální trade-off mezi energií investovanou do potomků a udržení své vlastní kondice (Nur 1984, Wright & Cuthill 1990, García-Navas & Sanz 2012).

Frekvenci krmení může ovlivnit také kondice mláďat. Předpokládá se, že rodiče krmí v závislosti na potřebách potomků (Godfray 1991). Při snížené kondici mláďat, třeba jejich menší velikosti a hmotnosti, se frekvence krmení může zvyšovat, aby se stav mláďat zlepšil. Na druhou stranu je ale špatná kondice mláďat často zapříčiněna právě nedostatečným krmením jako takovým, kdy rodiče mohou krmit s maximální frekvencí, které jsou schopni nebo která je umožněna prostředím, ale která

přesto není dostatečná pro řádný vývoj potomků. Aktuální kondice mláďat je navíc úzce spjata s žadoněním. Hladovějící či podvyživená mláďata intenzivněji žadoní, a jsou proto krmena rodiči častěji (Gottlander 1987, Godfray 1991, Kilner & Johnstone 1997, Dickens & Hartley 2007). Nejde přitom jen o zvýšení krmení konkrétního intenzivněji žadonícího mláděte. Mláděcí žadonění zvyšuje celkovou aktivitu rodičů jako takovou (Bengtsson & Rydén 1983).

Znaky rodičů

Frekvence krmení je také dána chováním a schopnostmi rodičů. Někteří jedinci například mohou nosit velkou a kvalitní potravu méně často, a získat tak více času na jiné aktivity. Naopak jiní jedinci stejného druhu, kteří třeba nejsou schopní nalézt nebo ulovit velkou a kvalitní kořist, budou krmit potravou horší, ale o to častěji. Tyto rozdíly mohou souviset s věkem a zkušeností dospělců. Starší a zkušenější jedinci nemusejí věnovat shánění potravy tolik času, respektive jsou schopni potravu nalézt za kratší dobu, a mohou tedy krmit častěji (García-Navas & Sanz 2012, Cauchard et al. 2021). Existuje ale i možnost, že starší a zkušenější jedinci sice stráví opatřováním potravy méně času, ale ušetřený čas věnují do jiné aktivity, než je krmení mláďat. Frekvence krmení by tak mohla být nezměněna. Starší a zkušenější jedinec může také snáze nalézat větší a kvalitnější potravu. Větší potravu není třeba přinášet tak často a frekvence krmení by tedy také klesla. V některých případech starší ptáci zvyšují svou rodičovskou investici v podobě zvýšené frekvence krmení na úkor své vlastní kondice a snížené pravděpodobnosti přežití do dalšího roku. Může to být snaha maximalizovat svou fitness v závěru života. V následujícím roce by se totiž daný jedinec nemusel pro vysoký věk rozmnožit vůbec, a tak je pro něj výhodnější investovat maximum energie do aktuálních mláďat. Naopak jedinci s dobrými vyhlídkami na rozmnožení v budoucích letech mohou mít tendence šetřit energií do dalších let a vyhýbat se stresu spojenému s intenzivní rodičovskou péčí o současná mláďata (Pärt et al. 1991, Clutton-Brock 1984). V případě, že jeden rodič chybí, může být i zbylý samotný rodič schopný částečně tento nedostatek kompenzovat svou vlastní zvýšenou aktivitou a vyvést mláďata sám. Frekvence krmení samotného dospělého ale nedosahuje frekvence krmení páru (Marques 2004, Wiebe 2010). Frekvence krmení se může lišit i v závislosti na pohlaví daného rodiče. Uvádí se, že u druhů, kde se vyskytují mimopárové kopulace, bude samec krmit méně než samice. Narozdíl od samice totiž samec nemá stoprocentní jistotu, že všichni potomci na hnízdě jsou jeho vlastní. Pokud by samec měl nějaké vodítko, která mláďata v hnízdě jsou jeho a která ne, např. velikost či věk mláďat nebo svou dlouhodobou nepřítomnost na hnízdě v době páření, mohl by podle toho teoreticky upravit svou frekvenci krmení jednotlivých mláďat. Většinou však žádné takové vodítko samec nemá, a proto krmí s nižší frekvencí všechna mláďata (Slagsvold 1997, Sheldon & Ellegren 1998, Gao et al. 2020). V některých situacích mohou ovšem samci krmit více než samice. Pokud jsou mláďata ve věku, kdy je samice ještě musí zahřívát, nemůže tato trávit tolik času sháněním potravy, a její frekvence krmení bude tedy v tu dobu nižší. Naopak samec bude v takové chvíli zastávat většinu krmení sám (Cauchard et al. 2021).

Podle některých názorů mohou mít na frekvenci krmení vliv i osobní povahové vlastnosti jedinců. Hypotéza syndromu životního tempa (pace-of-life syndrom hypothesis) naznačuje vztah mezi osobnostními rysy a life-history strategiemi. Jedinci disponující silněji vyvinutými vlastnostmi jako agresivita, odvaha, zvědavost nebo schopnost řešit problémy tak mohou krmit s vyšší frekvencí než

ostatní jedinci právě díky těmto svým povahovým a osobnostním rysům (Biro & Stamps 2008, David et al. 2015, Wetzel 2017). Ne vždy se ale podobný vztah prokázal (Szász et al. 2019).

Prostředí

Prostředí, v němž ptáci žijí, má pochopitelně také vliv na frekvenci krmení. Klíčovou vlastností prostředí je abundance potravy. Pokud je potravy málo, dospělci přes veškerou svou snahu budou schopni dosáhnout pouze nižší frekvence krmení. To i pokud shánění potravy věnují veškerý čas (Hakkarainen et al. 1997, Gruebler et al. 2018). Pokud nejsou dospělci omezeni samotným množstvím potravy v prostředí, bývají omezení její dostupností. Kvalitní potrava bývá zpravidla hůře dostupná než ta méně kvalitní. Rodičům se tak obvykle nabízí dvě alternativy, jak zajistit mláďatům dostatečné množství potravy, nosit kvalitní potravu méně často nebo horší potravu častěji. Pokud v prostředí není dostatek potravy, mohou v případě zvýšené potřeby mláďat navýšit dospělci frekvenci krmení jen velmi obtížně nebo vůbec. To platí hlavně pro druhy specializované na jeden konkrétní typ kořisti, např. hraboše v případě poštolek obecných (*Falco tinunculus*). V takovém případě mohou ale rodiče jako zvýšení své snahy a investice například věnovat shánění potravy více času (Masman et al. 1988). Druhy, které nemají tak vysokou potravní specializaci, jsou v takovém případě ve výhodě. Mohou totiž z jednoho typu kořisti přejít na jiný typ. Zpravidla tak kvalitní ale hůře dostupná kořist bývá nahrazena nebo doplněna jinou, méně kvalitní ale snadněji dostupnou. Frekvence krmení tak může být navýšena díky využití alternativní potravy (Garcia-Heras et al. 2017, Watson & Ritchinson 2018).

Dalším významným faktorem prostředí, který může frekvenci krmení rovněž ovlivňovat, je počasí. Ne vždy ale platí, že pěkné počasí se rovná častému krmení a naopak. Špatné počasí, jako je zima nebo déšť (často společně) může snižovat frekvenci krmení zejména tím, že snižuje abundanci kořisti. Typické je to pro ptáky krmící hmyzem, protože hmyz není za špatného počasí aktivní a jeho dostupnost v prostředí tak klesá (Alatalo & Lundberg 1989, Martins & Wright 1993). Dostupnost kořisti může ale někdy naopak snižovat i vysoká teplota, např. v případě dravých ptáků, kdy jsou kořisti obratlovci, kteří za příliš vysoké teploty nebývají tak aktivní, a tudíž ani dostupní jako kořist pro predátory (Garcia-Heras et al. 2017). Špatné počasí může působit také přímo na dospělé. Zhoršené podmínky letu způsobené třeba silným deštěm, nebo teplotní nepřízeň, především příliš vysoká teplota, frekvenci krmení také snižují (Tinbergen & Dietz 1994, Kluijver 1950, Krist 2009). Nepřízeň počasí může působit i na mláďata. Pokud je chladno a mláďata ještě nejsou schopna dostatečné termoregulace, musí je samice více zahřívát. Nemůže tedy obstarávat potravu a frekvence krmení tím opět klesá (Radford et al. 2001).

1. 1. 4 Vliv frekvence krmení na mláďata

Spolu s kvalitou přinášené potravy frekvence krmení zásadně ovlivňuje vývoj mláďat. Pokud nejsou mláďata dostatečně krmena, má to negativní vliv na jejich vývoj i přežívání (Browning et al. 2012, Killpack & Karasov 2012). Důsledkem nedostatku potravy při příliš nízké frekvenci krmení je snížená celková hmotnost. To je způsobeno zejména menší velikostí energeticky nejnáročnějších soustav a orgánů, jako jsou létací svaly nebo trávicí soustava (Lepczyk et al. 1998, Killpack & Karasov 2012). Velikost strukturních orgánů, tedy kostry (tarsus, křídlo, lebka atd.) může (Mock et al. 2009,

Emlen et al. 1991) ale nemusí být nedostatkem potravy omezena. Důvodem pro zachování velikosti strukturních orgánů může být maximalizace možnosti kompetice s ostatními mláďaty na hnízdě (Møe et al. 2004, Killpack & Karasov 2012). Nižší frekvence krmení zpravidla v důsledku znamená nižší pravděpodobnost přežití, a to jak během období, kdy jsou mláďata ještě na hnízdě, tak po vyvedení (Drent & Daan 1980, Perrins & McCleery 1989).

1. 1. 5 Vliv frekvence krmení na rodiče

Krmení je zásadní nejen pro vývoj potomků ale má vliv i na rodiče, jelikož pro ně představuje velkou stresovou i energetickou zátěž. Z pozice mláďat by bylo ideální, aby jim rodiče věnovali veškerý čas a energii. Z pohledu rodiče je ale takový přístup neúnosný. Znamená sice zvýšení fitness v daném roce, ale v konečném důsledku by velmi pravděpodobně byl vliv na fitness opačný. Každé navýšení investice do mláďat je totiž spojeno s navýšením výdeje energie. To se může negativně projevit v jiných oblastech života rodičů, například zvýšenou náchylností k predaci či patogenům a tím i snížené šanci na rozmnožení v dalších letech nebo přímo snížené šanci přežití (Trivers 1972, Wright et al. 1998).

1. 2 RFID Technologie

RFID technologie (z ang. radio frequency identification tj. radiofrekvenční identifikace) je metoda výzkumu, založená na značení sledovaných jedinců pomocí tzv. PIT čipů a zařízení, schopného tyto čipy zaznamenat, tzv. čtečky. Hlavní výhodou této metody spočívá ve spolehlivém a nezaměnitelném značení jedinců a v možnosti dlouhodobého sledování aktivity konkrétního jedince bez fyzické přítomnosti výzkumníka.

PIT čipy (z angl. passive integrated transponder, dále jen „čipy“) jsou drobná zařízení sestávající z mikročipu a elektrického okruhu, který zastává roli přijímače i vysílače, a ochranného pouzdra v podobě drobného skleněného válečku. Jelikož čipy neobsahují vlastní zdroj energie, mohou mít velmi malé rozměry, jen několik milimetrů, a jejich životnost je velmi vysoká, pokud nedojde k jejich fyzickému poškození (Gibbons & Andrews 2004). Iserbyt et al. (2018) uvádějí ztrátu signálu jen u 3,4 % čipů za více než dva roky. Při průchodu čipu elektromagnetickým polem generovaným anténou čtečky je čip aktivován a začne transmitovat unikátní přednastavený kód. Tento kód je následně zaznamenán čtečkou. Čtečky lze rozdělit na dva druhy. Čtečky „ruční“, které po stisku tlačítka přečtou blízký čip a zobrazí jeho kód na displeji. Používají se např. pro identifikaci odchycených zvířat nebo ve veterinární praxi. Druhou kategorií jsou čtečky umístěné na stálém místě, které zaznamenávají všechny čipy, které se dostanou do jejich blízkosti (Gibbons & Andrews 2004). Pokud je u tohoto typu čtečky zaznamenáno spolu s číslem čipu i datum a čas, lze určit přesný okamžik, kdy se konkrétní jedinec nacházel na daném místě (Bonter & Bridge 2011, Iserbyt et al. 2018).

Správné fungování této metody může ovlivnit celá řada proměnných. Pravděpodobnost zaznamenání čipu čtečkou se zvyšuje se silou signálu a snižuje se vzdáleností od antény. Významným faktorem je také úhel, který v okamžik čtení svírá čip s anténou. V ideálním případě by podélná osa čipu měla být kolmá k rovině antény. V opačném případě se může stát, že čtečka čip nezaznamená. Pravděpodobnost zaznamenání čipu také klesá s rychlostí, se kterou čip prostupuje polem antény. Pokud je rychlost příliš vysoká, nemusí být čip zaznamenán vůbec. V ideálním případě by se v účinném

prostoru čtečky měl nacházet vždy jen jeden čip. To ale nelze v praxi vždy garantovat, či to z principu výzkumu může být nemožné. Je tedy třeba mít na paměti, že některé typy čteček dokáží v případě, že se v jejich blízkosti nachází současně dva a více čipů, zaznamenat jen jeden z nich. Také existuje možnost zhoršení signálu, a tedy snížení pravděpodobnosti na záznam čipu, pokud se v blízkosti antény nachází přílišné množství kovu. (Maselyne et al. 2015, Iserbyt et al. 2018). Problém může představovat i samotné značení zkoumaných jedinců čipy. Ty se zpravidla zavádějí pod kůži. Tento krok může být dosti náročný, zvláště pokud čipování probíhá v terénu. Pro správné a co nejrychlejší a nejbezpečnější očipování je tak nutná určitá odbornost a praxe. Čipy se mohou upevnit i na povrch těla živočicha. V takovém případě se ale významně zvyšuje šance, že jedinec čip ztratí nebo že dojde k jeho poškození (Gibbons & Andrews 2004)

Hlavní výhodou využití RFID technologie ve výzkumu je, že výzkumník nemusí být sběru dat vůbec fyzicky přítomen. Sledované živočichy není po prvotním očipování potřeba nijak více odchytávat, manipulovat s nimi nebo je vyrušovat. Navíc čtečka může pracovat dlouhodobě bez přestávky. Teoretické množství možných kódů, které mohou čipy nést, je nesmírné. Lze tedy takto označit a identifikovat obrovské množství jedinců. Miniaturní rozměry čipů představují výhodu oproti jiným metodám sledování na dálku, jako jsou satelitní nebo radiové transpondery, a lze s jejich pomocí sledovat mnohem menší druhy. Byly dokonce úspěšně využity i u hmyzu (Sumner et al. 2007, Robinson et al. 2009, Stelzer et al. 2010). Díky tomu, že čipy nemají žádný vlastní zdroj energie, je jejich životnost delší než délka života většiny sledovaných druhů zvířat (Bonter & Bridge 2011, Iserbyt et al. 2018). Další výhodou je jednoduchost samotného záznamu, který čtečka pořídí. Zpravidla se jedná o tabulku, v níž každý řádek představuje jeden záznam, tedy číslo čipu a čas a datum tohoto záznamu. Například ve srovnání s často využívaným videozáznamem je takovýto formát dat mnohem snadněji zpracovatelný. Také datová velikost záznamu pořízeného RFID čtečkami je mnohonásobně menší než velikost videa. Pořídit kompletní videozáznam o délce například celého roku a jeho následné zpracování je prakticky nereálné. S RFID čtečkou toto není problém. RFID technologie může být dále kombinována i s jinými technologiemi a nástroji moderního výzkumu. Doplněním o solární panely prakticky odpadá nutnost výměny baterií. Nabízí se propojení také například s videokamerami, automatickou váhou, senzory pohybu, záznamem zvuku nebo meteorologickým záznamem pro ještě efektivnější a všestrannější sběr dat (Bonter & Bridge 2011).

Zásadní nevýhodou staticky umístěných čteček je nutnost, aby se sledovaní jedinci dostali dostatečně blízko k anténě čtečky a ta je mohla zaznamenat. Tento fakt využití RFID čteček značně omezuje. Také jednoduchost záznamu pořízeného čtečkou, ač často považovaná za výhodu, představuje i komplikaci. Jeho správná interpretace je klíčová vzhledem k designu výzkumu. Může totiž nastat situace, že jedinec je čtečkou zaznamenán, i když neprovedl aktivitu, kterou se snažíme sledovat, a naopak. Např. pokud je čtečka umístěna na ptačím krmítku, aby zaznamenávala frekvenci, s jakou se pták krmí, může se stát, že jedinec je čtečkou zaznamenán, aniž by se nakrmil, nebo naopak, krmí se, a přitom je z dosahu čtečky, a tedy o jeho aktivitě nebude žádný záznam (Iserbyt et al. 2018). Z tohoto příkladu je patrné, že při špatném designu výzkumu s využitím RFID technologie tak může dojít k významnému pod- nebo nadhodnocení sledované aktivity. Z tohoto důvodu je více než vhodné záznam z čteček validovat, například srovnáním s videozáznamem, aby bylo zřejmé, nakolik záznam pořízený čtečkou skutečně odpovídá sledované aktivitě.

Iserbyt et al. (2018) uvádějí několik alternativ zpracování RFID dat, které byly použity v ornitologickém výzkumu s cílem minimalizovat případnou chybu. První možnost je hrubá kvantifikace aktivity jako počet minut s alespoň jedním záznamem ze čtečky oproti celkovému počtu minut sledování. Jinými slovy v kolika minutách z celkového počtu udělala čtečka záznam. Tento přístup

využili např. Wilkin et al. 2009, Patrick & Browning 2011 a David et al. 2015. Takto může ale docházet k nadhodnocení aktivity, pokud vstup a výstup jedince z oblasti sledované čtečkou (např. hnízdní budky) neproběhne v totožném minutovém úseku. Naopak pokud je čtečka jedincem aktivována vícekrát za minutu, dojde tímto zjednodušením k podhodnocení jeho aktivity.

Další možností je vymazání části záznamů, které po sobě následují v nějakém předem určeném časovém úseku. Tento postup pracuje s předpokladem, že časový úsek, ve kterém jsou nadbytečné záznamy mazány, je menší než nejkratší čas mezi dvěma po sobě jdoucími aktivitami, které má čtečka zaznamenávat. Je nutné zvolit časový úsek, který minimalizuje počet záznamů neodpovídajících sledované aktivitě a zároveň umožní započítání maximálního počtu záznamů aktivitě odpovídajících (García-Navas et al. 2009, Welbers et al. 2017, Iserbyt et al. 2018)

I přes možné komplikace je ornitologický výzkum vhodným polem k využití RFID technologie. Značení ptáků čipy je poměrně snadno proveditelné, zvláště pokud se čipují mláďata. Navíc čipy lze umístit do nožních kroužků a kroužkování je v ornitologickém výzkumu běžná praxe. U mnoha ptačích druhů lze také relativně snadno docílit kontaktu očipovaných jedinců s anténou čtečky jejím umístěním například na krmítko, do hnízda, na často navštěvovaný hřad, do dobře zmapovaných pohybových tras, do vletového otvoru hnízdní dutiny nebo budky atp. Výzkum druhů hnízdicích v přirozených dutinách, anebo lépe v hnízdních budkách, je obzvláště vhodný k implementaci RFID technologie. Při umístění antény do vletového otvoru je teoreticky čtečkou zaznamenán každý vstup a výstup jedince z budky. Z takových dat lze vyvodit závěry např. o frekvenci krmení, formování párů (Bonter & Bridge 2011), aktivitě během hnízdění (Sucháčková 2022), vyvádění mláďat (Tajovská 2019) a mnoha dalších. Praxe ukazuje, že značení čipy má na ptáky minimální, pokud vůbec nějaký, vliv a může být vhodnější než některé jiné metody značení, například užívání pásek na křídlech tučňáků (Dugger et al. 2006).

Jak zmiňují Bonter & Bridge (2011), mnoho studií využívajících RFID čtečky by mohlo být teoreticky provedeno i za použití klasických ornitologických metod, jako je užití barevných kroužků, kroužků čitelných v terénu nebo prosté pozorování. Ale množství času a práce potřebné pro zdárnou realizaci takového výzkumu na velkém počtu jedinců nebo v dlouhém časovém úseku je často nereálné. Oproti tradičním metodám jsou čtečky schopny zaznamenat až ohromující množství dat, např. stovky návštěv krmítka jedním jedincem během dne (Boisvert & Sherry 2000), 80 000 cest tučňáků od kolonie k moři (Kerry et al. 1993) nebo pořídit záznam o aktivitě jedince v průběhu celého hnízdního období (Sucháčková 2022).

1. 3 Cíle práce

Cílem mé práce bylo zjistit a popsat vztah mezi atributy lejsků bělokrkých a frekvencí krmení reprezentovanou počtem návštěv hnízdních budek dospělci v jednotlivých dnech během celého období od vylíhnutí mláďat po jejich vyvedení. Zajímalo mne, jak se mění frekvence krmení s postupujícím věkem mláďat během celého sledovaného období. Dále mě zajímal vztah mezi frekvencí krmení a počtem mláďat na hnízdě, jejich přežíváním a jejich vývojem. Vývoj mláďat jsem sledoval prostřednictvím jejich fyzických charakteristik, tj. hmotnosti, délky křídla a délky tarsu. Druhým cílem bylo sledovat vztah mezi rodičovskou investicí dospělců a jejich přežíváním do dalšího roku. Zda dospělci, kteří investují více, mají sníženou pravděpodobnost přežití. V neposlední řadě mi šlo o to přiblížit využití RFID technologie a automatizace v ornitologickém výzkumu a poskytnout srovnání výsledků získaných sledováním celého období, kdy jsou mláďata v hnízdě, v několika letech s výsledky obdobných studií na podobné téma, z nichž většina nemá zdaleka tak velký datový vzorek.

2. Metodika

2. 1 Modelový druh

Lejsek bělokrký (*Ficedula albicollis*) je drobný tažný pěvec z čeledi lejskovitých (Muscicapidae), rozšířený v Evropě kromě České republiky také na Slovensku, v Maďarsku, Rumunsku a na Ukrajině (Cepák et al. 2008). Samci jsou kontrastně černobíle zbarvení s černým vrchem těla, hlavou a křídly. Jméno dostal druh podle bílého proužku, který samcům obkružuje celý krk. Na čele mají samci jasnou bílou skvrnu stejně jako v křídle. Spodina těla je bílá, kostřec taky. Samice jsou oproti samcům méně výrazné. Tam, kde jsou samci černí, jsou samice nevýrazně hnědé. Také bílé zbarvení je u samic tlumené, špinavé, ne tak jasné (Šťastný et al. 2011). Lejsek bělokrký se vyskytuje nejčastěji v nížinách či středních polohách, kde hnízdí v přirozených dutinách a ochotně i v hnízdních budkách. Ve vyšších nadmořských výškách se vyskytuje spíše jemu blízce příbuzný lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) (Hudec et al. 1983). S ním se může někdy křížit, a dokonce mít částečně plodné potomstvo (Šťastný et al. 2011). Samci lejsků bělokrkých přilétají obvykle v dubnu o několik dní dříve než samice, hledají místo k hnízdění a brání teritorium. Hnízdo je tvořeno především stébly suché trávy a lýkem a staví jej samice. Ta pak klade obvykle 5-7 modrých vajec, každý den jedno (Šťastný et al. 2011). Většina párů žije monogamicky, ale může docházet i k polygynii (Edme et al. 2017). Časté jsou extrapárové kopulace. Inkubace trvá okolo dvou týdnů. Následně oba rodiče krmí mláďata až do vyvedení, tedy obvykle 15-17 dní (Hudec et al. 1983, Tajovská 2019). Potravu tvoří hlavně hmyz, zejména housenky motýlů, dvoukřídla a blanokřídla a také pavouci (Šťastný et al. 2011). Mláďata jsou rodiči krmena ještě asi dva týdny po vyvedení (Hudec et al. 1983). Už v červenci a v srpnu začíná tah na zimoviště v Africe (Briedis et al. 2016).

2. 2 Lokalita

Sběr dat probíhal na lokalitě Velký Kosíř (49°32'N, 17°03'E) v letech 2017 až 2022. Kopec Velký Kosíř je se svými 442 m. n. m dominantním vrcholem Hané, která je jinak převážně rovinatá. Náleží do geomorfologického celku Zábřežská vrchovina. Jeho podloží tvoří vápenec, kyselé jílovité břidlice, prachovce a jemnozrné droby drahanského kulmu. Plocha s pracovním názvem Zmola, na které probíhal výzkum, je situována na jihozápadním svahu kopce a nachází se na ní 95 hnízdních budek. Jde o řídký prosluněný les velmi blízký původním dubovým porostům, jemuž dominuje dub zimní (*Quercus petraea*). Mozaikovitě se zde vyskytují také porosty borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a trnovníku akátu (*Robinia pseudoacacia*). Bylinné patro není příliš bohaté a dominují v něm lipnice hajní (*Poa nemoralis*), místy hojná ostřice nízká (*Carex humilis*) a bika bělavá (*Luzula luzuloides*). Na úpatí svahu přechází vysychavá doubrava ve spíše humóznější dubohabřinu a bylinná složka je eutrofizovanější (CSOP ZO Hořepník, 2013).

2. 3 Hnízdní budky

Hnízdní budky byly umístěny na stromech ve výši okolo 140 cm nad zemí v rozestupech 30–50 metrů od sebe. Vnitřní rozměry budek byly 24 x 11 x 12 cm (výška x šířka x hloubka) s vletovým otvorem o průměru 32 mm. Budky byly také opatřeny ochranou proti kunám v podobě dřívka o rozměrech 6 x 8 cm (hloubka x šířka) umístěného uvnitř budky hned pod vletovým otvorem. Protože lejsci špatně snášejí překážky v budce během období snášení vajec a mohli by nedokončenou snůšku opustit, byla dřívka do budky instalována vždy až po dokončení snůšky. Od roku 2017 byly budky postupně osazovány čtečkami (obrázek 1). Budky byly každoročně obsazeny z větší poloviny sýkorami (s. modřínka *Cyanistes caeruleus*, s. koňadra), přibližně čtvrtina budek byla obsazena lejsky bělokrkými a asi deset až patnáct procent budek zůstalo každý rok neobsazených. Pokud byla lejsky obsazena budka, u které momentálně nebyla umístěna čtečka, byla na tuto budku přemístěna čtečka z neobsazené budky. Tím bylo zajištěno maximální pokrytí hnízd lejsků čtečkami. Všechny budky byly během hnízdní sezóny minimálně jednou týdně kontrolovány. Současně probíhala i kontrola čteček. Během kontrol byl kromě hnízdění sledován také stav a funkčnost budek a čteček, montována ochranná dřívka, měněny baterie, prováděny základní opravy apod.



Obrázek 1. Hnízdní budka s RFID čtečkou

Na spodní straně budky je umístěné tělo čtečky, ve vletovém otvoru anténa s infračidly a pod vletovým otvorem destička na ochranu proti kunám.

2. 4 Čtečky

RFID čtečky se skládaly ze dvou hlavních částí. Samotného těla čtečky obsahujícího výpočetní jednotku, paměť, baterii a výstupní porty uzavřeného ve vodotěsném plastovém pouzdře, které bylo připevněno zespodu pod budkou, a antény v podobě cívky umístěné ve vletovém otvoru. Každý jedinec, který vletěl do budky, tedy musel anténou projít, čímž se maximalizovala možnost záznamu čipů. Napájení čteček bylo zajištěno baterií umístěnou uvnitř těla čtečky. Aby nedocházelo k nadměrnému vybíjení baterií a nebyla nutná jejich častá výměna, byly čtečky vybaveny solárními panely. Ty byly umístěny vždy na stromě nad budkou ve výšce okolo 4 metrů.

Všechny čtečky byly navíc vybaveny dvěma infračidly, která snímala okolí vletového otvoru. Jedno infračidlo bylo před vletovým otvorem a druhé za ním uvnitř budky. Při každém vletu ptáka do budky došlo k zakrytí čidel a následné aktivaci antény čtečky a pokusu přečíst případný čip. Při každé aktivaci některého z čidel byl do vnitřní paměti čtečky uložen záznam v podobě názvu čtečky (a tím

i konkrétní budky), data a času, informace o tom, zda bylo aktivováno vnější nebo vnitřní čidlo, a případně čísla zaznamenaného čipu. Pokud by šlo o jedince označeného čipem, tak by v ideálním případě bylo možné ze záznamu rozpoznat, kdy přesně konkrétní jedinec vlezl do budky nebo z ní vylétl. Realita byla ale méně přívětivá, protože čtečky přes veškerou snahu nepracovaly zcela bezchybně.

Pravděpodobně kvůli chybě v softwaru čteček se čas v paměti čtečky mírně rozcházel se skutečným časem. V průběhu týdne to byly vteřiny výjimečně jednotky minut. Při každé kontrole čteček byl z toho důvodu čas ve čtečkách opraven na skutečný čas. Na počet záznamů, na kterém je tento výzkum založený, ale toto nemělo vliv.

Z hlediska sledování aktivity lejsků docházelo ke dvěma typům chyby. Falešně pozitivní záznam mohl vzniknout, pokud čidlo zakrylo něco jiného než sledovaní jedinci, například jiný pták (jiný lejsk či na lokalitě hojně sýkory), odrostlá mláďata před vyvedením, která často sedají přímo v otvoru nebo na ochranném prkénku pod otvorem, hmyz a jiní členovci nebo „smetí“ jako třeba pavučina, padající list apod. Takový záznam pak může nadhodnotit ptačí aktivitu. V takovémto případě nejde vlastně o chybu čtečky ale o nedílnou součást terénního výzkumu, se kterou je třeba počítat při vyhodnocování dat. Druhým typem chybovosti čteček mohl být záznam falešně negativní. Přesněji řečeno chybějící záznam v okamžiku, kdy měl být záznam pořízen. Stávalo se, že čtečka nezaznamenala jedince při vletu či opuštění budky, případně nedošlo k záznamu čipu. Důvodem takové chyby mohla být například rychlost, se kterou daný pták procházel vletovým otvorem. Čidlo mohlo být také zrovna zablokováno něčím jiným („smetí“). Aby se zmenšil počet falešně pozitivních záznamů, byla čtečka nastavena tak, že v případě konstantního dlouhodobého zákrytu čidla čtečka nezaznamenávala zákryty, respektive zaznamenala jediný zákryt. Také kolmost čipu k rovině antény mohla mít vliv na čtení čipů. Navzdory maximální snaze výzkumníků a připojeným solárním panelům docházelo i k občasnému vybitím baterií.

Na konci každé hnízdní sezóny, zpravidla během podzimu, byla data ze všech čteček stažena do notebooku nebo mobilního telefonu. Data ze sezóny 2017, 2018 a část dat ze sezóny 2019 byla při stažení ze čteček uložena jako soubor List Microsoft Excelu 97–2003 (.xls). Zbylá část ze sezóny 2019 a všechny data sezón 2020, 2021 a 2022 byla uložena jako Textový soubor s oddělovači Microsoft Excelu (.csv). Oba typy souborů nesly stejné informace, ale lišily se drobně ve formátování. Všechna data byla z toho důvodu převedena na společný formát a uložena do jedné tabulky.

2. 5 Měření a kontroly líhnutí

Pro přesné zjištění dne líhnutí mláďat byla hnízda od desátého dne inkubace každý den kontrolována. Pokud byla v hnízdě objevena nová mláďata, která při předchozí kontrole nebyla vylíhlá, byl tento den zapsán jako den líhnutí neboli den 0. Mláďata lejsků pak byla měřena 6. den (všechny roky) a 13. den (2017 a 2021) po vylíhnutí. Morfometrie mláďat zahrnovala hmotnost, délku tarsu a délku křídla. Mláďata byla vážena pomocí digitální váhy nebo vahou pružinovou. Délka tarsu a délka křídla byly měřeny digitálním posuvným měřítkem. Všechna měření prováděli všichni výzkumníci stejným sjednoceným postupem.

2. 6 Čipování

Čipování mláďat probíhalo v letech 2016 až 2021. V roce 2016 bylo na zkoušku očipováno 16 mláďat z 6 hnízd. Následně 116 mláďat z 26 hnízd v roce 2017, 186 mláďat z 37 hnízd v roce 2018, 161 mláďat z 29 hnízd v roce 2019, 88 mláďat z 19 hnízd v roce 2020 a 97 mláďat z 18 hnízd v roce 2021. V roce 2016 se čipovalo na výzkumných plochách Zmola (8 mláďat, 3 hnízda), Duby (2 mláďata, 1 hnízdo), Karel (1 mláďě) a Sluka (5 mláďat, 2 hnízda). V roce 2018 se čipovalo na plochách Zmola (94 mláďat, 18 hnízd) a Sluka (92 mláďat, 19 hnízd). Ve všech ostatních letech se mláďata čipovala pouze na ploše Zmola. Všechny zmíněné plochy se nacházejí blízko sebe na lokalitě Velký Kosíř, je tedy možné, že mláďata čipovaná na jedné ploše mohla v budoucích letech jako dospělci hnízdit na jiné ploše. V roce 2021 bylo navíc na ploše Zmola očipováno 32 dospělců, 18 samic a 14 samců. Celkem tak bylo očipováno 696 jedinců ze 135 hnízd. Dospělci byli odchyceni v budkách pro tento účel opatřených pastí v podobě drátěných padacích dvířek ve vletovém otvoru. Mláďata se čipovala ve věku 7 až 12 dní. Tím byla zajištěna dostatečná velikost a hmotnost mláďat pro očipování a zároveň minimalizováno riziko předčasného vyvedení v souvislosti s čipováním.

Čipování se účastnili vždy dva lidé. Jeden člověk držel mláďě ve znehybněné poloze a druhý pomocí sterilní injekční jehly zaváděl čip (1,4 x 8 mm; výrobce TROVAN). Místo vpichu bylo nejprve desinfikováno 70% etanolem. Čipy byly umístěny pod kůži mezi páteř a pravé rameno. Místo vpichu bylo následně zalepeno lékařským tkáňovým lepidlem (2016-2020) nebo ochranným plastickým obvazem ve spreji (Akutol; 2021). Tím se minimalizovalo riziko vypadnutí čipu a také riziko infekce. Každý čip nese unikátní číselný kód, který byl spolu s kroužkem daného mláďěte zapsán do terénního deníku pro možnost pozdější identifikace.

2. 7 Validace dat ze čteček

Pro správnou interpretaci dat pořízených čtečkami, ať už jde o záznamy čipů nebo data ze zákrytů infračidel, je nezbytná správná validace. Díky validaci je možné minimalizovat vliv falešně pozitivních i falešně negativních chyb. K validaci byly použity videozáznamy pořízené v letech 2021 (13 videí) a 2022 (19 videí). Při validaci se k roku pořízení záznamu nepřihlíželo, všechna videa byla analyzována dohromady. Během natáčení byly videokamery umístěny v blízkosti budky na vhodném místě ve vzdálenosti do pěti metrů od paty stromu s budkou, na zemi, pařezu nebo na padlém stromě. Objektiv kamery byl zaměřen na vletový otvor budky.

Začátek každého videozáznamu byl v záznamu čtečky označen záznamem jednoho a toho samého unikátního čipu případně specifickou sérií zákrytů infračidel. Z každého videozáznamu bylo při analýze odstřiženo prvních deset minut, aby se minimalizoval vliv přítomnosti výzkumníka u budky. Následující 1 hodina záznamu byla použita pro analýzu. Jedno video bylo z logistických důvodů pořízeno kratší o pět minut. V tomto případě bylo na začátku videa odstřiženo jen 5 minut záznamu a k analýze použita následující hodina. Pro validaci čteček by to ale nemělo mít vliv. Záznamy čipů a záznamy z infračidel jsem validoval zvlášť.

Všechny vlety a výlety ptáků do- a z budky viditelné na videu byly zapsány s přesností na nejbližší vteřinu jako „dovnitř“ a „ven“ spolu s pohlavím daného jedince. Jako počet průletů ve videu jsem bral součet všech „dovnitř“ a všech „ven“. V případě čipů jsem bral jako správný záznam čtečky, pokud byl v odpovídající čas zapsán správný čip, tj. čip patřící samci nebo samici hnízdícím v dané budce. Jako počet průletů jsem tedy počítal počet správných záznamů čipů.

Schopnost čteček rozlišit, zda daný pták do budky vlétal nebo ji opouštěl, na základě pořadí sepnutí vnějšího a vnitřního infračidla se ukázala jako nedostatečná a velmi nepřesná. Proto byly všechny záznamy ze zákrytů infračidel rozděleny pouze do dvou kategorií. Pokud v čase vstupu do budky nebo jejího opuštění ptákem byl ve čtečce z infračidla jakýkoli záznam (vnitřní, vnější, obě najednou), byl tento záznam zařazen do kategorie „ano“. V případě absence záznamu byl zařazen do kategorie „ne“. Jako počet průletů z infračidel jsem pak bral počet všech „ano“, tedy počet všech sepnutí infračidel, nehledě na směr, který naznačovala.

Přepisy z videí jsem následně podle času manuálně srovnal s přepisy záznamů ze čteček. Každému jednomu záznamu ze čtečky jsem přiřadil odpovídající akce z videa a naopak. Srovnání jsem musel provést manuálně, protože i přes veškerou snahu se stávalo, že časový údaj ve čtečce, čas získaný z videa a reálný čas, všechny patřící stejné akci, se drobně lišily. Nakonec jsem vytvořil grafy korelací mezi průlety zaznamenanými videem (tedy skutečností) a průlety zaznamenanými infračidly čteček nebo průlety zaznamenanými čtením čipů (obrázek 2).

2. 8 Analýza dat

Data jsem zpracovával v programech R (R Core Team 2021) a Microsoft Excel (2019), dále jen „R“ a „Excel“. Všechny grafy jsem tvořil v programu R za pomoci funkcí z balíčku ggplot2. Data ze všech let byla analyzována dohromady. Pro účely této práce se po validaci pomocí videa domnívám, že i přes nedostatky a částečnou nepřesnost záznamu ve čtečkách (např. nepřesný záznam času, nesprávně zapsaný rok, vynechané záznamy či záznamy neodpovídající krmení) počet záznamů ve čtečkách dobře reprezentuje frekvenci rodičovského krmení dospělci, tj. rodiči mláďat. Pro validaci jsem v programu R vytvořil bodové grafy (obrázek 2) znázorňující, jak dobře odpovídají záznamy ze čteček záznamům z videa (ggplot2, geom_point). Na ose x je počet průletů za sledovanou hodinu zachycený na videu, na ose y počet průletů ze stejné doby zaznamenaný infračidly, respektive záznamy čipů. To jsem udělal s přihlédnutím k pohlaví sledovaných jedinců i bez přihlédnutí k pohlaví. Body v grafu jsem proložil regresní přímkou a přidal její rovnici a korelační koeficient. V ideálním případě by tato regresní přímka měla rovnici $x=y$. To by značilo, že záznamy ze čteček stoprocentně odpovídají realitě.

Nelze vyloučit, že do budky během hnízdění zaletují i jiní jedinci, než jsou ti, kteří v ní hnízdí. Počet těchto vletů, a tedy i záznamů ve čtečkách (odhadem jednotky až desítky za dobu krmení mláďat) však považuji vzhledem k celkovému počtu záznamů návštěv rodičů za stejné období (desítky tisíc) za zanedbatelný. Dalším předpokladem je, že počet návštěv odpovídá frekvenci krmení. Ani v tomto případě nelze s jistotou říci, kolik návštěv budky rodiči nebylo spojeno s donáškou potravy mláďatům. Nedomnívám se však, že to bylo významné procento. Proto jsem již neprováděl žádnou další úpravu záznamů. V práci používám pro vyjádření frekvence krmení celkový počet záznamů ze čteček, zvláště z infračidel a zvláště záznamy čipů. S těmito počty pracuji i v grafech. Tato čísla ale zahrnují jak vlety tak i výlety z budky. Pro počet návštěv by tak bylo třeba dělit toto číslo dvěma. Pro účely mé práce považuji tento postup za bezproblémový. Frekvence krmení bývá v ornitologické praxi standardně považována za dobrý ukazatel rodičovské investice do mláďat (Møller & Thornhill 1998, Wright et al. 1998, Krist 2009, Cauchard et al. 2021).

V práci jsem se zaměřil na souvislost frekvence krmení (představovanou návštěvami budky) se znaky mláďat a rodičů. Předně jsem z analýzy vyloučil všechna hnízda, kde nebylo vyvedeno ani jedno mládě. Pak jsem udělal sloupcové grafy (geom_bar) počtů návštěv budek rodiči po dnech ode dne vylíhnutí mláďat (den 0) do dne 25 (příloha 1). Zároveň jsem ve stejném programu vypočítal počty návštěv hnízd v těchto dnech a zanesl je do tabulky v programu Excel. Potom jsem se zaměřil na ta

hnízd, kde se průběh návštěv podle tohoto grafu a tabulky hrubě lišil od očekávaného průběhu krmení. Tato „divná“ hnízda jsem vyhledal v terénních zápiscích a zkontroloval, jestli během hnízdění probíhalo vše standartně, či zda nedošlo k selhání lidí nebo techniky. Následně jsem vyloučil z analýzy 9 záznamů, jejichž velká odlišnost byla podle mého názoru prokazatelně způsobena chybou člověka nebo chybou čteček. Chyba mohla být způsobena např. špatnou baterií čtečky, zablokováním čidla, celkovou nefunkčností čtečky apod. Takové extrémní záznamy by snižovaly průkaznost analýzy. Zbylo tak 106 záznamů správně pracujících čteček, které jsem použil pro další analýzu. Některé čtečky (především v roce 2017) byly instalovány až během období, kdy už rodiče krmili mláďata. U těchto budek nebyly pro analýzu použity záznamy ze dne instalace čtečky.

U mláďat jsem sledoval *průběh frekvence krmení* v závislosti na počtu mláďat v hníždě a věku mláďat jako počet zákrytů infračidel v jednotlivé dny a počet zákrytů přepočtený na jedno mládě (per capita). Tyto vztahy jsem znázornil v krabicových diagramech (geom_boxplot) rozdělených podle věku mláďat. Pro větší názornost jsem tento vztah modeloval také jako průměrný počet zákrytů v jednotlivé dny ze všech budek dohromady. I tento vztah jsem znázornil graficky podle počtu mláďat v hníždě jako bodový graf (geom_point) průměrného počtu zákrytů v jednotlivé dny, rovněž rozděleně podle počtu mláďat v hníždě. Pro přehlednost je graf proložen křivkou (geom_smooth). Obdobný bodový graf jsem vytvořil i pro počet zákrytů per capita. Pro lepší představu jsem také spočítal, kolik návštěv hnízda v průměru uskuteční rodiče během hnízdění krmení v závislosti na počtu mláďat v hníždě. To jsem vypočítal jako součet průměrného počtu záznamů z infračidel ze všech dní dělený dvěma, zaokrouhlený na stovky. Obdobně jsem vypočítal i průměrný počet návštěv na jedno mládě s tím rozdílem, že jsem výsledné hodnoty zaokrouhlil na desítky. Jako den vyvádění jsem bral 17. den, protože je to věk mláďat, ve kterém by měla být vyvedena většina hnízd (Tajovská 2019).

Dále jsem sledoval souvislost frekvence krmení s následujícími znaky: *počet mláďat 6. den, přežívání mláďat od vylíhnutí do 6. dne, počet vyvedených mláďat a přežívání mláďat od vylíhnutí do vyvedení*. Přežívání jsem pro každé hnízdo počítal jako procento mláďat, která se daného věku dožila. Také mě zajímaly fyzické charakteristiky mláďat: *průměrná hmotnost mláďat v hníždě 6. a 13. den* a také *průměrná délka křídla a tarsu mláďat v hníždě 13. den*. To jsem porovnal s počtem zákrytů infračidel v jednotlivých dnech, počtem zákrytů přepočítaných na jedno mládě (per capita) a také kumulativním a kumulativní per capita počtem zákrytů. Kumulativní počet zákrytů pro jednotlivé dny jsem vypočítal jako součet počtu zákrytů v daný den a ve všechny dny předchozí. Např. kumulativní počet zákrytů 3. den je tak součet zákrytů ze dnů 0, 1, 2 a 3. Aby se minimalizovala nepřesnost, byly pro korelace s kumulativními počty použity pouze „celé“ záznamy, tj. čtečky byly na místě už před začátkem krmení a ten byl tedy v záznamu zahrnut. Jinými slovy záznamy, kde byl obsažen den 0. Pro korelace s počty zákrytů přepočítanými na jedno mládě byly zase použity pouze ty záznamy, kde byla vyvedena všechna mláďata. Kontroly hnízd se totiž prováděly jen 6. a 13. den, a proto jsem neměl informaci, kolik bylo v ostatní dny v hníždě mláďat. Proto jsem použil záznamy z hnízd, kde byla všechna vylíhlá mláďata vyvedena, a tedy počet mláďat byl ve všechny dny stejný. Na těchto datech přepočtených na jedno mládě tak nelze sledovat vztah mezi frekvencí krmení a přežíváním. Navíc vztah mezi frekvencí krmení a počtem mláďat by na těchto datech vyšel stejně pro 6. i pro 13. den, protože počty mláďat jsou ve všechny dny stejné.

Nakonec jsem vytvořil bodové grafy proložené křivkou (geom_point + geom_smooth) pro každý ze zkoumaných vztahů. Na ose x je u těchto grafů vždy věk mláďat ve dnech, den líhnutí je den 0. Na ose y je potom vyneseno Pearsonův korelační koeficient (r) mezi frekvencí krmení daný den a onou sledovanou vlastností (např. počet mláďat v hníždě či průměrná hmotnost mláďat). Věk mláďat jsem zahrnul ode dne vylíhnutí po den 21. Den 21 byl totiž nejpozdější den ze sledovaných budek, kdy

ještě krmil nějaký rodič. Korelační koeficienty jsem získal pomocí funkce „korelace“ v nástroji „analýza dat“ v programu Excel. V každém grafu je také pro snadnější orientaci rovnoběžka s osou x procházející 0 na ose y.

Je nutné poznamenat, že v období od 15. dne byla mláďata vyváděna, a tedy i počet záznamů ve čtečkách v těchto dnech řádově klesal ze stovek na desítky nebo jednotky záznamů. Nemusel však nutně být nulový, protože do budek mohli zalétat různí jiní ptáci i po vyvedení mláďat. Je tedy zřejmé, že korelace v grafech pro tyto dny nemusí být relevantní. Mě však zajímaly hlavně dny aktivního krmení mláďat rodiči. Za poslední takový den neovlivněný vyváděním mláďat považuji den 13. Ve výsledcích uvádím velikost korelací sledovaných vztahů pro dny 0, 6 a 13. V tyto dny se prováděla měření a domnívám se, že velikost korelací v tyto dny také dobře reprezentuje průběh studovaných vztahů během hnízdění.

U dospělců jsem, jako u mláďat, také sledoval *průběh frekvence krmení* s postupujícím věkem mláďat. Sledoval jsem zvláště průběh krmení u samců a samic. V tomto případě jsem jako měřítko frekvence krmení použil počet záznamů čipů dospělců. Vztah jsem znázornil krabicovými diagramy (geom_boxplot). Stejně jako u mláďat, i u dospělců jsem pro větší názornost použil také bodový graf (geom_point + geom_smooth) průměrného počtu zákrytů na hnízdo a den. Také u dospělců jsem vypočítal, kolik v průměru udělali návštěv budky během období od vylíhnutí mláďat po jejich vyvedení. Počet návštěv jsem vypočítal jako součet průměrného počtu záznamů z infračidel ze všech dní dělený dvěma. I zde jsem jako den vyvádění bral 17. den po vylíhnutí.

Dále mě u dospělců zajímal vztah mezi celkovou rodičovskou investicí a přežíváním. A to jak bez rozlišení pohlaví, tak zvláště pro samce a pro samice. Dospělce jsem sledoval pomocí záznamů čipů. Kvůli malému počtu sledovaných dospělců (38) a neúplnosti záznamu u velké části z nich (14) jsem nemohl jako rodičovskou investici použít pouhý počet záznamů čipů ve čtečce za celé sledované období. U jedinců s nekompletním záznamem by bylo takto získaná investice nereálně nízká. Proto jsem místo absolutního počtu záznamů v daný den raději použil odchylku od průměrného počtu záznamů v tento den. Tu jsem vypočítal jako počet záznamů konkrétního jedince mínus průměr z počtu záznamů všech jedinců v tento den. Konečně celkovou investici daného jedince jsem spočítal jako průměr těchto odchylek.

Pro sledování přežívání jsem vytvořil dvě kategorie, *přežil* a *nepřežil*, podle toho, jestli byl daný jedinec v roce následujícím po roce hnízdění zaznamenán podle kroužku v terénních denících na některé z výzkumných ploch na lokalitě. Každý rok jsou odchyceni až na ojedinělé výjimky všichni dospělci hnízdící v budkách na lokalitě. Není vyloučeno, že jedinec zařazený do kategorie *nepřežil*, ve skutečnosti do dalšího roku přežil a pouze nebyl odchycen. Mohl například hnízdit v přirozené dutině namísto v budce. Přesto toto považuji za nejlepší způsob, jak sledovat vztah mezi rodičovskou investicí a přežíváním dospělců.

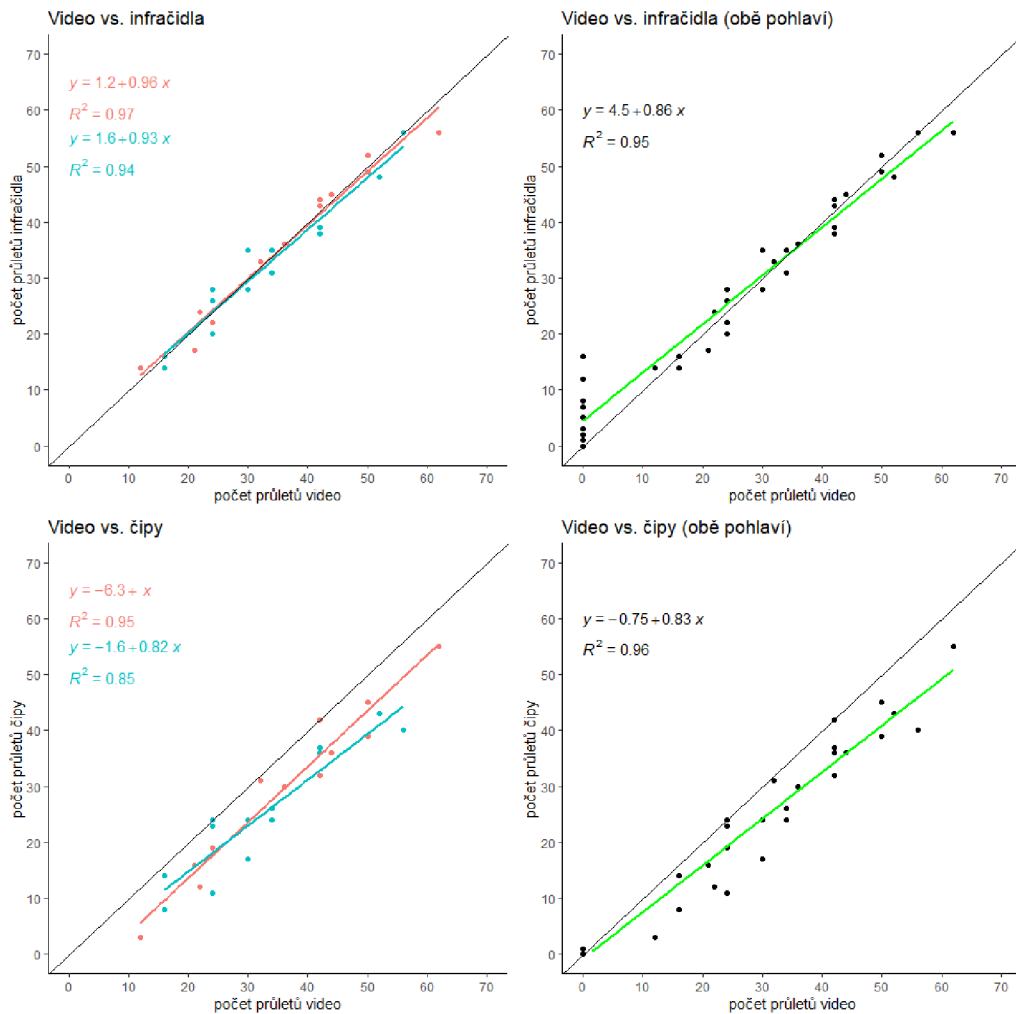
Přežívání jsem sledoval u 37 dospělců, z nichž u 14 byl kompletní záznam návštěv budky počínající dnem 0. Zbýlých 23 dospělců bylo očipováno až v průběhu krmení. V takovém případě jsem záznamy ze dne čipování do analýzy nezahrnul. V kategorii *přežil* bylo 15, v kategorii *nepřežil* zbylých 22 jedinců. Někteří dospělci byli odchyceni a započítáni opakovaně v různých letech. Takoví jedinci byli každý rok bráni samostatně jako nový záznam a jejich přežití v daný rok bylo započítáno nezávisle na předchozích. Jeden samec se v roce 2021 účastnil hnízdění a péče o mláďata ve dvou budkách. Pro výpočet jeho rodičovské investice v tomto roce jsem tak nejdříve jeho absolutní počty záznamů z obou budek sečetl. Vztah mezi frekvencí krmení a přežíváním jsem znázornil krabicovým diagramem jako vztah mezi kategoriemi *přežil*, *nepřežil* a rodičovskou investicí. Sílu závislosti jsem otestoval pomocí dvouvýběrového t-testu (program R, funkce t.test „two.sided“). Pro srovnání jsem stejně graficky

znázornil i přežívání pouze na záznamech z budek, kde byli sledováni pomocí čipů oba rodiče z páru, aby se tak snížil vliv např. rozdílného prostředí (příloha 3). Tento vztah jsem také otestoval prostřednictvím t-testu.

3. Výsledky

3. 1 Výsledky validace

Validace prokázala úzký vztah mezi záznamy ze čteček a realitou představovanou záznamy videí (obrázek 2). Korelační koeficienty vyšly následovně: *video vs. infračidla*: $r_{\text{samci}} = 0,97$; $r_{\text{samice}} = 0,98$; $r_{\text{bez pohlaví}} = 0,97$; *video vs. záznamy čipů*: $r_{\text{samci}} = 0,92$, $r_{\text{samice}} = 0,97$, $r_{\text{bez pohlaví}} = 0,99$.



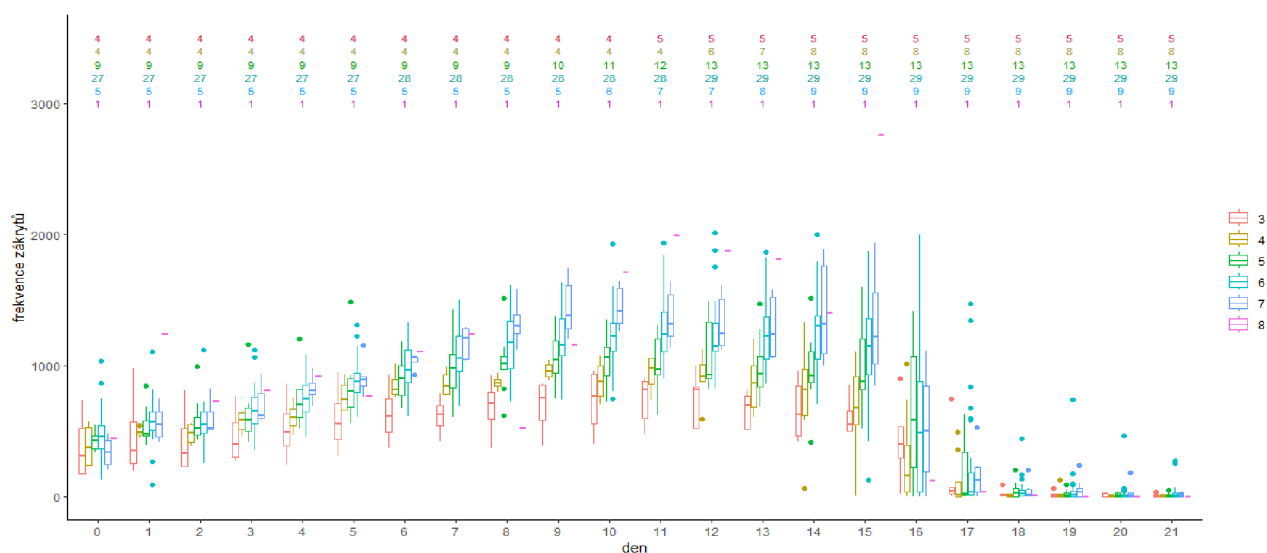
Obrázek 2. Grafy průletů

Počet průletů dospělců zaznamenaných ve čtečkách prostřednictvím *infračidel* (nahoře) a *RFID* (dole) oproti počtu průletů zaznamenaných na kontrolním videu, děleno *podle pohlaví* (samci-modrá, samice-červená) sledovaných jedinců (vlevo) a *bez přihlídnutí k pohlaví* (vpravo). Čas pozorování 1 hod. N čipovaných jedinců: samci 16, samice 17. N videí = 32 (13 v roce 2021 a 19 v roce 2022).

3. 2 Mláďata

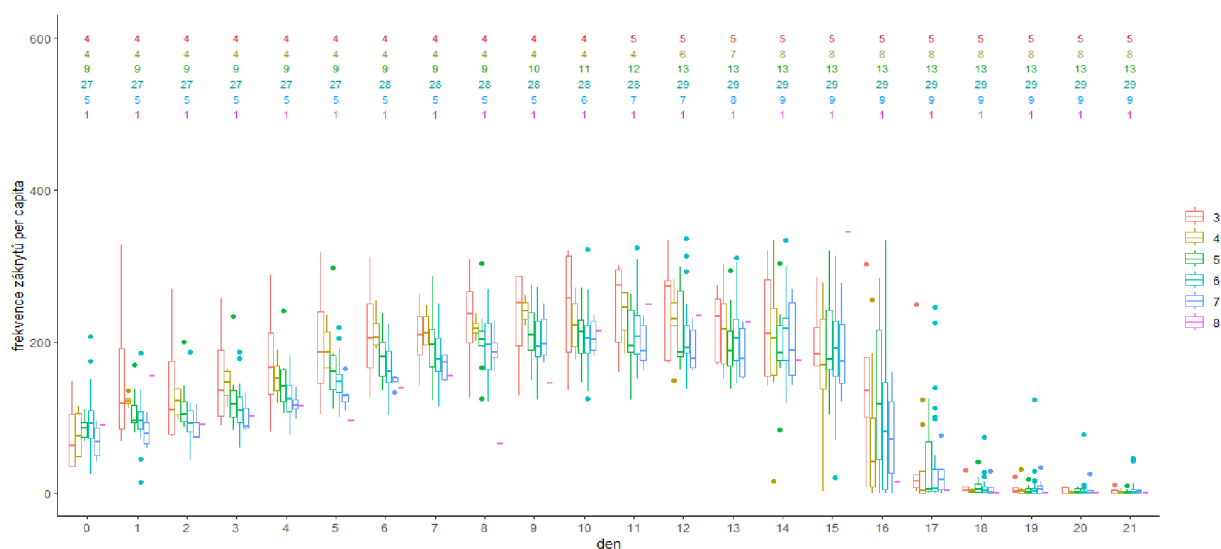
Závislost frekvence krmení na věku mláďat

Sledování lejsci provedli od vylíhnutí do vyvedení (17. den) průměrně 7700 návštěv budky (počet zákrytů dělený dvěma). Počet návštěv na hnízdo byl větší u hnízd s větším počtem mláďat (obrázky 3 a 5). Naopak počet návštěv na jedno mládě v případě většího počtu mláďat v hnízdě klesal (obrázky 4 a 6).



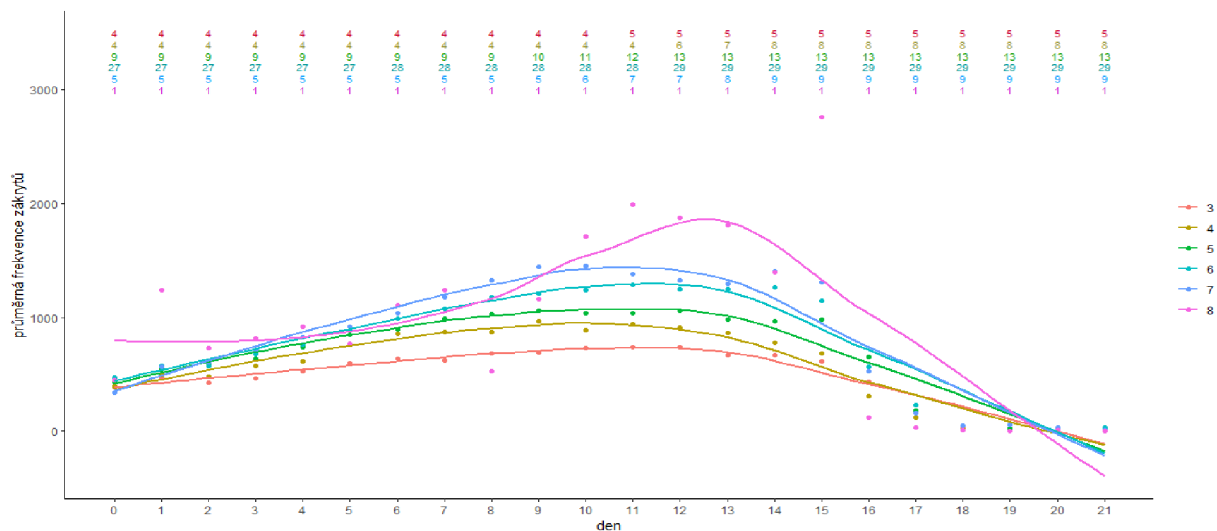
Obrázek 3. Průběh krmení v závislosti na věku a počtu mláďat v hnízdě

Osa x znázorňuje stáří mláďat, na ose y jsou absolutní počty zákrytů infračidel. Rozdílné počty mláďat jsou odlišeny barevně. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů. 8 mláďat bylo jen v jednom hnízdě, proto jsou krabicové diagramy pro 8 mláďat v grafu zobrazeny pouze jako jeden bod každý den.



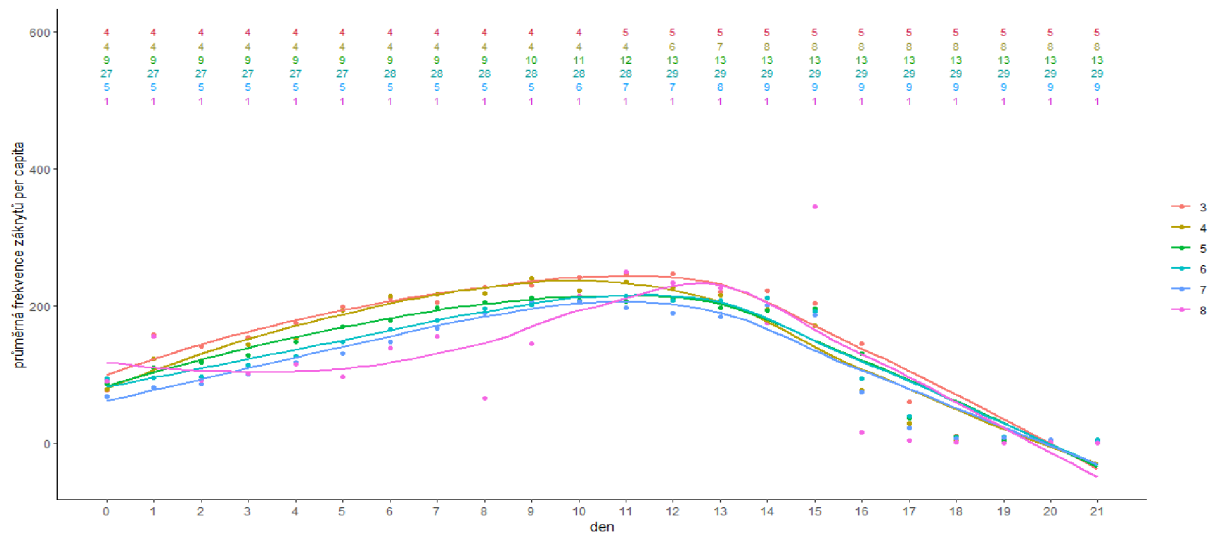
Obrázek 4. Průběh krmení per capita v závislosti na věku a počtu mláďat v hnízdě

Osa x znázorňuje stáří mláďat, na ose y jsou počty zákrytů infračidel přepočítané na jedno mládě. Rozdílné počty mláďat jsou odlišeny barevně. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů. 8 mláďat bylo jen v jednom hnízdě, proto jsou krabicové diagramy pro 8 mláďat v grafu zobrazeny pouze jako jeden bod každý den.



Obrázek 5. Průměrné krmení v závislosti na věku a počtu mláďat v hnízdě

Osa x znázorňuje stáří mláďat, na ose y jsou průměry absolutních počtů zákrytů infračidel. Rozdílné počty mláďat jsou odlišeny barevně. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů

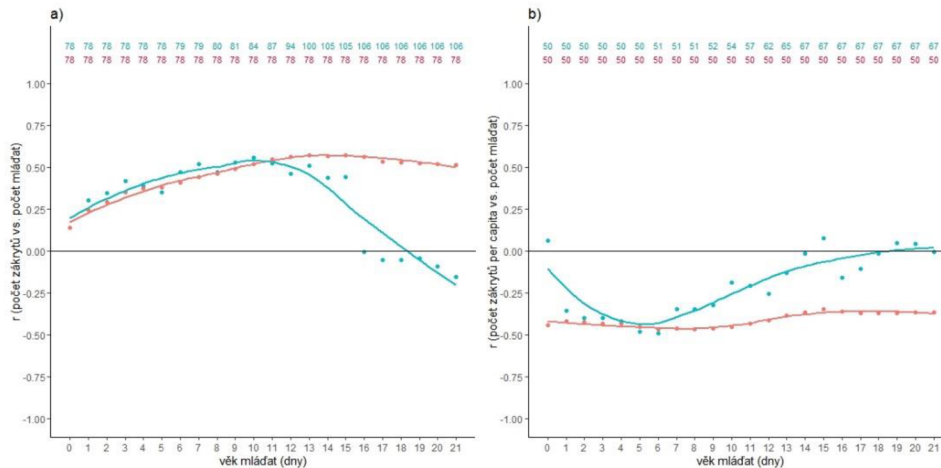


Obrázek 6. Průměrné krmení per capita v závislosti na věku a počtu mláďat v hnízdě

Osa x znázorňuje stáří mláďat, na ose y jsou průměry absolutních počtů zákrytů infračidel přepočtené na jedno mládě. Rozdílné počty mláďat jsou odlišeny barevně. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů

Frekvence krmení vs. počet mláďat 6. den

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a počtem mláďat 6. den: $r_0 = 0,139$; $r_6 = 0,471$; $r_{13} = 0,511$ a mezi počtem zákrytů přepočítaným na jedno mládě a počtem mláďat 6. den: $r_0 = 0,063$; $r_6 = -0,489$; $r_{13} = -0,130$ (obrázek 7).

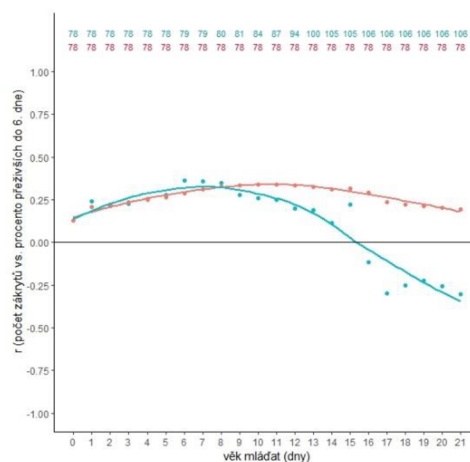


Obrázek 7. Vztah mezi frekvencí krmení a počtem mláďat ve hnízdě 6. den

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi **a)** počtem zákrytů infračidel na hnízdo a počtem mláďat 6. den, **b)** počtem zákrytů per capita a počtem mláďat na hnízdě. Modrá – počet zákrytů v daný den, červená – kumulativní počet zákrytů. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů.

Frekvence krmení vs. přežívání mláďat od vylíhnutí do 6. dne

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a procentem přeživších mláďat do 6. dne: $r_0 = 0,127$; $r_6 = 0,361$; $r_{13} = 0,189$ (obrázek 8).

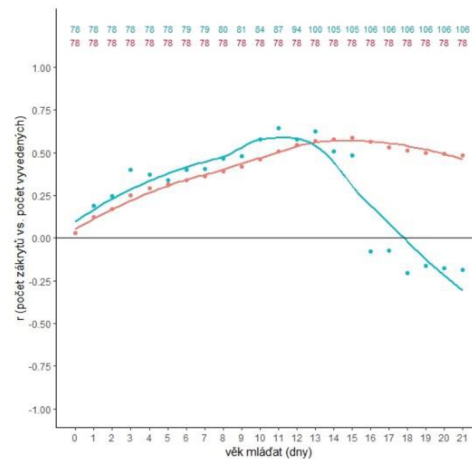


Obrázek 8. Vztah mezi frekvencí krmení a přežíváním mláďat od vylíhnutí do 6. dne

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo a počtem mláďat 6. den. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafu.

Frekvence krmení vs. počet vyvedených mláďat

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a počtem vyvedených mláďat: $r_0 = 0,028$; $r_6 = 0,400$; $r_{13} = 0,625$ (obrázek 9).

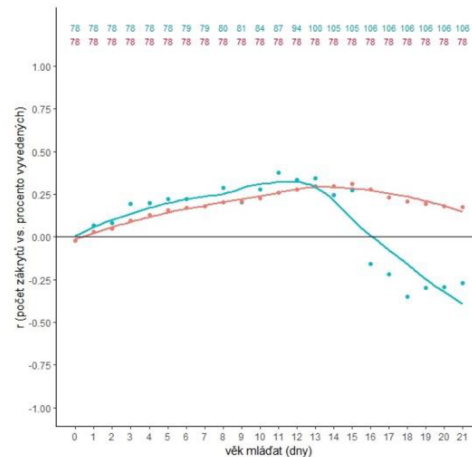


Obrázek 9. Vztah mezi frekvencí krmení a počtem vyvedených mláďat

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo a počtem vyvedených mláďat. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafu.

Frekvence krmení vs. přežívání mláďat od vylíhnutí do vyvedení

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a procentem přeživších mláďat od vylíhnutí do vyvedení: $r_0 = -0,020$; $r_6 = 0,223$; $r_{13} = 0,345$ (obrázek 10).

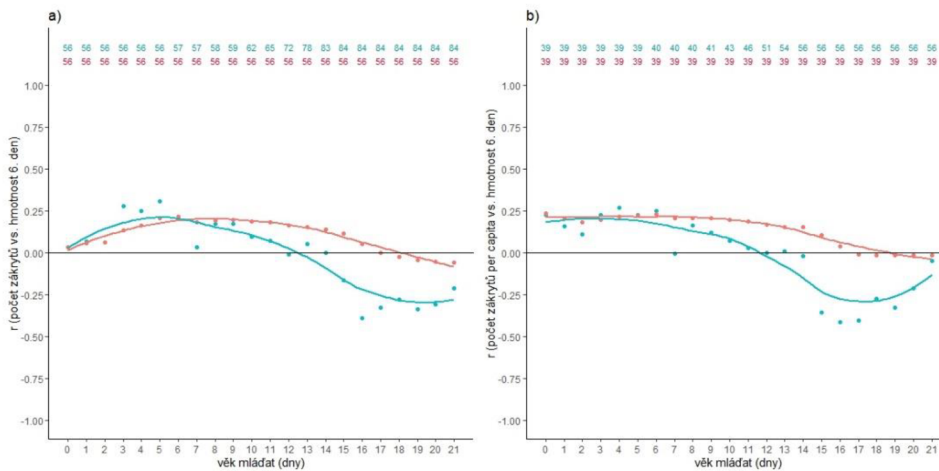


Obrázek 10. Vztah mezi frekvencí krmení a přežíváním mláďat od vylíhnutí do vyvedení

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo a procentem přeživších mláďat od vylíhnutí do vyvedení. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl zjištěn měřen počet daný den, je v horní části grafu.

Frekvence krmení vs. průměrná hmotnost mláďat v hnízdě 6. den

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 6. den: $r_0 = 0,032$; $r_6 = 0,218$; $r_{13} = 0,055$; a mezi počtem zákrytů přepočítaným na jedno mládě a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 6. den: $r_0 = 0,227$; $r_6 = 0,250$; $r_{13} = 0,013$ (obrázek 11).

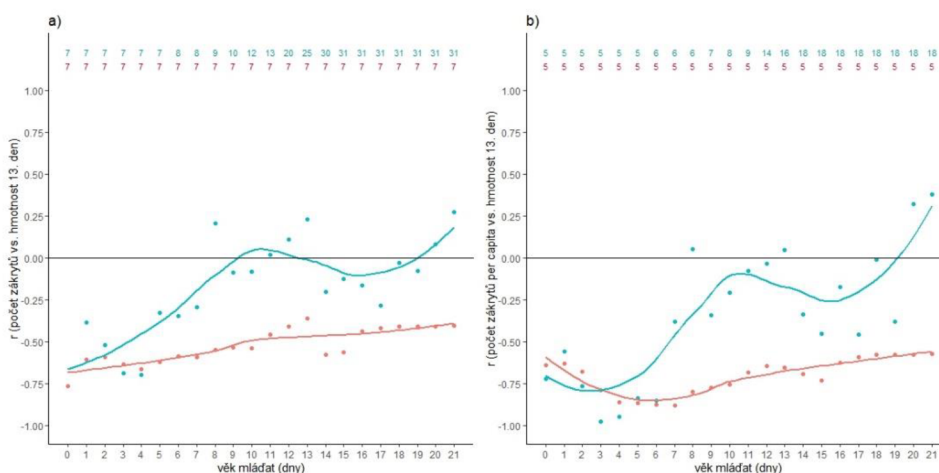


Obrázek 11. Vztah mezi frekvencí krmení a průměrnou hmotností mláďat 6. den

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi **a)** absolutním počtem zákrytů infračidel a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 6. den, **b)** počtem zákrytů per capita a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 6. den. Modrá – počet zákrytů v daný den, červená – kumulativní počet zákrytů. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů.

Frekvence krmení vs. průměrná hmotnost mláďat v hnízdě 13. den

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 13. den: $r_0 = -0,763$; $r_6 = -0,344$; $r_{13} = 0,231$; a mezi počtem zákrytů přepočítaným na jedno mládě a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 13. den: $r_0 = -0,723$; $r_6 = -0,848$; $r_{13} = 0,048$ (obrázek 12).

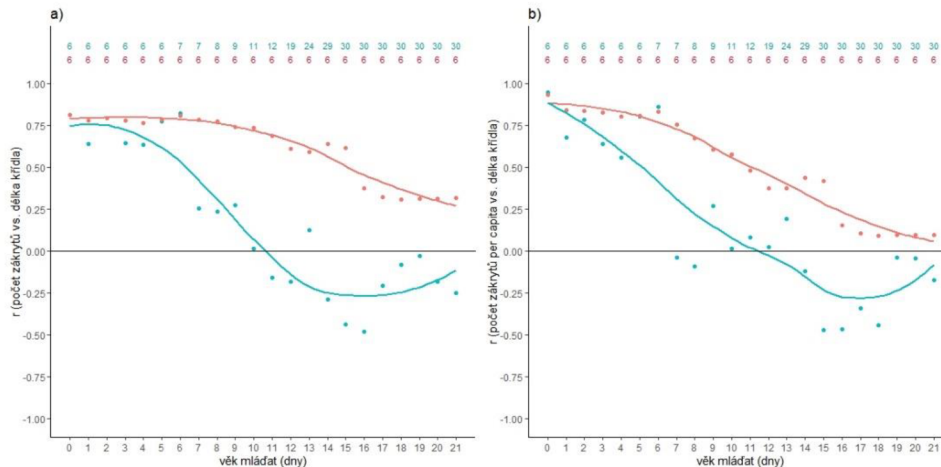


Obrázek 12. Vztah mezi frekvencí krmení a průměrnou hmotností mláďat 13. den

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi **a)** absolutním počtem zákrytů infračidel a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 13. den, **b)** počtem zákrytů per capita a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 13. den. Modrá – počet zákrytů v daný den, červená – kumulativní počet zákrytů. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů.

Frekvence krmení vs. průměrná délka křídla mláďat 13. den

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a průměrnou délkou křídla mláďat v hnízdě 13. den: $r_0 = 0,816$; $r_6 = 0,824$; $r_{13} = 0,127$; a mezi počtem zákrytů přepočítaným na jedno mládě a průměrnou délkou křídla mláďat v hnízdě 13. den: $r_0 = 0,950$; $r_6 = 0,861$; $r_{13} = 0,195$ (obrázek 13).

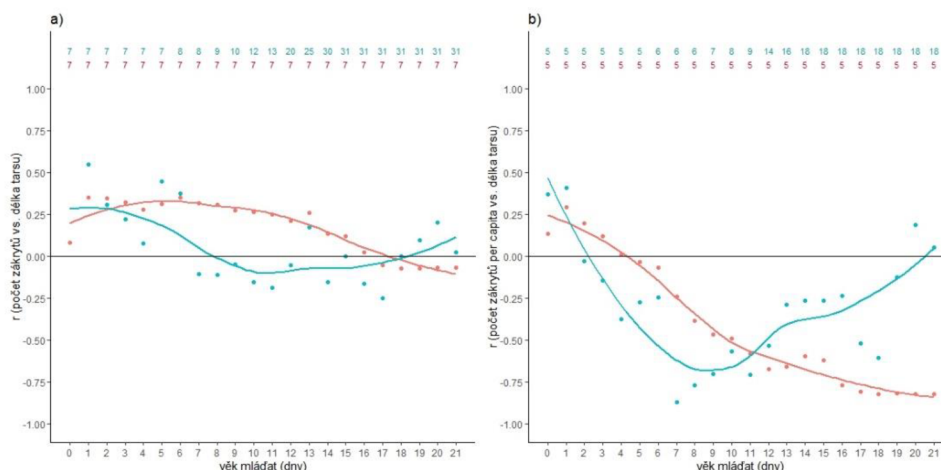


Obrázek 13. Vztah mezi frekvencí krmení a průměrnou délkou křídla mláďat 13. den

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi **a)** absolutním počtem zákrytů infračidel a průměrnou délkou křídla mláďat v hnízdě 13. den, **b)** počtem zákrytů per capita a průměrnou délkou křídla mláďat v hnízdě 13. den. Modrá – počet zákrytů v daný den, červená – kumulativní počet zákrytů. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů.

Frekvence krmení vs. průměrná délka tarsu mláďat 13. den

Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi počtem zákrytů infračidel na hnízdo (dny 0, 6 a 13) a průměrnou délkou tarsu mláďat v hnízdě 13. den: $r_0 = 0,081$; $r_6 = 0,376$; $r_{13} = 0,175$; a mezi počtem zákrytů přepočítaným na jedno mládě a průměrnou délkou tarsu mláďat v hnízdě 13. den: $r_0 = 0,370$; $r_6 = -0,247$; $r_{13} = -0,289$ (obrázek 14).



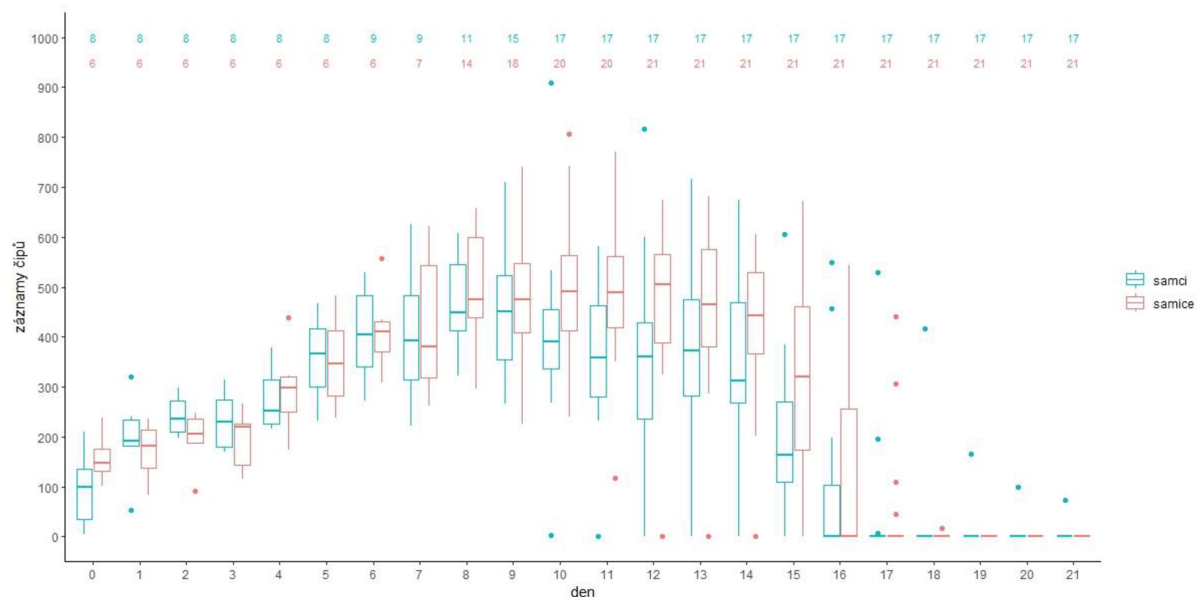
Obrázek 14. Vztah mezi frekvencí krmení a průměrnou délkou tarsu mláďat 13. den

Osa x znázorňuje stáří mláďat (dny), den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty (r) mezi **a)** absolutním počtem zákrytů infračidel a průměrnou délkou tarsu mláďat v hnízdě 13. den, **b)** počtem zákrytů per capita a průměrnou délkou tarsu mláďat v hnízdě 13. den. Modrá – počet zákrytů v daný den, červená – kumulativní počet zákrytů. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet zákrytů daný den, je v horní části grafů.

3. 3 Dospělci

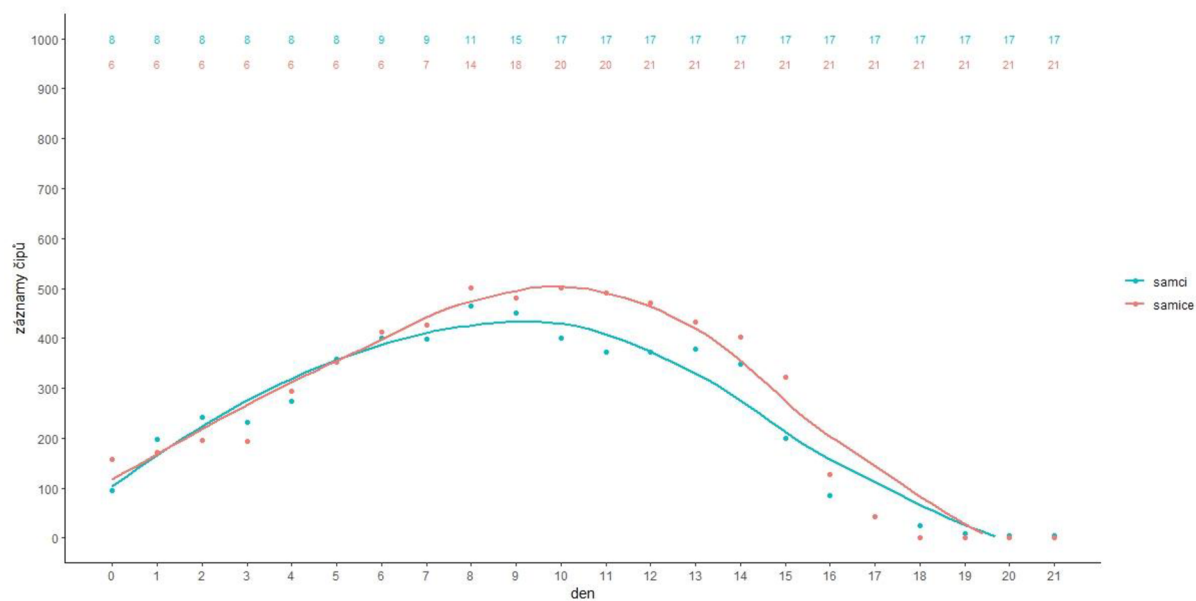
Frekvence krmení v závislosti na věku mláďat a pohlaví rodičů

Průměrný počet záznamů čipů samců a samic byl do pátého dne téměř totožný s mírnou převahou v počtu záznamů samic. Následně až do vyvedení (17. den) převažovaly záznamy samic (obrázky 15 a 16).



Obrázek 15. Průběh krmení v závislosti na pohlaví rodičů

Osa x znázorňuje stáří mláďat, den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou absolutní počty záznamů čipů dospělců. Pohlaví rodičů je odlišené barevně. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet záznamů daný den, je v horní části grafu.

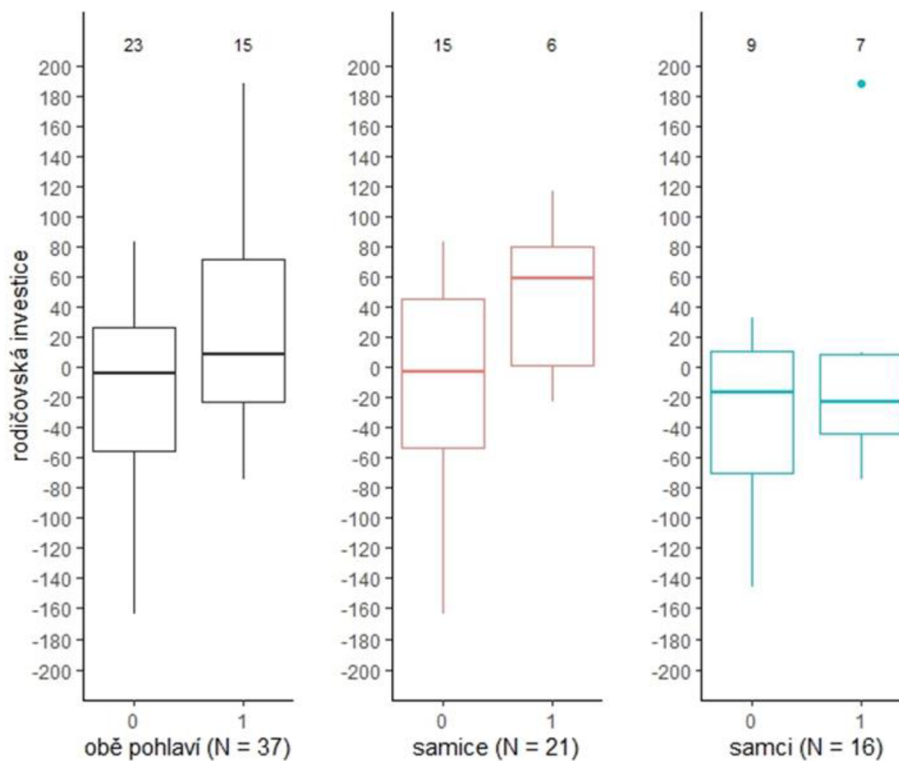


Obrázek 16. Průměrné krmení v závislosti na pohlaví rodičů

Osa x znázorňuje stáří mláďat, den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou průměry absolutních počtů záznamů čipů dospělců. Pohlaví rodičů je odlišené barevně. N vzorku, tj. počet hnízd, na kterých byl měřen počet záznamů daný den, je v horní části grafu.

Přežívání dospělců v závislosti na jejich rodičovské investici

Při testování vztahu mezi přežíváním dospělců v závislosti na pohlaví a jejich investicí do potomků se ukázal silnější vztah u samic ($t = -1,964$; $df = 18,356$; $p = 0,065$; konfidenční interval: $-104,947-3,453$) než u samců ($t = -0,938$; $df = 9,690$; $p = 0,371$; konfidenční interval: $-119,895-49,074$). Průměrná investice samic v kategorii *přežila* (46,5) byla větší, než průměrná investice samců v kategorii *přežil* (3,071). Stejně tak průměrná investice samic v kategorii *nepřežila* (-4,247) byla větší, než investice samců v kategorii *nepřežil* (-32,339).



Obrázek 17. Vztah mezi rodičovskou investicí a přežíváním

Osa x znázorňuje kategorie *nepřežil* (0) a *přežil* (1). Na ose y je rodičovská investice jako průměr rozdílů krmení v jednotlivých dnech od průměrného krmení ten den. N vzorků obou kategorií je v horní části grafu.

4. Diskuse

Validace pomocí videí prokázala, že čtečky využitě v tomto výzkumu měřily frekvenci krmení lejska bělokrkého dostatečně přesně a spolehlivě. Podle předpokladu nebyl záznam pořízený čtečkami stoprocentně přesný, přesto byla korelace mezi záznamem ze čteček a realitou ověřenou záznamem z videí velmi vysoká ($r = 0,92-0,99$). Přesnost čteček v této studii se tak ukázala srovnatelná nebo vyšší než v jiných studiích využívajících obdobnou technologii. Iserbyt et al. (2015) zjistili korelaci mezi údaji ze čteček a videí pro samce $r = 0,89$ a pro samice $r = 0,90$. Lendvai et al. (2015) dokonce pro samce jen $r = 0,67$ a pro samice $r = 0,68$. V souladu s oběma uvedenými studiemi je fakt, že i v mé práci byl korelační koeficient samců mírně nižší než u samic. To mohlo být způsobeno například rychlostí, se kterou samci vlétali do budky. Samci mohli do budky vstupovat rychleji než samice, což mohlo snížit pravděpodobnost jejich záznamu čtečkami. Vyšší rychlost vstupu do budky mohla také způsobit vychýlení čipu z ideálního úhlu vůči anténě čtečky a tím také snížit pravděpodobnost jeho záznamu. Při prohlížení validačních videí samci opravdu působili, že do budek vstupují rychleji, ba až zbrkle oproti samicím. Tuto proměnnou jsem ale nijak neměřil a jde tedy jen o můj dojem.

Je třeba zmínit, že počet záznamů pořízených čtečkou neodpovídá přesně počtu návštěv budky dospělci, protože čtečka zaznamenávala vstupy stejně jako výstupy, navíc ne se stoprocentní přesností. Pokud neuvažujeme chybu, každé návštěvě budky by tak odpovídaly dva záznamy. Počet návštěv je tedy přibližně poloviční, než počet záznamů. Stejně tak počet návštěv budky dospělci není přesně roven počtu krmení. Předpokládám však, že počtu krmení dobře odpovídá a že i naprostá většina návštěv budky rodiči během sledovaného období, které nejsou přímo spojené s krmením, souvisí s péčí o potomstvo a lze ji tedy zahrnout do rodičovské investice (Møller & Thornhill 1998, Wright et al. 1998, Cauchard et al. 2021).

Celkový počet záznamů na hnízdo byl v průměru 15 400. Dospělci tedy provedli během krmení mláďat průměrně 7 700 návštěv hnízda. Jako den vyvádění jsem pro tento výpočet bral 17. den. Jde jen o přibližný den vyvádění, proto jsem i počet návštěv zaokrouhlil. Přesto se poměrně dost liší od čísla 6200, které jako průměrný počet návštěv lejsků při krmení uvádí Veselovský (2001). Rozdíl může být dán kvalitou potravy. Lejscí v mém výzkumu mohli mít k dispozici horší potravu a museli tedy pro pokrytí potřeb mláďat podniknout více krmení. Dalším důvodem může být počet mláďat. Lejscí v mém výzkumu mohli mít více mláďat, a tudíž i více krmili.

Průběh frekvence krmení mláďat v čase odpovídal očekávání a souhlasí s výsledky obdobných výzkumů. Relativně nízká frekvence krmení v den líhnutí se následně zvyšovala s věkem mláďat až do období okolo 13. až 15. dne, tj. do doby těsně před vyváděním prvních mláďat. Vysvětlením je, že s věkem mláďat roste i jejich hmotnost a aktivita, a tedy i jejich potřeba energie, která je pokryta navýšením krmení (Grieco 2002, Krist 2009, Bowers et al. 2014, Cauchard et al. 2021). Frekvence krmení byla také pozitivně korelována s počtem mláďat na hnízdě stejně jako s počtem vyvedených mláďat. Tedy hnízda, kde bylo více mláďat, byla rodiči navštěvována častěji. I toto zjištění je v souladu s předpokládaným chováním a odpovídá literatuře. Tento vztah si vysvětlují stejně jako většina autorů, tedy že s rostoucím počtem mláďat v hnízdě roste jejich společná potřeba energie a rodiče ji naplňují nejčastěji zvýšením frekvence krmení (Gibb 1955, Royama 1966, García-Navas & Sanz 2012, Krist 2009, Gruebler et al. 2018, Cauchard et al. 2021). Na rozdíl od některých studií (Nur 1984, Wright & Cuthill 1990) jsem nepozoroval, že by rodiče při určitém počtu mláďat již nezvyšovali frekvenci krmení. Průměrná frekvence krmení byla vždy u vyššího počtu mláďat v hnízdě vyšší.

Naopak frekvence krmení přepočítaná na jedno mládě byla s rostoucím počtem mláďat v hnízdě nižší. To také odpovídá očekávání i výsledkům z ostatních výzkumů (Nur 1984, García-Navas & Sanz 2012, Bowers et al. 2014). Předpokládám, že energetická potřeba mláďat se zvyšujícím se počtem mláďat v hnízdě neklesá, ale zůstává stejná nebo se naopak může zvyšovat díky větší sourozenecké kompetici. Z nižší frekvence krmení per capita u hnízd s větším počtem mláďat lze tedy vyvodit závěr, že rodiče nemohou nebo nechtějí plně pokrýt energetickou potřebu potomků. Dochází zde ke konfliktu potřeb mláďat a preferencí rodičů. Rodiče chtějí primárně maximalizovat svou vlastní fitness (Trivers 1974, Wright et al. 1998). Pro rodiče tak je pravděpodobně výhodnější omezit krmení mláďat a ušetřenou energii uplatnit jinde. Jinými slovy, při vyšší frekvenci krmení se nemohou rodiče tolik věnovat dalším aktivitám (García-Navas & Sanz 2010). Případně větší počet méně krmených mláďat může být stejně výhodný nebo výhodnější, než menší počet více krmených mláďat. V takovém případě by rodiče neměli důvod navyšovat u velkého počtu mláďat v hnízdě frekvenci krmení per capita.

Korelace mezi frekvencí krmení a počtem mláďat v hnízdě 6. den narůstala s věkem mláďat stejně jako korelace frekvence krmení s počtem vyvedených mláďat. Tedy u starších mláďat byla frekvence krmení počtem mláďat ovlivněna více než u mláďat mladších. To by mohlo být způsobeno variabilitou mezi dospělci v jejich schopnostech poskytovat potravu. Někteří dospělci mohou být prostě schopnější, a krmít častěji, jiní méně schopní, a tedy krmít méně často (van Noordwijk & de Jong 1986). Tyto rozdíly by se mohly u starších mláďat projevit silněji než u mladších mláďat. Mladší mláďata mají menší potřebu energie, a tak je většina rodičů schopná dosáhnout dostatečné frekvence krmení k jejímu pokrytí. U starších mláďat ale potřeba energie narůstá a někteří rodiče už nemusí být schopni úměrně navyšovat frekvenci krmení (Nur 1984, Wright & Cuthill 1990). Jinými slovy u mladších mláďat není mezi frekvencí krmení a počtem mláďat taková závislost, protože mladší mláďata dokáže i při jejich velkém počtu s dostatečnou frekvencí krmít většina rodičů. U starších mláďat ale už při jejich velkém počtu dokáží frekvenci krmení navýšit jen někteří rodiče. Počet mláďat se tak na frekvenci projevuje více u starších potomků.

Jelikož korelace ukazuje pouze sílu vztahu a nikoli směr závislosti, je nutné zvážit i možnost, že frekvence krmení ovlivnila počet mláďat. To částečně potvrzují korelace mezi krmením a přežíváním do 6. dne, respektive do vyvedení (obrázky 8a, 10a). Korelace mezi frekvencí krmení a procentem přeživších mláďat vyšla v obou případech pozitivně. To by naznačovalo, že větší frekvence krmení měla kladný vliv na přežívání. Korelace krmení a přežívání rostla do 6. dne, respektive do vyvedení. Tedy na přežívání do 6 dne měla největší vliv frekvence krmení v nejbližší předcházející dny. Obdobně na přežívání do vyvedení měla nejvyšší vliv frekvence krmení v období těsně před vyváděním.

Mezi frekvencí krmení a průměrnou hmotností mláďat v hnízdě 6. den byla také pozitivní korelace. Pozitivní vztah zůstal i po přepočítání frekvence krmení na jedno mládě. To by naznačovalo, že častěji krmená mláďata byla těžší. Mláďata, která byla krmena častěji, pravděpodobně dostávala více potravy, v důsledku čehož měla vyšší hmotnost. Toto zjištění odpovídá očekávání. Zjištěné korelace mezi frekvencí krmení a hmotností 13. den nejsou podle mého názoru relevantní kvůli malé velikosti vzorku. Zvířata byla 13. den měřena jen ve dvou letech. V roce 2017, kdy probíhalo nejvíce těchto měření, byly navíc čtečky instalovány až dlouho po vylíhnutí mláďat, často právě až 13. den současně s měřením. Zjištěné korelace mezi počtem návštěv budky a hmotností mláďat 13. den byly po většinu času negativní jak pro počet krmení celého hnízda, tak pro krmení per capita. To by znamenalo, že čím častěji rodiče krmili, tím byla mláďata 13. den lehčí. Nebo naopak, čím méně často rodiče krmili, tím byla mláďata těžší. To podle mého názoru nedává smysl. Opačná interpretace, že hmotnost 13. den ovlivnila počet krmení v předchozí dny, také nedává smysl. U této korelace bych

očekával obdobný nebo alespoň podobný vztah, jako vyšel při zkoumání střízlíka zahradního (*Troglodytes aedon*). Hmotnost střízlíků 11. den pozitivně korelovala s množstvím potravy per capita na začátku, ale ne v pozdějších dnech hnízdění (Bowers et al. 2014).

Délka křídla i délka tarsu mláďat 13. den korelovaly pozitivně s frekvencí krmení celého hnízda i s frekvencí krmení per capita zejména během prvních 6 dní. Následoval pokles až do negativních hodnot. Výsledky ukazují, že největší vliv na délky křídla a tarsu 13. den měla frekvence krmení u nejmladších mláďat. Naopak u starších mláďat byla korelace nižší až negativní. Negativní korelace u starších mláďat by mohla být vysvětlena snahou rodičů stimulovat vyvedení mláďat tím, že je méně krmí. U vlaštovek stromových (*Tachycineta bicolor*) ani u střízlíků zahradních, což jsou oba dutinové druhy s biologií podobnou lejskům, ale takový vztah zaznamenán nebyl (Michaud & Leonard 2000, Johnson et al. 2004). Pozitivní korelace délek tarsu a křídla s frekvencí krmení v mladším věku se shoduje s výsledky z jiných studií, které ukazují, že nedostatečný příjem potravy u mláďat mívá za následek snížený vývoj jejich strukturních orgánů. Tedy i naopak mláďata s vyšším příjmem potravy mají oproti těm s nižším příjmem růst strukturních orgánů lepší (Emlen et al. 1991, Mock et al. 2009, Killpack & Karasov 2012).

V mé studii vyšel pozitivní vztah mezi přežíváním samic a jejich průměrnou investicí do potomků. To je zajímavé zjištění, neboť dříve se spíše očekávalo, že by tato korelace měla být negativní. Rodiče, kteří do svých potomků investují více energie, například tím, že je častěji krmí, by měli mít sníženou šanci přežít do dalších let (Trivers 1974, Wright et al. 1998). V případě mé studie byla ale pravděpodobnost přežití do dalšího roku vyšší u samic, které do mláďat investovaly více prostřednictvím častějšího krmení. Smith (1981) došel k obdobnému zjištění u samic strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*). Vysvětlení poskytují van Noordwijk & de Jong (1986). Podle nich nelze na situaci nahlížet pouze jako na trade-off mezi energií vydanou do mláďat a energií vydanou na přežívání. Je třeba zohlednit také zdroje, které jsou rodičům dostupné. Jedinec s lepšími zdroji má oproti jedinci s horšími zdroji možnost vložit více energie jak do svého přežívání (např. vyšší tělesná hmotnost či únik predátorům) tak zároveň do péče o potomstvo. Vztah mezi frekvencí krmení a přežíváním samic ale nevyšel v mém výzkumu statisticky zcela průkazně ($p = 0,065$), což přisuzuji především malé velikosti mého vzorku.

Frekvenci krmení mohly ovlivnit faktory mimo záběr této studie. Zásadní je například kvalita potravy spočívající v její velikosti a nutriční bohatosti. Pokud je přinášena potrava hodně velikostně různorodá, nemusí pouhá frekvence krmení přesně vypovídat o celkovém množství potravy poskytnuté mláďatům (Cauchard et al. 2021). Stejní autoři ale uvádí, že i přes tento nedostatek je frekvence krmení stále dobrým ukazatelem množství přinášené potravy. Vliv kvality a velikosti přinášené potravy jsem ale nezkoumal. Frekvenci návštěv budek jsem bral spíše jako míru rodičovské investice jako takové než jako přesné vyjádření množství donesené potravy. Zkoumat kvalitu potravy na tak velkém počtu hnízd a v tak dlouhém období by bylo logisticky nesmírně náročné. Jedním z dříve pozorovaných vztahů je, že s rostoucí kvalitou potravy klesá frekvence krmení (Bengtsson & Rydén 1983, Slagsvold & Sonerud 2007, Watson & Ritchison 2018). Kvalita potravy tak jistě mohla hrát roli. S potravou souvisí i další faktor, kterým je prostředí. To totiž může silně ovlivňovat dostupnost potravy. Při nízké abundanci nebo dostupnosti potravy bude pravděpodobně nižší i frekvence krmení (Hakkarainen et al. 1997, Gruebler et al. 2018). Na abundanci potravy, kterou je v případě lejsků hmyz, má zásadní vliv i počasí. V zimě a dešti hmyz není tak aktivní, a jeho dostupnost jako potravy pro lejsky tudíž klesá a tím se tedy sníží i maximální možná frekvence krmení (Alatalo & Lundberg 1989, Martins & Wright 1993). Počasí může působit negativně také přímo na dospělce (Krist 2009).

5. Závěr

Tato práce se zabývá frekvencí krmení lejsků bělokrkých. Sledováním krmení během celého období od vylíhnutí mláďat po jejich vyvedení jsem prokázal, že denní frekvence krmení na hnízdo je tím větší, čím je větší počet mláďat v hnízdě. Oproti tomu denní frekvence krmení přepočítaná na jedno mládě je u většího počtu mláďat v hnízdě nižší. Dále jsem prokázal, že denní frekvence krmení na hnízdo i denní frekvence krmení na jedno mládě roste s postupujícím věkem mláďat a nabývá maxima ve dnech předcházejících vyvádění mláďat, tj. od 10. do 13. dne. Denní frekvence krmení na hnízdo korelovala pozitivně také s přežíváním mláďat od vylíhnutí do šestého dne i s přežíváním od vylíhnutí do vyvedení. Síla obou těchto vztahů rostla od vylíhnutí do 6. dne, respektive do dní těsně před vyváděním. S frekvencí krmení pozitivně korelovala také hmotnost mláďat měřená 6. den. I zde korelace rostla od vylíhnutí právě do 6. dne. Zjištěný vztah mezi frekvencí krmení a hmotností mláďat 13. den není podle mého názoru relevantní kvůli malé velikosti vzorku. Korelace mezi frekvencí krmení a délkou křídla a tarsu byla po vylíhnutí pozitivní, potom klesala s postupujícím věkem a v období před vyváděním mláďat se přechýlila v korelaci negativní.

Kromě souvislostí mezi frekvencí krmení a znaky mláďat jsem zkoumal také průběh frekvence krmení u dospělců. Denní frekvence krmení samců a samic se významně nelišila v době, kdy samice ještě zahřívaly potomky, tedy v období od vylíhnutí do 6. dne. Následně až do vyvedení mláďat krmily samice více než samci. V neposlední řadě jsem zkoumal vztah mezi rodičovskou investicí a přežíváním dospělců. Výsledky naznačují pozitivní vztah mezi velikostí rodičovské investice u samic a jejich přežíváním do následujícího roku. Tento vztah ale nevyšel průkazně, což mohlo být způsobené malou velikostí vzorku.

Domnívám se, že tato práce je pro studium altriciálních ptáků přínosná zejména tím, že narozdíl od většiny ostatních prací sleduje krmení během celého období od vylíhnutí po vyvedení mláďat. Při výzkumu monitorujícím mláďata pouze v krátkém časovém úseku doporučuji k tomuto sledování zvolit 7. den věku mláďat. V tento den jsem totiž zaznamenal nejlepší kompromis mezi počtem krmení na hnízdo i počtem krmení per capita a jejich korelací s celkovým počtem krmení za celé období. Využití RFID technologie a značení pomocí PIT čipů mi navíc umožnilo sledovat rodičovskou investici konkrétních dospělců během celého období od vylíhnutí po vyvedení. Myslím, že technologie využitá v tomto výzkumu má velký potenciál a její správné využití v budoucnosti by mohlo přinést cenné poznatky. Vhodné by bylo například skombinovat údaje získané touto technologií, hlavně frekvenci návštěv, se sledováním ostatních faktorů souvisejících s krmením. Zejména zahrnutí kvality a složení přinášené potravy by mohlo být přínosné. Dále by bylo dobré zahrnout také například věk a kondice dospělců. Přínosem by bylo také zařadit do výzkumu další druhy. V neposlední řadě se domnívám, že by bylo velmi přínosné rozšířit na studované lokality výzkum pomocí čteček i na další výzkumné plochy a podstatně tak zvětšit počet sledovaných jedinců. Významně by se tím zvýšila i šance opakovaných záznamů jedinců v dalších letech snížená v současnosti jejich disperzí.

Literatura

ALATALO R. V. & LUNDBERG A., 1989. Clutch size of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* – An experiment. *Ornis Fenn.* 66: 15–23.

BENGTSSON H. & RYDÉN O., 1983. Parental feeding rate in relation to begging behavior in asynchronously hatched broods of the Great Tit *Parus major*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 243–251.

BIRO P. A. & STAMPS J. A., 2008. Are animal personality traits linked to lifehistory productivity? *Trends Ecol. Evol.* 23: 361–368.

BOISVERT M. J. & SHERRY D. F., 2000. A system for the automated recording of feeding behavior and body weight. *Physiology & Behavior.* 71: 147–151.

BONTER D. N. & BRIDGE E. S., 2011. Applications of radio frequency identification (RFID) in ornithological research: A review. *Journal of Field Ornithology.* 82: 1–10.

BOWERS E. K., NIETZ D., THOMPSON CH. F. & SAKALUK S. K., 2014. Parental provisioning in house wrens: effects of varying brood size and consequences for offspring. *Behav. Ecol.* 25: 1485–1493.

BROWNING L. E., YOUNG C. M., SAVAGE J. L., RUSSELL D. J. F., BARCLAY H., GRIFFITH S. C. & RUSSELL A. F., 2012. Carer provisioning rules in an obligate cooperative breeder: Prey type, size and delivery rate. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 1639–1649.

CAUCHARD L., MACQUEEN E. I., LILLEY R., BIZE P. & DOLIGEZ B., 2021. Inter-individual variation in provisioning rate, prey size and number, and links to total prey biomass delivered to nestlings in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Avian Res.* 12: 15.

CLUTTON-BROCK T. H., 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *American Naturalist.* 123: 212–229.

DAVID M., PINXTEN R., MARTENS T. & EENS M., 2015. Exploration behavior and parental effort in wild great tits: Partners matter. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69: 1085–1095.

DICKENS M. & HARTLEY I. R., 2007. Differences in parental food allocation rules: evidence for sexual conflict in the blue tit? *Behav. Ecol.* 18: 674–679.

DRENT R. H. & DAAN S., 1980. The prudent parent: energetic adjustment in avian breeding. *Ardea*, 68: 225–252.

DUGGER K. M., BALLARD G., AINLEY D. G. & BARTON K. J., 2006. Effects of flipper bands on foraging behavior and survival of Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Auk.* 123: 858–869.

GAISLER J. & ZIMA J., 2018. Zoologie obratlovců, 3. přepracované vydání. *Academia, Praha*. ISBN 978-80-200-2702-3.

GAO L. F., ZHANG H. Y., ZHANG W., SUN Y. H., LIANG M. J. & DU B., 2020. Effects of extra-pair paternity and maternity on the provisioning strategies of the Azure-winged Magpie *Cyanopica cyanus*. *Ibis.* 162: 627–36.

GARCIA-HERAS M. S., MOUGET F., SIMMONS R. E. & ARROYO B., 2017. Regional and temporal variation in diet and provisioning rates suggest weather limits prey availability for an endangered raptor. *Ibis.* 159: 567–579.

GARCÍA-NAVAS V. & SANZ J. J., 2010. Flexibility in the provisioning behaviour of Blue Tits in response to short-term manipulations of brood size. *Ethology* 116: 744–754.

GARCÍA-NAVAS V. & SANZ J. J., 2012. Environmental and within nest factors influencing nestling-feeding patterns of mediterranean blue tits (*Cyanistes caeruleus*). *The Condor.* 114: 612–621.

- GARCÍA-NAVAS V., ORTEGO J. & SANZ J. J., 2009. Heterozygosity-based assortative mating in blue tits (*Cyanistes caeruleus*): implications for the evolution of mate choice. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 276: 2931–2940.
- GIBB J., 1955. Feeding rates of Great Tits. *British Birds*. 48: 49–58.
- GIBBONS J. W. & ANDREWS K. M., 2004. PIT Tagging: Simple Technology at Its Best. *BioScience*. Vol. 54 No. 5: 447–454.
- GODFRAY H. C. J., 1991. Signalling of need by offspring to their parents. *Nature*. 352: 328–330.
- GOTTLANDER K., 1987. Parental Feeding Behaviour and Sibling Competition in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scandinavica*. 18: 269–276.
- GRIECO F., 2002. How different provisioning strategies result in equal rates of food delivery: an experimental study of blue tits *Parus caeruleus*. *J. Avian Biol.* 33: 331–341.
- GRÜEBLER M. U., MÜLLER M., MICHEL V. T., PERRIG M., KEIL H., NAEF-DAENZER B. & KORNER-NIEVERGELT F., 2018. Brood provisioning and reproductive benefits in relation to habitat quality: a food supplementation experiment. *Anim. Behav.* 141: 45–55.
- HAKKARAINEN H., KOIVUNEN V. & KORPIMÄKI E., 1997. Reproductive success and parental effort of Tengmalm's owls: Effects of spatial and temporal variation in habitat quality. *Ecoscience*. 4: 35–42.
- ISERBYT A., GRIFFIOEN M., BORREMANS B., EENS M. & MÜLLER W., 2018. How to quantify animal activity from radio-frequency identification (RFID) recordings. *Ecol. Evol.* 8: 10166–10174.
- JOHNSON L. S., RAUCH R. L. & DELLONE S. N., 2004. The Process and Causes of Fledging in a Cavity-Nesting Passerine Bird, the House Wren (*Troglodytes aedon*). *Ethology*. 110: 693–705.
- KERRY K., CLARKE J. & ELSE G., 1993. The use of an automated weighing and recording system for the study of the biology of Adelie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Proceedings of the National Institute of Polar Research Symposium on Polar Biology*. 6: 62–75.
- KILLPACK T. L. & KARASOV W. H., 2012. Growth and development of house sparrows (*Passer domesticus*) in response to chronic food restriction throughout the nestling period. *J. Exp. Biol.* 215: 1806–1815.
- KILNER R. & JOHNSTONE R. A., 1997. Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends. Ecol. Evol.* 12: 11–15.
- KLUIJVER H. N., 1950. Daily routines of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea*. 38: 99–135.
- KREBS J. R. & AVERY M. I., 1984. Chick growth and prey quality in the European bee-eater *Merops apiaster*. *Oecologia*. 64: 363–368.
- KRIST M., 2009. Short- and long-term effects of egg size and feeding frequency on offspring quality in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *J. Anim. Ecol.* 78: 907–918.
- LEPCZYK C. A., CAVIEDES-VIDAL E. & KARASOV W. H., 1998. Digestive responses during food restriction and realimentation in nestling house sparrows (*Passer domesticus*). *Physiol. Zool.* 71: 561–573.
- MARTINS T. L. F. & WRIGHT J., 1993. Patterns of food allocation between parents and young under different weather conditions in the Common Swift *Apus apus*. *Avocetta* 17: 147–156.
- MARQUES P. A., 2004. Parental care, male desertion, and reproductive success in the Spanish Sparrow, *Passer hispaniolensis*. *Zool. Stud.* 43: 123–131.

- MASELYNE J., SAEYS W. & Van NUFFEL A., 2015. Review: Quantifying animal feeding behaviour with a focus on pigs. *Physiology and Behavior*. 138: 37–51.
- MOCK D. W., SCHWAGMEYER P. L. & DUGAS M. B., 2009. Parental provisioning and nestling mortality in house sparrows. *Anim. Behav.* 78: 677–684.
- MICROSOFT® EXCEL® 2019 MSO (Version 2306 Build 16.0.16529.20164) 64 bitů
- MICHAUD T., LEONARD M., 2000. The Role of Development, Parental Behavior, and Nestmate Competition in Fledging of Nestling Tree Swallows. *The Auk*. 117: 996–1002.
- MØE B., BRUNVOL S., MORK D., BROBAKK T. E. & BECH C., 2004. Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J. Exp. Biol.* 207: 4067–4076.
- MØLLER A. P. & THORNHILL R., 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Anim. Behav.* 55: 1507–1515.
- NOMANO F. Y., BROWNING L. E., NAKAGAWA S., GRIFFITH S. C. & RUSSELL A. F., 2014. Validation of an automated data collection method for quantifying social networks in collective behaviours. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68: 1379–1391.
- NUR N., 1984. Feeding frequencies of nestling Blue Tits *Parus caeruleus*: costs, benefits and a model of optimal feeding frequency. *Oecologia*. 65: 125–137.
- OPPENHEIM R. W., 1972. Prehatching and hatching behaviour in birds: a comparative study of altricial and precocial species. *Anim. Behav.* 20: 644–655.
- PÄRT T., GUSTAFSSON L. & MORENO J., 1991. „Terminal investment“ and sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The American Naturalist*. 140: 868–882.
- PATRICK S. C. & BROWNING L. E., 2011. Exploration behaviour is not associated with chick provisioning in great tits. *PLoS ONE*. 6: e26383.
- PERRINS C. M. & McCLEERY R. H., 1989. Laying dates and clutch size in the Great Tit. *The Wilson Bulletin*. 101: 236–253.
- Přírodní rezervace Andělova Zmola. In: ČSOP ZO Hořepník [online]. 20. 3. 2013 [cit. 2023-07-03]. Dostupné z: <https://csophorepnik.estranky.cz/clanky/predstavujeme-vam-chranena-i-nehcranena-uzemi-a-rostliny-cr/zvlaste-chranena-uzemi---lesni-a-ostatni/pr-andelova-zmola.html>
- RADFORD A. N., McCLEERY R. H., WOODBURN R. J. W. & MORECROFT M. D., 2001. Activity patterns of parent Great Tits *Parus major* feeding their young during rainfall. *Bird Study*: 48: 214–220.
- R CORE TEAM., 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- ROBINSON E. J., H., RICHARDSON T. O., SENDOVAFRANKS A. B., FEINERMAN O. & FRANKS N. R., 2009. Radio tagging reveals the roles of corpulence, experience and social information in ant decision making. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 627–636.
- ROSIVALL B., TÖRÖK J. & SZÖLÖSI E., 2005. Food allocation in collared Flycatchers (*Ficedula albicollis*) broods: Do rules change with the age of nestlings?. *The Auk*. 122: 1112–1122.
- ROYAMA T., 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits *Parus major*. *Ibis*. 108: 313–347.
- SHELDON B. C. & ELLEGREN H., 1998. Paternal effort related to experimentally manipulated paternity of male collared flycatchers. *Proceedings: Biological Sciences*. 265: 1737-1742.

- SCHWAGMEYER P. L. & MOCK D. W., 2008. Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *Anim. Behav.* 75: 291–298.
- SLAGSVOLD T., 1997. Brood division in birds in relation to offspring size: Sibling rivalry and parental control. *Anim. Behav.* 54: 1357–1368.
- SLAGSVOLD T. & SONERUD G. A., 2007. Prey size and ingestion rate in raptors: importance for sex roles and reversed sexual size dimorphism. *J. Avian Biol.* 38: 650–661.
- SMITH J. N. M., 1981. Does high fecundity reduce survival in song sparrows? *Evolution.* 35:1142–1148.
- STELZER R. J., CHITTKA L. M., CARLTON & INGS T. C., 2010. Winter active bumblebees (*Bombus terrestris*) achieve high foraging rates in urban Britain. *PLoS ONE* 5: e9559.
- SUCHÁČKOVÁ L., 2022. Hnízdní biologie tří dutinových pěvců studovaná pomocí RFID čteček. Diplomová práce. Univerzita Palackého v Olomouci, Katedra zoologie. Doc. Mgr. Miloš Krist Ph.D.
- SUMNER S., LUCAS E., BARKER J. & ISAAC N., 2007. Radio-tagging technology reveals extreme nest-drifting behavior in a eusocial insect. *Current Biology* 17: 140–145.
- SZÁSZ E., MARKÓ G., HEGY G., TÖRÖK J., GARAMSZEGI L. Z. & ROSIVALL B., 2019. Nest-site defence aggression during courtship does not predict nestling provisioning in male collared flycatchers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73: 62.
- TAJOVSKÁ M., 2019. Proces vyvádění u lejska bělokrkého. Diplomová práce. Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra zoologie a Ornitologická laboratoř. Mgr. Miloš Krist, Ph.D.
- TINBERGEN J. M. & DIETZ M.W., 1994. Parental energy expenditure during brood rearing in the great tit (*Parus major*) in relation to body mass, temperature, food availability and clutch size. *Funct. Ecol.* 8: 563–572.
- TRIVERS R. L., 1972. Parental investment and sexual selection. In B. Campbell. *Sexual selection and the descent of man*. Aldine, Chicago. 136–179.
- TRIVERS R. L., 1974. Parent-Offspring Conflict. *Amer. Zool.* 14: 249–164.
- VAN NOORDWIJK A. J. & DE JONG G., 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.* 128: 137–142.
- VESELOVSKÝ Z., 2001. *Obecná ornitologie*. Academia, Praha. ISBN 80-200-0857-8.
- WATSON K. A. & RITCHISON G., 2018. Effect of variation in nestling hunger levels on the begging behaviour of nestlings and the provisioning behaviour of adult American Kestrels. *Avian Biol. Res.* 11: 35–43.
- WELBERS A. A. M. H., VAN DIS N. E., KOLVOORT A. M., OUYANG J., VISSER M. E., SPOELSTRA K. & DOMINONI D. M., 2017. Artificial light at night reduces daily energy expenditure in breeding great tits (*Parus major*). *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5: 55.
- WETZEL P. D., 2017. Problem-solving skills are linked to parental care and offspring survival in wild house sparrows. *Ethology.* 123: 475–483.
- WIEBE K. L., 2010. Negotiation of parental care when the stakes are high: experimental handicapping of one partner during incubation leads to shortterm generosity. *J. Anim. Ecol.* 79: 63–70.
- WILKIN T. A., KING L. E. & SHELDON B. C., 2009. Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 40 : 135–145.

WRIGHT J., BOTH C., COTTON P. A. & BRYANT D., 1998. Quality vs. Quantit: energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning, *J. Anim. Ecol.* 67: 620–634.

WRIGHT J. & CUTHILL I., 1990. Biparental care: short-term manipulations of partner contribution and brood size in the Starling, *Sturnus vulgaris*. *Behav. Ecol.* 1: 116–124.

Přílohy

Příloha 1.

Grafy návštěv jednotlivých budek

Na ose x je stáří mláďat ve dnech. Na ose y je počet zákrytů zaznamenaných infračidly čteček. Nad každým grafem je identifikátor hnízda složený z roku a názvu čtečky. Budky vyřazené z analýzy jsou označeny červeně.

Budky vyřazené z analýzy + důvod:

2018_Z039 Po prvních záznamech z 0. dne následuje velká mezera, kdy probíhalo hnízdění, ale čtečka nic nezaznamenala. Důvodem mohla být slabá baterie v tomto období.

2018_Z044 Po prvních záznamech z 0. dne následuje velká mezera, kdy probíhalo hnízdění, ale čtečka nic nezaznamenala. Podle zápisků v terénním deníku čtečka celkově špatně pracovala bez zjevné příčiny.

2018_Z072 Po prvních záznamech z 0. dne následuje velká mezera, kdy probíhalo hnízdění, ale čtečka nic nezaznamenala. Podle zápisků v terénním deníku čtečka celkově špatně pracovala bez zjevné příčiny.

2020_Z054 Počet záznamů klesá abnormálně brzo. Podle záznamu z terénního deníku všechna mláďata v hnízdě uhynula. Proto byl záznam vyloučen.

2020_Z095 V grafu je abnormálně mnoho záznamů i v době, kdy už měla být mláďata vyvedena a v budce neprobíhalo žádné hnízdění. Nejpozdější vyvedení u sledovaných hnízd proběhlo 21. den (podle záznamu čipu dospělců). Zde jsou však stovky záznamů i 25. den.

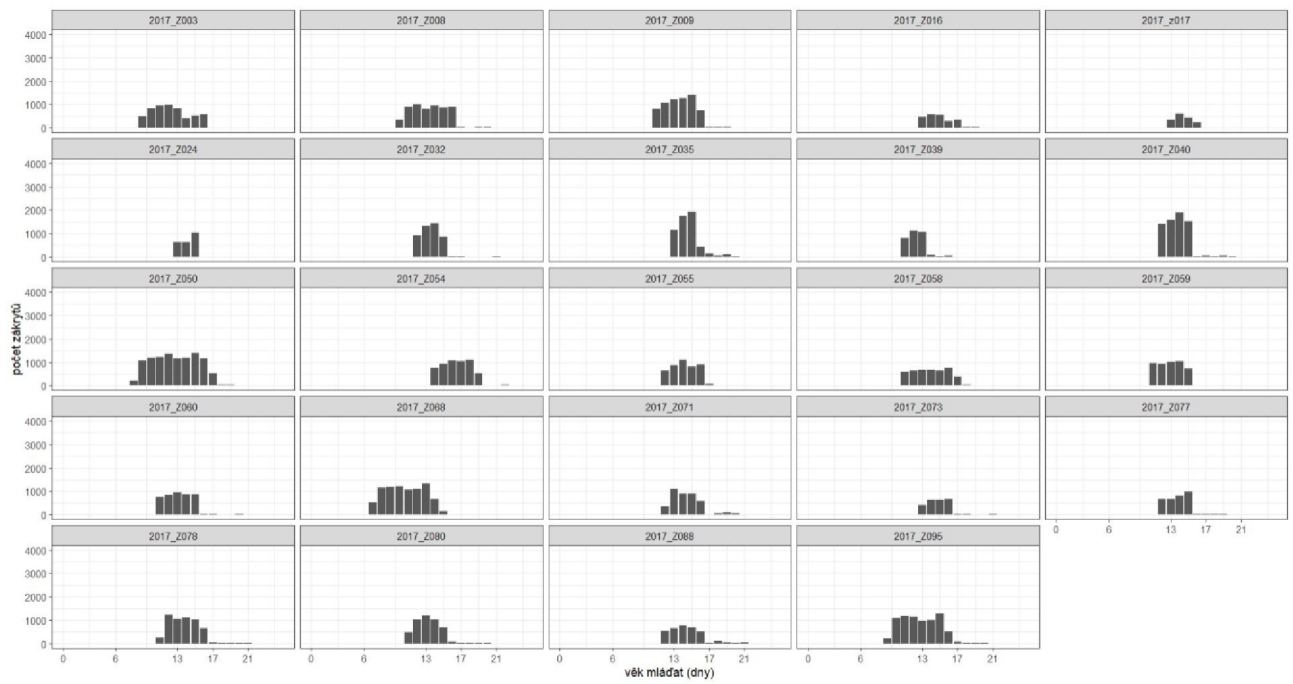
2021_Z018 Ve čtečce byla špatná baterie, která způsobila mezery v záznamu.

2022_Z001 Po prvních dnech následuje velká mezera v záznamu, která mohla být způsobena např. slabou baterií. Navíc záznam končí abnormálně brzy, přestože mláďata byla vyvedena až později. Příčinu se nepodařilo určit.

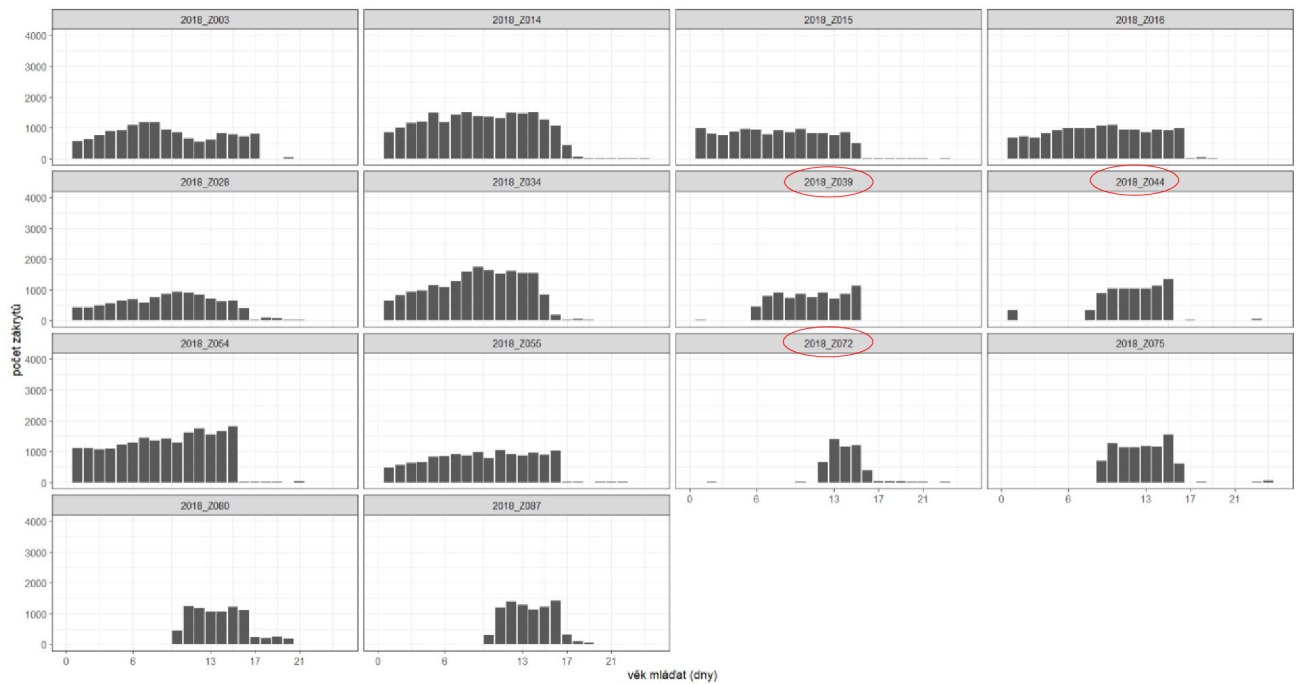
2022_Z046 Čtečka nepořídila téměř žádné záznamy, ačkoli v budce probíhalo hnízdění. Příčina neznámá.

2022_Z051 Záznam ve čtečce klesl abnormálně brzo, přestože v budce probíhalo hnízdění. Příčinou mohla být vybitá baterie.

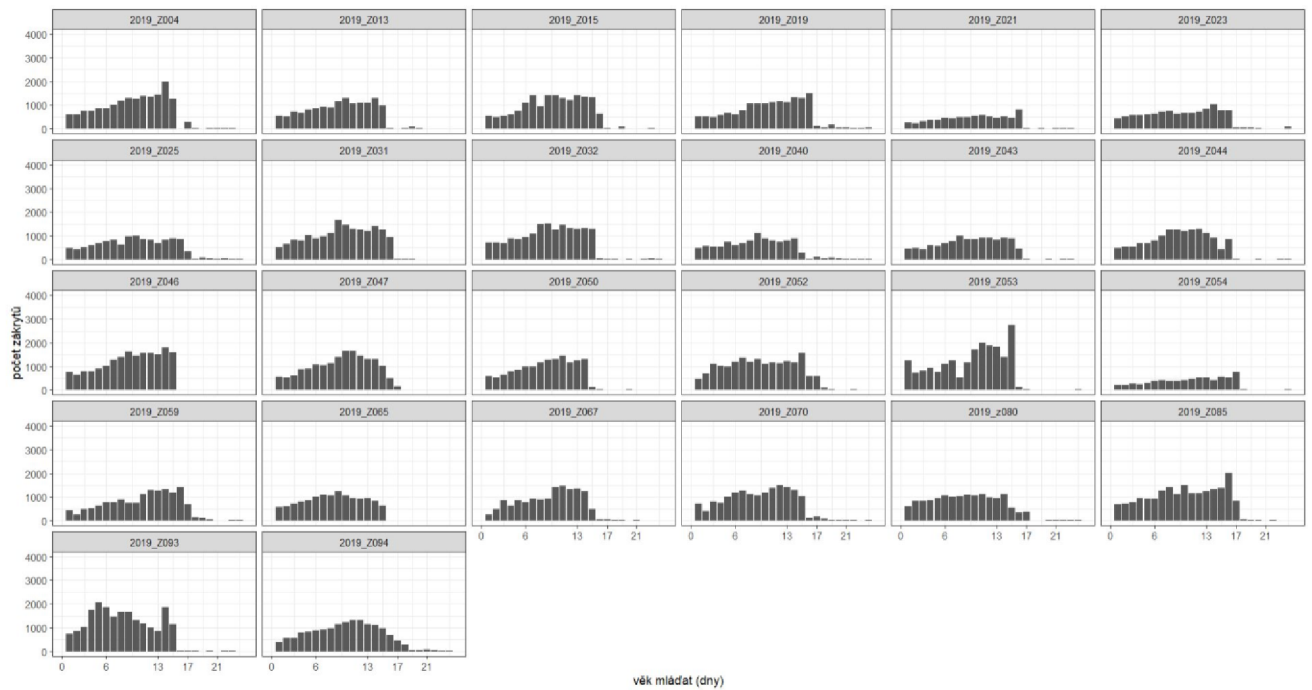
2017:



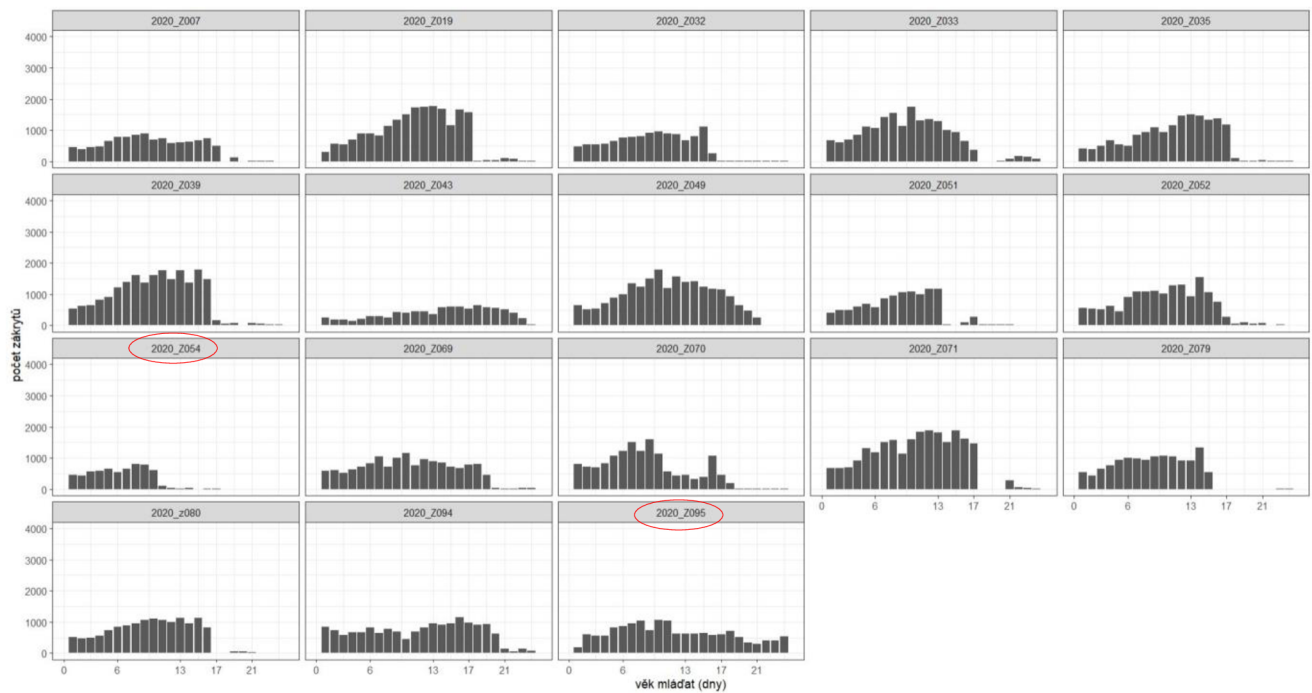
2018:



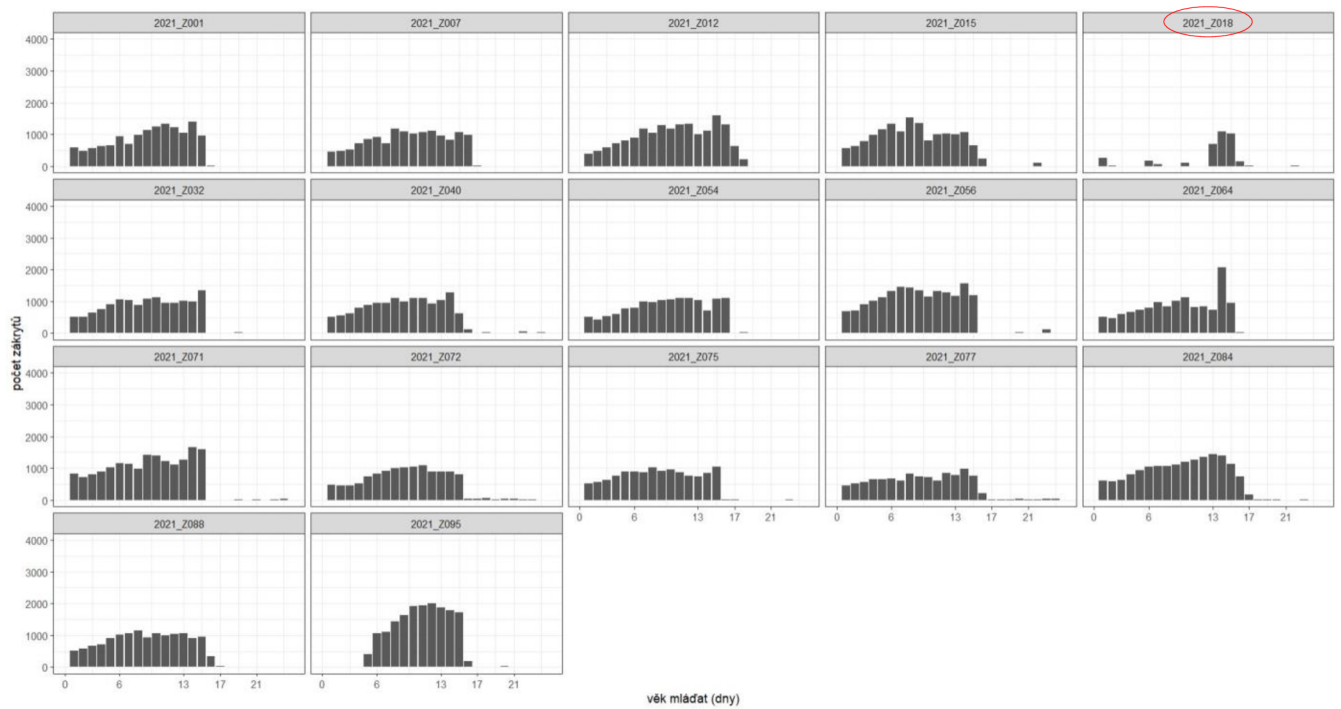
2019:



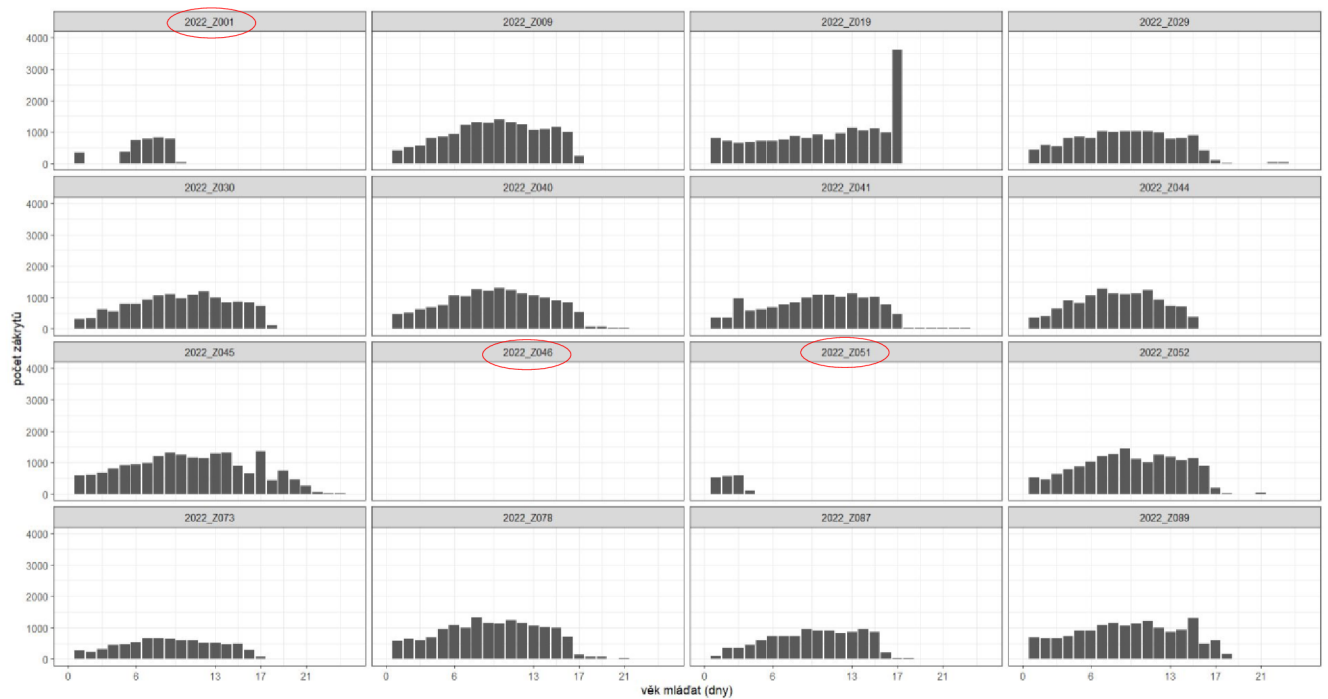
2020:

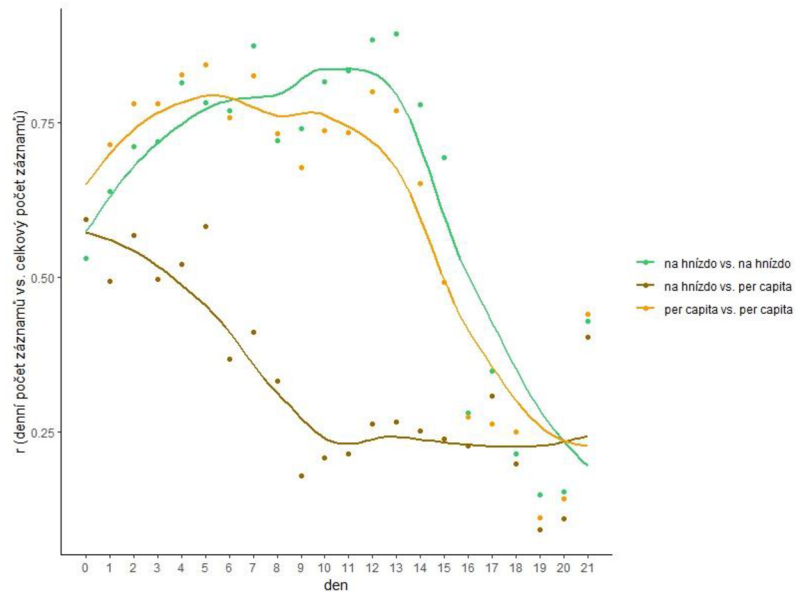


2021:



2022:





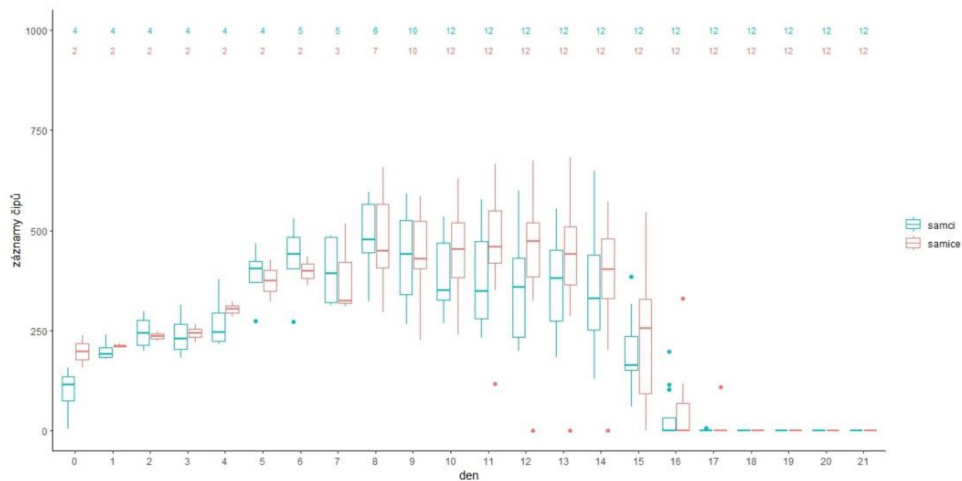
Příloha 2b. Korelace mezi počtem záznamů v jednotlivé dny a celkovým počtem záznamů.

Na ose x je věk mláďat ve dnech, den líhnutí je den 0. Na ose y jsou Pearsonovy korelační koeficienty mezi počtem zákrytů na hnízdo v konkrétní den a celkovým počtem zákrytů na hnízdo za celé sledované období (zelená, tmavě zelený řádek v matici), počtem zákrytů přepočítaným na jedno mládě a celkovým počtem zákrytů na jedno mládě za sledované období (oranžová, tmavě oranžový řádek v matici) a počtem zákrytů na hnízdo v jednotlivé dny a celkovým počtem zákrytů na mládě (hnědá, hnědý řádek v matici). N vzorku v každém dni = 50.

Příloha 3.

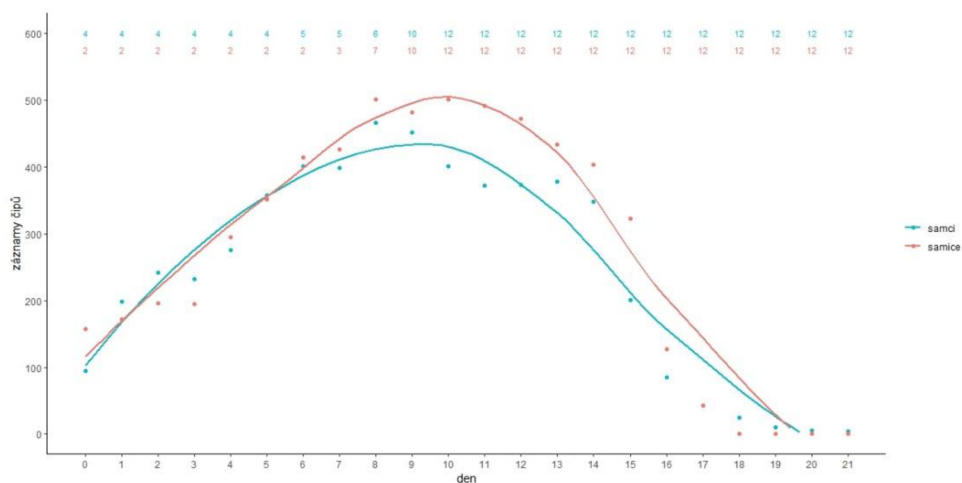
Frekvence krmení v závislosti na věku mláďat a pohlaví rodičů počítaná na datech z budek, kde byli sledováni oba rodiče

Stejně jako u celkových dat, i na datech z budek, kde byli sledováni oba rodiče, byl průměrný počet záznamů čipů samců a samic do pátého dne téměř totožný s mírnou převahou v počtu záznamů samic. Následně až do vyvedení (17. den) převažovaly záznamy samic (příloha 3a, 3b). Také vztah mezi přežíváním a rodičovskou investicí se ukázal obdobný jako na celkových datech (příloha 3c)



Příloha 3a. Průběh krmení v závislosti na pohlaví rodičů

Osa x znázorňuje stáří mláďat, den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou absolutní počty záznamů čipů dospělců. Pohlaví rodičů je odlišené barevně. N vzorku, tj. počet hnízd s oběma rodiči, na kterých byl měřen počet záznamů daný den, je v horní části grafu.

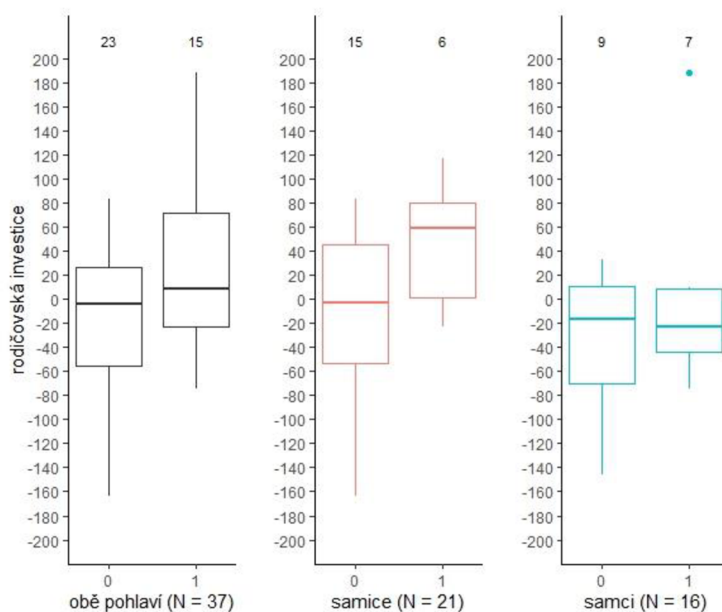


Příloha 3b. Průměrné krmení v závislosti na pohlaví rodičů

Osa x znázorňuje stáří mláďat, den 0 je den líhnutí. Na ose y jsou průměry absolutních počtů záznamů čipů dospělců. Pohlaví rodičů je odlišené barevně. N vzorku, tj. počet hnízd s oběma rodiči, na kterých byl měřen počet záznamů daný den, je v horní části grafu.

Přežívání dospělců počítané na datech z budek, kde byli sledováni oba rodiče.

Při testování vztahu mezi přežíváním dospělců v závislosti na pohlaví a jejich investicí do potomků se i na datech z budek, kde byli sledováni oba rodiče, ukázal silnější vztah u samic ($t = -1,813$; $df = 9,503$; $p = 0,102$; konfidenční interval: $-135,728$ – $14,433$) než u samců ($t = 0,589$; $df = 3,637$; $p = 0,590$; konfidenční interval: $-66,943$ – $101,219$). Průměrná investice samic v kategorii *přežila* (30,084) byla větší, než průměrná investice samců v kategorii *přežil* (-41,450). Stejně tak průměrná investice samic v kategorii *nepřežila* (-30,564) byla větší, než investice samců v kategorii *nepřežil* (-24,362).



Příloha 3c. Vztah mezi rodičovskou investicí a přežíváním pouze na datech z hnízd, kde byli sledováni oba rodiče

Osa x znázorňuje kategorie *nepřežil* (0) a *přežil* (1). Na ose y je rodičovská investice jako průměr rozdílů krmení v jednotlivých dnech od průměrného krmení ten den. N vzorků obou kategorií je v horní části grafu.