

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



**Inkubační rytmy běžných druhů pěvců
hnízdících na území ČR**

Bakalářská práce

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

Bakalant: Guzal Azizova

2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Guzal Azizova

Environmentální vědy
Aplikovaná ekologie

Název práce

Inkubační rytmy běžných druhů pěvců hnízdících na území ČR

Název anglicky

Incubation rhythms of common songbirds breeding in Czechia

Cíle práce

Cílem práce je důkladná rešerše literárních údajů o vybraných charakteristikách inkubačního chování vybrané skupiny ptáků. Výstupem bude nejen shrnutí obecných patrností inkubačního chování vybraných druhů, ale především zhodnocení dostupné evidence a vytipování největších mezer v poznání daného tématu.

Metodika

Bude proveden důkladný a systematický sběr údajů, především za použití volně dostupné databáze Google Scholar. Sběr bude zahrnovat přesně domluvený protokol (použitá hesla, počet prošlých výsledků, seznam vyhledávaných druhů). Veškeré relevantní informace budou shromažďovány v systematické tabulce a následně statisticky vyhodnoceny.

Doporučený rozsah práce

25 stran

Klíčová slova

Pěvci, rodičovská péče, inkubační rytmy, inkubační teplota

Doporučené zdroje informací

Bulla, M. et al., Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds, *Nature*, 540 (7631), 109

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

Chalfoun, A., & Martin, TE, Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis, *Animal Behaviour*, 73 (4), 579-585, 2007.

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Martin Sládeček

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 4. 9. 2019

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 9. 9. 2019

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 20. 03. 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením svého školitele Mgr. Martina Sládečka. Uvedla jsem všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala. Také prohlašuji, že se tištěná verze shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne 28.06.2020

Podpis:

Poděkování:

Rada bych poděkovala svému školiteli Mgr. Martinu Sládečkovi, za cenné rady, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích a vypracování bakalářské práce. V neposlední řadě patří obrovské poděkování mé rodině a přítelovi, bez jejichž podpory a pomoci by práce nemohla vzniknout.

Abstrakt:

Rodičovská péče u ptáků je jednou z nejzajímavějších a nejdokonalejších v živočišné říši. Klíčovým procesem v jejich reprodukci je inkubace vajec. Inkubace je velmi proměnlivý a variabilní proces, variabilitu můžeme najít, jak mezi druhy, tak mezi jedinci stejného druhu.

Tato bakalářská práce je literární rešerší odborných článků a knih zabývajících se inkubačním chováním pěvců (*Passeriformes*). Jejím účelem je definovat a popsat obecné patnosti inkubačního chování druhů pěvců, kteří pravidelně hnízdí v České republice a zhodnotit úroveň znalostí a kvalitu evidence v této oblasti.

Většina pěvců využívá uniparentální typ inkubace, kde nejčastěji inkubuje jenom samice, která během dne několikrát opouští hnízdo. Vzhledem k jejich malé velikosti jsou nuceny dělat krátké a časté inkubační přestávky pro doplnění ztracené energie.

Pěvci mají velmi variabilní inkubační chování. U některých druhů můžeme nalézt dokonce i několik inkubačních systémů vedle sebe. Tuto variabilitu můžeme nalézt ve všech charakteristikách inkubačního chování, od inkubačního rytmu až po inkubační teploty. Obrovskou variabilitu můžeme najít v inkubační přítomnosti u pěvců, která se může pohybovat v rozmezí od 48 % až 95 %. Inkubační úseky se mohou pohybovat v rozmezí od 3 minut až do 145 minut a inkubační přestávky v rozmezí od 1 minuty až do 25 minut. Všechny tyto proměnné jsou ovlivněny druhem, typem inkubace (uniparentální, biparentální), povětrnostními podmínkami a mnoha dalšími faktory.

Celkem bylo dohledáno na 42 odborných článků obsahujících relevantní informace pro 45 druhů českých pěvců. Nejvíce byly probádány a popsány typy inkubací a inkubační rytmy u uniparentálních druhů. Naopak záznamy o inkubační teplotě jsou těžko dohledatelné. Většina studií používala malé velikosti vzorku – například sledovaly pouze jedno hnízdo po dobu jen čtyř hodin, což nám neumožňuje podchytit všechny typické projevy variabilního inkubačního chování u pěvců.

Klíčová slova: Pěvci, rodičovská péče, inkubační rytmy, inkubační teplota.

Abstract:

Birds have one of the most interesting and perfect parental care in the animal kingdom. The key process in their reproduction is egg incubation. Incubation is a very variable process; variability can be found both between species and between individuals of the same species.

This bachelor's thesis is a literature research of academic articles and books dealing with the topic of incubation behavior of songbirds (*Passeriformes*). Its purpose is to define and describe the general characteristics of the incubation behavior of songbird species that regularly nest in the Czech Republic and also try to determine the extent of insufficiently researched topics in this area and the problem of finding information on them.

Most songbirds use a uniparental type of incubation, where at most cases often only female incubates, who leaves the nest several times during the day. Due to songbirds' small size, they are forced to take short and frequent incubation breaks to replenish lost energy.

Songbirds have very variable incubation behavior. Some species even have several incubation types at the same time. This variability could be found in all incubation characteristics, from incubation rhythm to incubation temperatures. There is a huge variability in the incubation constancy, which can range from 48 % to 95%. Incubation bout can range from 3 minutes to 145 minutes and incubation recess from 1 minute to 25 minutes. All these variables are influenced by species, type of incubation (uniparental, biparental), weather conditions and many other factors.

A total of 42 articles containing relevant information for 45 species of Czech songbirds were found. The most described parameters were types of incubation and incubation rhythms. Vice versa records of incubation temperature are difficult to find. Most of the studies used small sample sizes - for example, they followed only one nest for only four hours, which does not allow us to capture all the typical manifestations of variable incubation behavior in songbirds.

Keywords: Incubation, parental care in birds, incubation rhythm in birds, incubation temperature.

Obsah

1. Inkubace u ptáků	1
1.1. Faktory formující inkubační péči	1
1.1.1. Hnízda	1
1.1.2. Predace hnízd	2
1.1.3. Povětrnostní podmínky	3
2. Typy inkubace.....	4
2.1. Biparentální typ inkubace.....	4
2.2. Uniparentální typ inkubace	5
3. Možnosti, jak popsat inkubační péči.....	7
3.1. Inkubační rytmus	7
3.2. Inkubační přítomnost.....	9
3.3. Délka inkubační periody	10
3.4. Inkubační teplota	11
4. Metody výzkumu inkubace.....	13
4.1. Přímé pozorování	13
4.2. Video-záznamy.....	14
4.3. Dataloggery	15
4.3.1. Telemetrická vejce	15
4.3.2. Technologie RFID.....	16
4.3.3. Záznam radioaktivity z radioaktivních kroužků	17
5. Inkubace u pěvců	17
6. Cíle.....	19
7. Metodika	19
8. Výsledky	21
8.1. Znalost inkubace českých pěvců	21
8.2. Inkubace českých pěvců	22
9. Diskuse.....	26
9.1. Flexibilní inkubační chování u pěvců	26
9.2. Inkubační rytmy	27
9.3. Míra znalosti v oblasti	28
10. Literatura	31
11. Přílohy.....	39
11.1. Kompletní tabulka.....	39
11.2. Typ inkubace.....	51

1. Inkubace u ptáků

Rodičovská péče u ptáků je jednou z nejzajímavějších a nejdokonalejších v živočišné říši. Klíčovým procesem v reprodukci ptáků je inkubace. Reprodukce u ptáků je extrémně konzervativní, přičemž převážná většina z 8900 druhů používá k inkubaci přímý kontakt mezi rodičem a vejcem (Deeming 2002).

Inkubační proces, ale neprobíhá u všech druhů ptáků. Můžeme nalézt i výjimky, například u ptáků z tropické čeledi Tabonovitých (*Megapodidae*), kteří pro inkubaci vajec využívají teplo generované mikrobiálním rozkladem, namísto tepla vytvářeného vlastním tělem. Většina ptáků z této čeledi využívá hluboké jámy dosahující hloubky až 4 metrů, v nichž vytváří takzvaný inkubátor. V něm se za pomoci tlející rostlinné hmoty udržuje konstantní teplota, kterou samec zajišťuje soustavným vyhrabáváním již vychladlé hmoty a nahrnováním čerstvé (Harris et al. 2014).

Charakteristickým znakem rodičovské péče u ptáků je vysoký podíl samčí péče. Samci se podílejí na rodičovské péči u více než 90 % ze všech existujících druhů ptáků, ale musíme podotknout, že zdaleka ne všichni z nich inkubují. Pro srovnání můžeme uvést fakt, že jenom u 5 % druhů savců samci přispívají k rodičovské péči. Ještě vzácnější je otcovská péče u plazů. Jak původ pomoci sameců na péči, tak i celkový systém rodičovské péče předků ptáků, zůstává neobjasněný (Varricchio et al. 2009).

1.1. Faktory formující inkubační péči

1.1.1. Hnízda

Ptačí hnízda se vyznačují vysokou mírou variability. Hnízda můžeme roztrdit podle velikosti, stavebního materiálu, struktury, umístění a v neposlední řadě i jejich tvaru (Deeming 2002). Hnízda můžeme nalézt na nejrůznějších místech, jak v korunách či dutinách stromů, tak i na zemi v trávě, ve stěnách, a dokonce i na vodě (Hansell 2000).

Proces samotné výstavby hnízda je časově a fyzicky velice náročný a zahrnuje několik základních úkonů, počínaje výběrem vhodného místa pro stavbu hnízda, přes volbu dostupného materiálu pro stavbu a konče samotnou stavbou. Materiál můžeme rozdělit podle původu na živočišný a rostlinný (Hansell 2000). Dále existují i další materiály, které ptáci nevyužívají tak často jako je kravský hnůj, či syntetické

materiály, například vlákna z koštěte a z koberce, která běžně používají sýkory (Deeming 2002). Mezi živočišné materiály se řadí slinný sliz, používaný k výstavbě hnízda především čeledí rorýsovitých (*Apodidae*) nebo samotné peří rodičů.

Tady musíme upozornit na to, že i přes velkou variabilitu ve struktuře hnízd a použitém stavebním materiálu u různých druhů ptáků, zůstávají základní parametry mikroklimatu uvnitř hnízda v podstatě stejné u všech druhů. Příkladem tomu může být průměrná teplota vajec, která se pohybuje uvnitř hnízda kolem 34°C se směrodatnou odchylkou $\pm 2,3^{\circ}\text{C}$ (Huggins 1941).

Hnízdní mikroklima hraje velkou roli v přežití embryí a růstu mláďat a také je zároveň jedním z nejvíce prostudovaných aspektů v reprodukci ptactva. Mikroklima hnízda se skládá z několika základních faktorů, které jsou důležité pro zajištění úspěšného procesu inkubace a musejí být během inkubace v hnízdě splněna. Těmito faktory jsou teplota, vlhkost a složení okolního vzduchu (Deeming 2002). Teplotu hnízda může zajišťovat jeho struktura, která se může lišit i v závislosti na době hnízdění. Například jedinci z druhu medosavky žlutochocholaté (*Lichenostomus melanops cassidix*), kteří začínají hnízdit brzo na jaře, kdy je nejchladnější počasí, stavějí objemná hnízda. Jedinci stejného druhu hnízdící později mají obvykle tenčí hnízda (Franklin 1995). Nebo například trupiál baltimorský (*Icterus galbula*), hnízdící v lokalitách s vysokými květnovými teplotami, staví dobře izolovaná hnízda, aby zabránil zvýšení riziku přehřátí vajec (Schaefer 1980).

1.1.2. Predace hnízd

Nejvýznamnějším prvkem selekce v přírodě je predace. Predace formuje evoluční vztahy v mnoha systémech včetně ptactva (Caro 2005). Období reprodukce, během kterého jsou ptáci vázáni ve většině případů na konkrétní místo, kterým je hnízdo, je kritickým obdobím v jejich životním cyklu. Selektivní tlaky působící během tohoto období do značné míry modulují jejich biologii (Ibáñez-Álamo et al. 2015). Přírozený výběr by měl zvýhodňovat ty jedince, kteří si zvolili takové stanoviště nebo společenstvo, které snižuje riziko predace hnízda (Martin 2007). Způsob, kterým ptáci získávají informace o riziku predace v určité lokalitě je stále předmětem výzkumu.

Riziko predace značně ovlivňuje inkubační strategii ptáků. Druhy, které spoléhají na krycí zbarvení svého těla snižují aktivitu v blízkosti hnízda, protože

jakákoliv aktivita může pomoci odhalit potenciálním predátorům polohu hnízda. U těchto druhů je tedy výhodnější menší počet střídání partnerů a delší inkubační úseky. Takováto strategie snížené aktivity však není vhodná pro ptáky, kteří jsou při sezení na hnízdě jasně viditelní. Ptáci těchto druhů spoléhají na aktivní anti-predátorskou strategii, včetně toho, že mají partnera hlídajícího predátory. Tyto druhy mají obvykle sníženou inkubační přítomnost, protože opouští hnízdo předtím než je predátor objeven a zaútočí na něj (Bulla et al. 2016).

Existuje ještě několik způsobů, které by mohly pomoci ptákům zabránit predaci hnízda. Prvním a nejdůležitějším je, jak již bylo řečeno, správný výběr lokality pro hnízdění. Ptáci podle nepřímých a blízkých akustických signálů predátora, mohou rozhodnout, jestli je tato lokalita vhodná pro rozmnožování se nebo ne. Například na zemi hnízdící pěvci odposlouchávají komunikační volání čipmanků (*Tamias striatus*), a vybírají místa s nejnižší hustotou jejich nor (Emmering a Schmidt 2011). Druhy citlivé na hnízdní predaci mohou hnízdit v blízkosti agresivních druhů nebo predátorů, kteří snižují míru predace a tím jim poskytují ochranu. Kromě toho tyto „ochránce“ mohou včas varovat před výskytem dalších predátorů a zvyšují šance na přežití hnízda. Nejčastěji „chráněnými“ druhy bývají ptáci z řádu vrubozobých (*Anseriformes*), dlouhokřídlých (*Charadriiformes*) a pěvců (*Passeriformes*), kteří využívají ptáky z řádu sokolovitých (*Falconiformes*) jako ochrance (Quinn a Ueta 2008).

1.1.3. Povětrnostní podmínky

Kolísání počasí má za následek zvýšení starání se rodičů o správné inkubační podmínky a tím o možnost následného ovlivnění embryonálního vývoje a reprodukčního úspěchu (Conway a Martin 2000).

Účinky povětrnostních podmínek mohou ovlivnit energetické náklady rodiče, protože nižší okolní teploty vyžadují častější a delší inkubační přestávky pro získávání přiměřených zdrojů energie a udržování tělesné kondice (Smith et al. 2013). Coe a kolektiv zkoumali inkubační chování vlaštovky stromové (*Tachycineta bicolor*) pomocí testování modelu závislosti celkového počtu inkubačních přestávek (*off-bouts*) na okolní teplotě, srážkách a jejich interakci. Zjistili, že interakce mezi okolní teplotou a srážkami byla silně propojená s chováním inkubující samice. Předpokládaný počet inkubačních přestávek byl větší, když okolní podmínky byly teplé a mokré nebo

studené a suché. Nejnižší naopak byly při teplých a suchých okolních podmínkách (Coe et al. 2015).

2. Typy inkubace

U inkubujících druhů, můžeme inkubaci rozdělit na dva základní typy. Na uniparentální inkubaci, při které inkubuje pouze samotná samice či samec. A na biparentální inkubaci, při níž se v inkubaci střídají oba rodiče.

Biparentální typ inkubace převládá u 80 % čeledí „nepěvců“ a je nejčastější formou péče u bahňáků (Bulla et al. 2016). Uniparentální péče, kde inkubuje jenom samice převládá u více než 37 % čeledí ptáků, v případě inkubujícího samce je to jenom u 6 % čeledí (Deeming 2002). Důležité je také si uvědomit, že inkubační systém není pevnou vlastností druhu a že u řady druhů můžeme nalézt více inkubačních systémů vedle sebe.

2.1. Biparentální typ inkubace

Ve chvíli, kdy se o snůšku starají oba dva rodiče, tento stav označujeme jako biparentální péče. Různé doklady označují tento typ rodičovské péče jako evolučně původní a teoretické úsilí je soustředěno na hledání způsobu vysvětlení, jak se z ní mohla vyvinout uniparentální péče (Skutch 1957; Wesolowski 1994).

Biparentální péče má řadu výhod. Mezi ty hlavní patří neustálá inkubační přítomnost rodičů zabraňující predaci v hnízdě a dále také zmírňující kolísání teplot samotných vajec. Poslední je zvláště důležitá pro mořské druhy ptáků, které jsou nuceny hledat potravu ve velké vzdálenosti od jejich hnízdiště (White a Kinney 1974). Inkubující samec umožňuje samici prodloužit dobu hledání potravy a slouží jako odstrašující prostředek proti intra-specifickým parazitům nebo konkurenčním samcům (Bartlett et al. 2005). Příspěvek samce v inkubaci můžeme také spojit s lepším inkubačním výkonem. Například u špačka obecného (*Strunus vulgaris*) lze pozorovat kratší inkubační periody s vyšší úspěšností vylíhnutí mlád'at a jejich hmotností. Oproti hnízdům, kde samice inkubovaly samy bez pomoci samců (Reid et al. 2002)

U druhů, kde se oba rodiče starají o potomstvo často dochází ke konfliktu v rozdělení práce mezi samcem a samicí. Každý jednotlivec má omezené zdroje, které rozděluje mezi reprodukci a péči o sebe sama. Pro zvýšení úspěšnosti celoživotního

reprodukčního cyklu jedince, musí jedinec vynaložit právě takové množství energie, kterou maximalizuje současný pokus o rozmnožování, ale zároveň ne takovou, kterou by mohl ohrozit budoucí reprodukci. Proto každý rodič chce, aby jeho partner odvedl více práce (Stearns 1992). Na druhou stranu bylo zjištěno, že ani jeden z rodičů nebude chtít snížit své úsilí natolik, aby jeho partner vzdal pokus o rozmnožení (Jones et al. 2002).

Inkubační péče je ale velmi flexibilní a řada druhů je schopná pokračovat v inkubaci i po opuštění partnera. A biparentální inkubace se transformuje v uniparentální. Někteří opuštění jedinci mohou pokračovat v inkubaci jakoby byl jejich partner stále přítomen, což znamená, že inkubují jenom ve „svých“ časových úsecích a ponechávají hnízdo v době, kdy jejich partner obvykle inkuboval, prázdné. Další jedinci upravují svůj inkubační rytmus - nepřetržitě inkubují během chladného počasí (například v noci) a během teplejší části dne střídají inkubaci s krátkými přestávkami na krmení (Bulla et al. 2017).

2.2. Uniparentální typ inkubace

V případě uniparentální péče, po dobu inkubace sedí jen samec nebo nejčastěji jen samice. Rodič během inkubace může udělat jednu dlouhou nebo několik krátkých přestávek za den.

U druhů, kde inkubuje jenom jeden z rodičů, si ptáci musí vybírat lokality bohaté na potravu, aby minimalizovali konflikt mezi svoji inkubační přítomností a časem hledání potravy. Když rodič tráví příliš hodně času mimo své hnízdo, se může snížit reprodukční výkon, ale na druhou stranu zkrácení doby krmení může ohrozit přežití rodiče a tím i jeho současné a budoucí schopnosti k rozmnožování (Tulp a Schekkerman 2007).

Existuje také možnost příkrmování inkubující samice samcem. Například, samci z čeledi zoborožcovitých (*Bucerotidae*) nebo někteří dravci zajišťují veškerou stravu samic během inkubace, díky čemuž samice nemusí dělat inkubační přestávky a může být pořád přítomná na hnízdě (Kendeigh 1952). U různých jiných druhů ptáků samec pravidelně krmí inkubující samici, ale ta stejně opouští hnízdo pro hledání potravy. Některé samice z řady pěvců, dravých ptáků a samice z čeledi zoborožcovitých (*Bucerotidae*) jsou zcela závislé na inkubačním krmení (Kendeigh 1952; Verbeek

1972; Poulsen 1970). Intenzita inkubačního krmení se odlišuje u různých druhů a může být ovlivněna řadou faktorů, jako je například okolní teplota, denní doba a velikost snůšky (Conway a Martin 2000; Kendeigh 1952). Matysioková a Remeš ve své studii zkoumali inkubační krmení u sýkory koňadry (*Parus major*), zástupci tohoto druhu jsou obvykle monogamní. Zjistili, že intenzita krmení samice samcem klesala obvykle s vyšší okolní teplotou nebo také ke konci dne. Samec také snižoval intenzitu krmení se stoupajícím věkem snůšky (Matysioková a Remeš 2010). Dostatek potravy na lokalitě hnízdění hraje také nemalou roli. Bylo zjištěno, že samec lejsčička žlutého (*Eopsaltria australis*) přikrmoval samici častěji v místech s vysokým dostatkem potravy, to samé potvrdila i výše uvedená studie o sýkoře koňadře (Zanette et al. 2000; Matysioková a Remeš 2010). Inkubační krmení má svoje výhody i nevýhody. Na jednu stranu inkubační krmení zvyšuje inkubační přítomnost a tím pádem se zkracuje i inkubační doba snůšky. Na druhou stranu aktivita samce vedle hnízda může zvýšit riziko predace (Zanette et al. 2000).

Naopak přikrmování inkubujícího samce samicí zatím nebylo řádně zdokumentováno (Deeming 2002). Například samec emu hnědého (*Dromaius novaehollandiae*), který nemá možnost přikrmování samicí, ztrácí během inkubace většinu své váhy, protože musí být na vejcích nepřetržitě přítomen (Dawson 1989).

Navzdory nízkým okolním teplotám během období rozmnožování, uniparentální inkubace je překvapivě běžnou strategií u některých druhů čeledi slukovitých (*Scolopacidae*), kteří hnízdí v otevřené arktické tajze a tundře. Ve čtyřech rodech této čeledi uniparentální typ inkubace mají 10 z 22 arktických druhů, zatímco jenom 2 z 17 subarktických druhů nebo druhů hnízdících v mírném pásmu ze stejné čeledi slukovitých používají tento typ inkubace (Cantar a Montgomerie 1985).

Inkubační péče může být značně variabilní, i když inkubuje pouze samice. Jedním z takových příkladů samičí péče je linduška luční (*Anthus pratensis*), která inkubuje vejce sama. Její průměrná inkubační přítomnost byla 77.2 %, a inkubační úsek obvykle trval v průměru 19.7 minut. Linduška dělala v průměru 42 inkubačních přestávek s průměrnou délkou 5.5 minut. Ne všichni samci přikrmovali samice, ve studii Kovaříka a kol. (2009) zaznamenali jenom 4 samce z 18, kteří přikrmovali samice jednou denně (Kovařík et al. 2009). Samice rehka domácího (*Phoenicurus ochruros*) má výrazně menší inkubační přítomnost než linduška, a to

jenom 48.8 %. Její inkubační úsek trval v průměru 15.8 minut a inkubační přestávka byla v průměru 9 minut (Lu et al. 2011).

Ve většině případů uniparentální péče samec opouští samici a ta pokračuje v inkubaci sama, samci těchto druhů jsou obvykle polygamní. Ale existuje několik příkladů, kde genderové role jsou „obracené“, a to polygamní samice opouští samce, který se v tuto chvíli musí postarat o snůšku. A to je, například emu hnědý (*Dromaius novaehollandiae*), nandu pampový (*Rhea americana*), kivi jižní (*Apteryx australis*) nebo pisík americký (*Tringa macularia*) (Owens 2002). Kiviové a emové jsou monogamní a inkubují vejce pouze od svojí partnerky. Na rozdíl od nich polygynní samci pštrosa a nandu mohou inkubovat vejce od několika polyandrických samic, které kladou vejce do několika samčích hnízd (Ligon 1999). Pro samice kasuárů přílbového (*Casuarus casuarius*) také končí rodičovské povinnosti snesením vajec. Všechnu ostatní péči zastane otec. Zahřívá vejce, hlídá je a obrací, přičemž až do jejich vylíhnutí nepřijímá potravu. Inkubační perioda u kasuárů je v průměru 52 dní (Moore 2007).

Jedním z příkladů uniparentální inkubace realizované jenom samcem je nandu pampový (*Rhea americana*). Nandu má poměrně dlouhou inkubační periodu a to v průměru 42 dnů. Záznamy teplot vajec ukázaly, že samec trávil 97.5 % svého času inkubací a jeho inkubační přestávky trvaly v průměru 20.5 minut (Reboreda a Fernández 2003).

V uniparentálním typu inkubace existuje ještě jeden zvláštní systém, kde se na inkubaci podílí oba dva rodiče, a to na oddělených hnízdech. Jedná se o párovací systém zvaný „double clutching“. Tento systém má, například orebice rudá (*Alectoris rufa*), kulík pastvinný (*Charadrius montanus*) nebo jespák šedý (*Calidris temminckii*). U těchto druhů samice naklade vejce do dvou hnízd a oba rodiče inkubují současně, samec se stará o první snůšku a samice o tu druhou (Goodwin 1953; Skrade a Dinsmore 2013; Breiehausen 1989).

3. Možnosti, jak popsat inkubační péči

3.1. Inkubační rytmus

Inkubační rytmus (*incubation rhythm; on-, off-bouts*) lze definovat jako sled inkubačních úseků (fáze, kdy je hnízdo nepřetržitě inkubováno) a inkubačních

přestávek (časový úsek, po který je hnízdo opuštěno). U biparentálních druhů formuje inkubační rytmus střídání inkubačních úseků samce a samice se specifickou délkou periody (cyklus vysoké a nízké pravděpodobnosti inkubace rodičů) (Bulla et al. 2016). Během inkubačního úseku je pták kvůli udržování stálého kontaktu mezi vejci a tělem velmi omezen ve svém chování. V principu dospělec jenom sedí na vejcích a je schopen vykonávat pouze činnosti spojené s hnízdem, může odpočívat, spát nebo otáčet vejce. Během inkubační přestávky ptáci obvykle odhánějí predátory nebo hledají potravu, aby doplnili energii, kterou ztrácejí inkubací (Deeming 2002).

Existuje značná mezidruhová variabilita v počtu a délce inkubačních úseků a přestávek. Variabilitu můžeme najít jak mezi druhy, tak mezi jedinci stejného druhu. Inkubační rytmus závisí na velikosti druhu, protože větší druhy vyzařují méně tepla než ptáci menších druhů a vycházíme-li z této predikce můžeme tvrdit, že délka inkubačních úseků je u ptáků větších druhů delší (Bulla et al. 2016). Druhy pěvců, u kterých inkubuje pouze samice, mají malá vejce a dělají přestávky s průměrnou délkou 10 minut třikrát za hodinu (Conway a Martin 2000). Naopak ptáci z čeledi vrubozobých mají větší vejce a mají i delší inkubační přestávky, které trvají v průměru hodinu, a pták opouští hnízdo průměrně třikrát za den (Afton a Paulus 1992).

Významnou variabilitu v inkubačních rytmech ptactva také vysvětluje hnízdní predace, a to především u výše zmíněných pěvců, které vyvinuli inkubační strategii s dlouhými inkubačními úseky a také i dlouhými přestávkami. Pomocí této strategie ptáci minimalizují svoji aktivitu, která by mohla přilákat predátora (Klimczuk et al. 2015). Dalším vysvětlujícím faktorem je geografické rozšíření. Například druhy, které hnízdí v chladném podnebí mají obvykle kratší inkubační přestávky než ty, co hnízdí v teplejších oblastí. To jim pomáhá zabránit ochlazení vajec pod fyziologickou nulovou teplotu. Tyto druhy kompenzují krátké inkubační přestávky tím, že dělají je častěji (Conway a Martin 2000).

V případě biparentální inkubace počítáme i rychlost střídání partnerů (*incubation shift, incubation bout, incubation changeovers*). Někdy se počítá jako délka sezení jedince na hnízdě, jindy jako čas, po kterém se partneři střídají. Jespáci srostloprstí (*Calidris pusilla*), kteří mají délku inkubačního úseku v průměru 11.5 hodin se v 84.6 % (n = 162 střídání) případů střídali během jedné minuty (Cresswell et al. 2003).

Biparentální pěvci mají velmi krátké inkubační úseky, a proto mají i vyšší rychlost střídání partnerů. Například vrabec domácí (*Passer domesticus*) má délku inkubačního úseku po kterém se partneři obvykle střídají v průměru 11.5 minut (Bartlett et al. 2005). Oproti tomu tučňáci kroužkoví (*Pygoscelis adeliae*), mohou sedět na hnízdě i několik týdnů. Délka první inkubační přestávky po naklazení vajec u samice tohoto tučňáka na ostrově Torgersen v Antarktidě trvala v průměru 8 až 10 dní. Celou dobu její absence inkuboval jenom samec (Vleck et al. 2000).

3.2. Inkubační přítomnost

V inkubačním procesu hraje významnou roli tzv. „inkubační přítomnost“ (*incubation attendance, nest attendance, incubation constancy*), která se zpravidla odvozuje z inkubačního rytmu. Tímto termínem označujeme dobu, respektive procento času, kterou rodič věnuje veškerou svoji péči inkubaci vajec.

U druhů využívajících uniparentální péči je procento času stráveného inkubací dosti různorodé a může se lišit v závislosti na velikosti ptáků, která určuje schopnost nashromáždění dostatečné energetické rezervy. V případě inkubace vajec s hmotností od 1 do 10 gramu je průměrná hodnota času v hnízdě přibližně 75%, přičemž se pohybuje v rozmezí 50 až 100%. Naproti tomu, druhy s biparentální péčí mají procento času, stráveného inkubační přítomností u stejné hmotnosti vajec vyšší, obvykle dosahující k 95% při obecném rozmezí 80 až 100 % (Deeming 2002). U biparentálních druhů, nehledě na signifikantní pozitivní korelaci, hmotnost vejce má poměrně malý vliv. V případě uniparentální péče, kde inkubuje jenom samice byla zaznamenána vysoce signifikantní pozitivní korelace a pro vejce s hmotností 10 gramů byla střední hodnota inkubační přítomnosti v rozmezí 70 a 80 %. To je o 20 % nižší, než u druhů s biparentální péčí se stejnou hmotností vajec (Deeming 2002). Na druhou stranu inkubační přítomnost je ale u řady druhů značně variabilní v rámci hnízda i mezi hnízdy (Skutch 1962).

Inkubační přítomnost je také ovlivněná typem hnízda, okolní teplotou, lokalitou hnízdění daného druhu a v neposlední řadě také možností příkrmování samcem v průběhu inkubace (Deeming 2002). Například pro zachování optimální inkubační teploty, důležité pro správný vývoj zárodku při nízkých okolních teplotách nebo také během deště samice zvyšují svoji inkubační přítomnost (Afton 1980). U druhů, kde

samec zajišťuje příkrmování samic nebo u druhů hnízdících v lokalitách s hojností potravy se procento inkubační přítomnosti ještě zvyšuje (Matysioková et al. 2011).

U tropických druhů ptáků je inkubační přítomnost obecně nižší než u ostatních druhů, a to nejvíce během prvních týdnů inkubace. Například celková přítomnost mravenčíka kaštanovohřbetého (*Myrmeciza exsul*) v hnízdě byla během prvního inkubačního týdne jenom 40 %. Existuje teorie která říká, že tento fakt je ovlivněn vysokou predací v tropických oblastech. Ptáci nechávají svá hnízda v místech s pravděpodobným výskytem vysoké predace naoko opuštěná, aby zjistili, zda hnízdo přežije první týden a jestli je jimi vybrané umístění pro hnízdění bezpečné. Pokud hnízdo přežije první týden, tak má pak smysl investovat čas a energii do inkubace vajec. Inkubační doba se postupně zvyšuje od konce prvního týdne do třetího týdne, podle toho jak se přibližuje čas líhnutí (Rompré a Robinson 2008). Další teorie tvrdí, že nízká inkubační přítomnost v tropech může být spojena s nedostatkem dostupné potravy. Chalfoun a Martin (2007) zkoumali inkubační přítomnost prunii skvrnitě (*Prinia maculosa*) v Jižní Africe. Samice tohoto druhu pěvců inkubují vejce samy, přičemž příkrmování samcem je obvykle minimální. Ornitologové rozdělili hnízda na dvě skupiny, na kontrolní a experimentální, kde bylo zajištěno příkrmování samice. Takovým způsobem zjistili, že inkubační přítomnost experimentálních samic byla o 8 % vyšší než u kontrolní skupiny (Chalfoun a Martin 2007).

3.3. Délka inkubační periody

V minulosti došlo ke značnému zmatku ohledně správného způsobu měření délky inkubační periody u ptáků. V některých případech se za inkubační periodu považuje čas, kdy rodič sedí na vejcích. V dalších se počítá od snesení prvního vejce až do jeho vylíhnutí, u jiných od snesení posledního vejce až po líhnutí prvního (Nice 1954). Zmatek spočívá v tom, že první vejce snůšky mohou přijímat některé množství tepla a tím pádem začít svůj vývoj už před dokončením snůšky a zahájením plné inkubace. Vejce mají tendenci se líhnout v tom pořadí, ve kterém byly snesená, ale intervaly mezi líhnutím vajec jsou kratší než intervaly mezi jejich snášením, takže doba, která uplyne mezi snášením vejce a jeho líhnutím, se s každým dalším vejcem ve snůšce snižuje. Z praktických důvodů je nyní obecně dohodnuto, že inkubační perioda by měla být považována za dobu od snůšky posledního vejce až do vylíhnutí

posledního mláděte (Kendeigh 1963). Inkubační perioda je určena rychlostí embryonálního vývoje a ve chvíli její ukončení, se ukončuje i typické inkubační chování rodičů, kteří odted' věnují svoje úsilí krmení mláďat (Skutch 1962).

Variabilita inkubační periody u ptáků je obrovská a může se pohybovat v rozmezí od 11 dní do 90 (Hoyt 1980). Inkubační perioda se může lišit v závislosti na hmotnosti vajec. Například vejce malých pěvců mají inkubační dobu v průměru 11 dní (Skutch 1962), na rozdíl od nich albatros královský (*Diomedea epomophora*) ji má v průměru 78 dní (Waugh et al. 2016). Nejdelší inkubační periodu mají obvykle větší druhy a druhy, hnízdící v tropech (Martin et al. 2007).

3.4. Inkubační teplota

Inkubační teplota je teplota, na kterou se vejce dostane, pokud na něm rodič delší dobu sedí. Je určena tělesnou teplotou inkubujícího rodiče, izolací hnízda, hmotností vajec (ovlivňující rychlost chladnutí vejce), a v neposlední řadě okolními podmínkami (okolní teplota, konvekce tepla, sluneční záření), které vytvářejí gradient pro tok tepla mezi vejcem a prostředím (Carey 1980). Pro správný embryonální vývoj a líhnutí mláďat je nezbytné udržovat teplotu v úzkém rozmezí, vystavení embryí příliš vysokým nebo naopak nízkým teplotám může být smrtelné (Durant et al. 2013). Optimální teplota pro správný embryonální vývoj se obvykle pohybuje zhruba v rozmezí od 30 až do 40°C (Webb 1987). Rodič se vždycky snaží udržovat teplotu vajec v tomto rozmezí, což je velice časově a energeticky náročné. Kvůli tomu vzniká takzvaný trade-off, kdy si rodič musí vybrat jednu ze dvou možností – investicí do embrya a sebe udržováním (Conway a Martin 2000). Huggins zkoumal inkubační teplotu u 37 druhů ptáků a zjistil, že průměrná teplota přirozeně inkubovaných vajec byla 34°C, se středními hodnotami v rozmezí 30°C až 39°C (Huggins 1941). U pěvců se embrya vyvíjejí při teplotě 36 až 40°C, teploty nad 40°C jsou pro ně letální, a při teplotách pod 24 až 26°C se vývoj pozastavuje (Arnold et al. 1987). Ptáci z řádu trubkonosích (*Procellariiformes*) mají nižší inkubační teplotu než pěvci – 32.5°C. Naopak ptáci z řádu vrubozobých (*Anseriformes*) a z řádu dlouhokřídlých (*Charadriiformes*) mají vyšší teplotu pro vývoj embrya v porovnání s trubkonosími (33.8°C a 34.3°C) (Webb 1987).

K udržení stabilní teploty vajec může pomoci kvalitní stavba hnízda, která bude izolovat snůšku od vlivu okolního prostředí (Lombardo et al. 1995). Nebo také některé ptáci mohou přikrývat svá vejce hnízdním materiálem na dobu inkubační přestávky (Webb 1993).

V literatuře existuje pojem „fyziologická nulová teplota“ („Physiological zero temperature“), který definujeme jako teplotu vajec pod kterou se vývoj embrya zastavuje (Deeming a Reynolds 2015). Mnoho autorů se domnívá, že fyziologická nulová teplota pro všechny ptáky je 26°C. Pokud vejce nejsou inkubována, má se za to, že vývoj embryí bude pokračovat pouze tak dlouho, dokud teplota vajec neklesne pod hranici 26°C (Drent 1970; Webb 1987; White a Kinney 1974). Dlouhá doba nepřítomnosti rodiče, během níž teplota vajec klesne pod tuto hodnotu, má za následek zpomalení nebo zastavení embryonálního vývoje a prodloužení inkubační doby s možnými nepříznivými účinky na líhnutí a potomstvo i prodloužení doby expozice predaci (Webb 1987; White a Kinney 1974).

Avšak ptačí embrya jsou mnohem méně odolná vůči přehřátí než ke snižování inkubační teploty. Přehřátí vajec nebo také mláďat může být problémem i v chladném podnebí, jako jsou horská stanoviště, kde sluneční záření může způsobit smrtelné zvýšení teploty (Morton a Carey 1971). Rizika takové smrtelné expozice mohou být zvláště vysoká u druhů hnízdících na zemi. Vystavení vajec běhulíka dvoupruhého (*Rhinoptilus africanus*) přímému slunečnímu záření při okolních teplotách nad 35°C na více než 15 minut má za následek nenávratné zničení vývoje embrya (Maclean 1966).

Velkou roli hraje také zbarvení a barevné skvrny na vejcích. Gomez a kolektiv ve své studii zjistili, že při vystavení vajec přímému slunečnímu záření po dobu 5 minut, tmavá a skvrnitá vejce dosáhla vyšších teplot, než světlejší (Gómez et al. 2016).

V oblasti Saltonského moře v USA stačí vystavit embryo pisily americké (*Himantopus mexicanus*) vysokým teplotám na pouhé 2 minuty a letální konec je nevyhnutelný (Grant 1982). V takových případech dochází k obrácení normálního procesu inkubace a vejce musí být spíše ochlazována než zahřívána inkubujícím ptákem. Existuje několik mechanismů, kterými ptáci mohou zabránit přehřátí vajec. Například ptáci mnoha druhů, hnízdících na zemi pod otevřeným nebem stíní vejce svým tělem. Jedním z těchto druhů je čejka korunkatá (*Vanellus coronatus*), která je

rozšířená především v subsaharské Africe, ta dává přednost nízkým travnatým stanovištím a často se vyskytuje v prostředích s teplým klimatem. Tato čejka zvyšuje procento času stráveného stíněním vajec z 20 % (při teplotě 35-40°C) až na 75 % při zvýšení okolní teploty do 45°C (Ward 1990). Jiný způsob zabránění přehřátí je zkrácení doby mimo hnízdo a namáčení břicha vodou (Grant 1982).

4. Metody výzkumu inkubace

V průběhu minulého století bylo vyvinuto mnoho metod zkoumání inkubačního chování ptáků, které umožnily automatizovat přímé pozorování. V této kapitole se budu zabývat několika metodami výzkumu inkubace a jejich potenciálem pro sběr dostatečné velikosti vzorku. Velikost vzorku je důležitá pro následující zpracování a analýzu dat, protože inkubační péče je často i v rámci jednoho druhu velmi variabilní, což zvyšuje požadavky na značnou velikost vzorku.

4.1. Přímé pozorování

Již od začátku 18.století metoda přímého pozorování umožnila ornitologům dokumentovat a kvantifikovat inkubační proměnné (čas strávený na a mimo vejce během inkubace, inkubační přítomnost a rytmus) (Skutch 1962). Pozorování se prováděla především z úkrytu. Tato metoda umožňuje pozorovateli detekovat nepatrné chování, které může zůstat nezachycené měřicím strojem na dálkové ovládání.

Přímé pozorování se stále využívá, a to především v zemích, kde moderní technologie zůstávají neúměrně drahé a tím pádem i nedostupné (Smith et al. 2015). Jako příklad používání této metody z poslední doby můžeme uvést studii Klimczuka a kolektivu z roku 2015, ve které bylo zkoumáno inkubační chování rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) v Polsku. Toto chování ornitologové zaznamenávali během dvouhodinových pozorovacích cyklů z ukrytu za pomocí dalekohledu (Klimczuk et al. 2015).

Metoda přímého pozorování má i své nevýhody. Jako za jednu z hlavních nevýhod můžeme považovat rušivé vlivy přítomnosti pozorovatele. Díky čemuž může docházet k plašení rodičů a jejich následného opuštění hnízda, což vede ke snižování úspěšnosti líhnutí mláďat (Henson a Grant 2015). Další nevýhodu nalezneme v časové

náročnosti samotného pozorování a ve vysokých nákladech na potřebné vybavení, například pro noční pozorování, z tohoto důvodu probíhá pozorování převážně za denního světla. Kvůli výše zmíněným nevýhodám je velice obtížné sebrání dostatečně velkého vzorku pro následující vyhodnocování dat (Smith et al. 2015).

4.2. Video-záznamy

Foto a video technologie začínají být více a více užitečnými při studiu ekologie hnízdění ptáků. Pokroky ve video technologiích poskytly ornitologům možnost nepřetržitě sledovat volně žijící ptáky v průběhu jejich hnízdního cyklu, aniž by se museli často přibližovat nebo jinak vyrušovat hnízdo dospělého jedince (McQuillen a Brewer 2000). Tato technologie umožňuje shromažďování údajů, které by bylo jinak neuskutečnitelné kvůli logistickým nebo finančním omezením.

Kamery jsou nejčastěji používány ke studiu predátorů hnízd, ekologii krmení a chování dospělých jedinců (Stake a Cimprich 2003; Rompré a Robinson 2008; Smith et al. 2015). Existují různé systémy, které nám umožňují vykonávat video-záznamy, například systémy, které zapisují v reálném čase a time-lapse (časosběr). Videokamera musí mít voděodolný kryt a být dobře zamaskovaná. Existují případy, kdy ptáci opouštěli svoje hnízdo z důvodu přítomnosti videokamer, k tomu obvykle dochází když zařízení bylo instalované v příliš ranné fázi hnízdění (Stake a Cimprich 2003).

Video-záznamy pomáhají zodpovědět na běžné výzkumné otázky, týkajících se rozpoznávání predátora hnízda, rodičovské péče a také hnízdního chování ptáků (Cox et al. 2012). Obvykle kamery zaznamenávají procesy jako je kladení vajec, inkubace, líhnutí mláďat a popřípadě i predace hnízda. Výhodou této metody monitoringu je, že kamery jsou schopny poskytnout informace i o behaviorálních rysech, jako jsou například frekvence otáčení vajec, kterou by bylo jinak velmi obtížné zdokumentovat ve volné přírodě. Nahrávání hnízda na video poskytuje konstantní a velmi spolehlivá data za normálních a extrémních polních podmínek a také vysoce detailní prostředky pro pozorování hnízdního cyklu ptáků (McQuillen a Brewer 2000). Nevýhodou naopak je dlouhé zpracování velkého množství video-záznamů (Pierce a Pobprasert 2007).

4.3. Dataloggery

Datalogger je mikropočítačový systém, který poskytuje vynikající flexibilitu pro přesné zaznamenávání signálů z různých senzorů v programovatelných intervalech. Malá velikost zařízení umožňuje jeho použití v mnoha výzkumných situacích, kde je potřeba získat fyziologické a mikroklimatické záznamy chování různých druhů zvířat. V současné době, díky technologickým pokrokům byly vyvinuty dataloggery, které jsou menší, přesnější a mají větší kapacitu pro ukládání dat a baterie (Hahn et al. 1990).

Dneska se dataloggery úspěšně používají pro určení inkubačního rytmu u ptáků (Deeming a Gray 2016). Datalogger generuje časové úseky měření, pomocí kterých lze zjistit teploty vyskytující se v hnízdě během inkubace. Délka těchto úseků se uvádí od několika sekund až po několik minut. Tyto časové intervaly nám umožňují sledovat frekvenci inkubačních přestávek a dobu přítomnosti rodičů. Přítomnost rodičů můžeme vyzorovat i z porovnání venkovní teploty a teploty uvnitř hnízda, proto se obvykle používají dvě teplotní sondy (jedna uvnitř hnízda a druhá venku). Teplota uvnitř hnízda je mnohem stabilnější než okolní teplota. Absenci inkubujícího rodiče poznáme podle náhlé změny teploty hnízda, která buď klesne, respektive se zvýší v poměru k venkovní teplotě (Hahn et al. 1990).

Výhodou dataloggeru je, že se nastaví pouze jednou, při první návštěvě, a my již návštěvu hnízda nemusíme opakovat (Mougeot et al. 2014). Tato metoda monitoringu také umožňuje studovat účinky disturbancí, jako jsou návštěvy hnízd člověkem, fenologie rozmnožování a přežití hnízda (Schneider a McWilliams 2007).

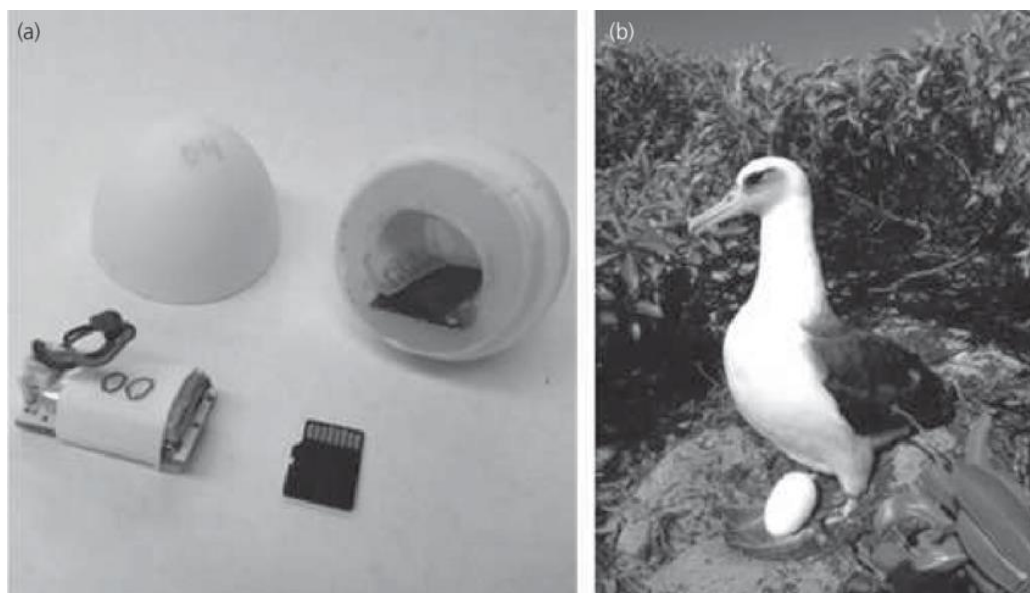
K dnešnímu dni byla vyvinuta celá řada typů dataloggerů, níže popíšu pár nejvyužívanějších z nich.

4.3.1. Telemetrická vejce

Miniaturní telemetrické zařízení může být umístěno uvnitř umělého vejce, díky čemuž je citlivé na teplotu anebo světlo. Tyto zařízení přenášejí data do přijímače pomocí smyčkové antény umístěné nad nebo kolem hnízda nebo skryté pod materiálem hnízda (Eklund et al. 1959; Varney a Ellis 1974). Přijímač je skrytý od hnízda, čímž se minimalizuje rušení inkubujících ptáků (Obrázek 1).

Telemetrická vejce se obvykle používají pro studium inkubačních rytmů a teplot vajec (Smith et al. 2015). Telemetrická vejce bývají vybavena teplotními i polohovými senzory a umožňují nám sledovat jeho současnou polohu v hnízdě (Boone a Mesecar

1989). Tím pádem mají oproti ostatním metodám pozorování výhodu v tom, že mohou sledovat různé parametry, zejména pak četnost otáčení a umístění vajec v hnízdě, bez nutnosti navštěvovat hnízdo (Drent 1970). Tyto vejce umožňují také nepřetržitý sběr dat bez narušení přirozeného chování ptáků. Kromě toho, telemetrická vejce mohou být vybavená akcelometry, které umožňují zaznamenávání změn polohy v krátkých intervalech, což umožňuje zkoumat účinky inkubačního stresu a fázi inkubace podle rychlosti otáčení vajec (Smith et al. 2015).



Obrázek 1: Telemetrické vajíčko obsahující akcelometru, magnetometr a termistor citlivý na teplotu, který se používá ke studiu chování otáčení vajec (Foto: Shaffer S. A.)

4.3.2. Technologie RFID

RFID čipy neboli radiofrekvenční identifikace (Radio Frequency Identification Device) umožňuje unikátní identifikaci jedinců a automatické zaznamenávání přítomnosti označených ptáků na pevně stanovených lokacích. Technologie funguje pomocí bezkontaktní výměny informací mezi transpondérem RFID a RFID čtečkou (Bonter a Bridge 2011). Systém RFID se skládá ze třech základních složek: transpondéru umístěného na těle zvířete, například v kroučcích ptáků, RFID čtečícího zařízení, které interpretuje informace z transpondéru a antény pro vytvoření elektromagnetického pole pro čtení transpondéru (Rajaraman 2017) (Obrázek 2). Zatímco mnoho behaviorálních studií je omezeno malými velikostmi vzorků a terénními posádkami, systém RFID může zaznamenávat záviděnihodné soubory údajů, jako je například několik set návštěv u krmítka ptákem za den (Boisvert a Sherry 2000), zaznamenat 80 000 pohybů tučňáků po moři za tři měsíce (Kerry et al. 1993) nebo poskytnout nepřetržitý 24-hodinový záznam inkubačního chování ptáků během

celého pokusu o rozmnožování (Cresswell et al. 2003). Tento systém je schopen zaznamenat také i neočekávané události, například dokumentace případu kooperativní polyandrie u čeledi rybákovitých, kde se dva samci pářili s jednou samicí, a všichni tři ptáci inkubovali (Sternidae) (Ludwigs 2004).



Obrázek 2: (a) transpondér v kroužku sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*); (b) čtecí zařízení (vlevo) a anténa; (c) vnitřní část čtecího zařízení. Foto: Iserbyt A.

4.3.3. Záznam radioaktivity z radioaktivních kroužků

Neškodné radioaktivní kroužky umožňují provádění mnoho druhů ekologických výzkumů, například určit reprodukční úspěch ptáků nebo sledovat jejich inkubační rytmus, a to bez nutnosti přítomnosti člověka (Lock a Anderka 1985). Systém se v dnešní době už dlouho nevyužívá, ale v minulosti fungoval tak, že se do kroužku ptáka přidával určitý radioaktivní materiál, díky kterému záznamové zařízení, umístěné v blízkosti hnízda mohlo zachytit mírné zvýšení radioaktivity ve chvíli návratu označeného jedince (Griffin 1952). Radioaktivní kroužky jsou extrémně lehké, což je jejich hlavní výhoda při kroužkování živočichů, pak zejména ptáků (Munger a Munger 2017).

5. Inkubace u pěvců

Pěvci jsou nejpočetnějším řádem třídy ptáků, který zahrnuje skoro 60 % druhů ze všech nyní žijících ptáků, a proto také existuje velká variabilita mezi druhy, a dokonce i mezi jedinci. Převážná většina z nich, a to až 62 % druhů, využívá uniparentální péči (Deeming 2002). Inkubuje tady jenom samice, která opouští snůšku několikrát za den. Ale nalezneme i druhy, kde může inkubovat jenom samec. Příkladem je moudivláček lužní (*Remiz pendulinus*), který může mít všechny tři inkubační systémy vedle sebe (Pogány et al. 2012).

Existují i příklady druhů, kde samec během inkubační doby přikrmuje samici (Matysioková et al. 2011). Mezi tyto druhy patří například havran polní (*Corvus frugilegus*) (Roskaft 1983), stehlík obecný (*Carduelis carduelis*) (Conder 1948) nebo červenka obecná (*Erithacus rubecula*) (East 1981).

Pěvci mají velkou mezidruhovou variabilitu v inkubačním rytmu. Počet inkubačních přestávek u různých druhů se může variovat od jednoho až 14 výletů z hnízda za hodinu (Conway a Martin 2000). Inkubační rytmus mohou pěvci upravovat podle teploty okolního vzduchu (Afton 1980). Během kritických podmínek počasí si pěvci mohou vybrat mezi dvěma možnostmi, a to buď pokračovat v inkubaci a udržovat vejce na inkubační teplotě anebo zastavit inkubaci na dobu neurčitou. Najít kompromis mezi těmito možnostmi je velice obtížné (Haftorn 1988). To ale neznamená, že líhnutí nemůže proběhnout úspěšně. Například samice lejska černočelého (*Ficedula hypoleuca*) nechala snůšku bez inkubace po dobu 8 hodin, ale i přesto, nehledě na delší inkubační dobu se mláďata úspěšně vylíhla. Je však třeba říci, že lejsci hnízdí v dutinách, díky čemuž vejce byla sice studená, ale suchá (Haftorn a Reinertsen 1990). Dalším příkladem jsou samice několika druhů pěvců, které hnízdili v centrálním Norsku v období nízkých teplot. Všechny samice se však stále vracely ke svým snůškám a pokračovaly v přerušené inkubaci dokud vejce nedosáhla vyhovující fyziologické nulové teploty, která byla asi 25-27 °C. Průměrná minimální teplota vajec zaznamenaná během inkubační přestávky byla 31,2 °C (Haftorn 1988).

Pěvci mají velmi variabilní inkubační přítomnost. Jedním z příkladu je variabilita času stráveného inkubací mezi tropickými pěvci a pěvci mírného pásma. Ptáci, kteří hnízdí v nízkých nadmořských výškách, inkubují svá vejce v průměru 74,1 % ($\pm 12,9$ SD, n = 60 druhů) času v mírných oblastech a 71,0% ($\pm 12,2$ SD, n = 52 druhů) v tropických oblastech během denních hodin a 84,3% ($\pm 8,2$ SD) během každého 24-hodinového cyklu (Austin et al. 2019).

Optimální inkubační teplota pěvců se nachází v rozmezí 36 až 40 °C při tom fyziologická nulová teplota se pohybuje od 24 až 26 °C. Webb uvádí, že střední inkubační teplota u 36 druhů pěvců je 32,2°C. Kupodivu pěvci neměli nejvyšší inkubační teplotu ze všech prozkoumaných řádů ptáků, a naopak ji měli skoro nejnižší až na tučňáky (Webb 1987). Teploty nad 40 °C, jak už bylo řečeno výše, jsou pro pěvce letální (Cooper et al. 2005; Arnold et al. 1987).

6. Cíle

Cílem teoretické části této bakalářské práce bylo shromáždit informace o inkubačním chování ptáků, najít informace o existujících typech inkubace, o základních faktorech ovlivňujících inkubaci a metodách výzkumu inkubace. Dalším cílem této části bylo definovat základní model péče u pěvců

Praktická část je zaměřená na popsání variability inkubace, a to zejména u českých druhů pěvců. Jejím účelem je provést statistickou analýzu na základě zjištěných informací z odborných článků a knih a pokusit se určit míru nedostatečně prozkoumaných témat z této oblasti a problematického nacházení informací u témat, která nejsou dostatečně vědecky probádána.

7. Metodika

V této bakalářské práci byly z literatury zjišťovány informace o inkubaci pěvců (*Passeriformes*), hnízdících na území České republiky. Celkem bylo zahrnuto 96 druhů. Vědecké články byly vyhledávány prostřednictvím webového vyhledávače Google Scholar. V průběhu hledání literatury byl dodržován přesný a později zopakovatelný postup – stejná kombinace hesel a stejný počet prohlédnutých stránek s výsledky. Jako kombinace hesel pro vyhledávání se použil latinský, případně anglický název druhu, který byl dále spojen s anglickým ekvivalentem studované proměnné („incubation“, „incubation period“, „incubation attendance“, „nest attendance“, „incubation constancy“, „incubation bouts“, „incubation temperature“, „nest temperature“), například („great tit“ OR „Parus major“ AND (“Incubation attendance“ OR „nest attendance“ OR „incubation constancy“)). Vždycky byly prohlédnuty první tři stránky vyhledaných výsledků. Na základě názvu a abstraktu bylo posouzeno, jestli je tento článek relevantní pro moji práci, či nikoliv. Během vyhledávání byla vedena evidence všech prohlednutých druhů, a to bez ohledu na to, zda bylo hledání pro daný druh úspěšné, či nikoliv. Veškerá další správa článků byla prováděna pomocí databázového programu Mendeley Desktop. Všechny hodnoty zjištěné během vyhledávání byly zapisovány do tabulky.

Výsledkem této rešerše je tabulka, kde jsou stručně popsány informace a data o inkubaci každého druhu. Studovanými veličinami byly:

- Lokalita – oblast, kde byl výzkum prováděn
- Velikost vzorků – počet zkoumaných hnízd
- Délka záznamu pro jedno hnízdo (minuty)
- Inkubační přítomnost rodiče (%) - procento času, po které bylo hnízdo inkubováno některým z rodičů
- Inkubační úsek (minuty) - časový úsek, po který je hnízdo nepřetržitě inkubováno
- Inkubační přestávka (minuty) - časový úsek, po který je hnízdo opuštěno
- Typ inkubace – biparentální, uniparentální (gyneparentální, androparentální)
- Inkubační teplota (°C) - teplota v hnízdě, které je inkubováno rodiči
- Faktory ovlivňující inkubaci

Pokud byl v práci uveden rozsah hodnot (od, do) nebo bylo zaznamenáno několik hodnot (například z několika hnízd), snažila jsem se získat aritmetický průměr, který se počítá, jako součet všech uvedených hodnot dělený počtem těchto hodnot. Při počítání tohoto průměru jsem vždy uváděla i směrodatnou odchylku (SD).

Ke zpracování a statistickému vyhodnocení dat byl použit program R (R Core Team 2019). Výsledky byly znázorněny pomocí krabicových, či sloupcových grafů, kde jednotlivé boxy představovaly studované veličiny.

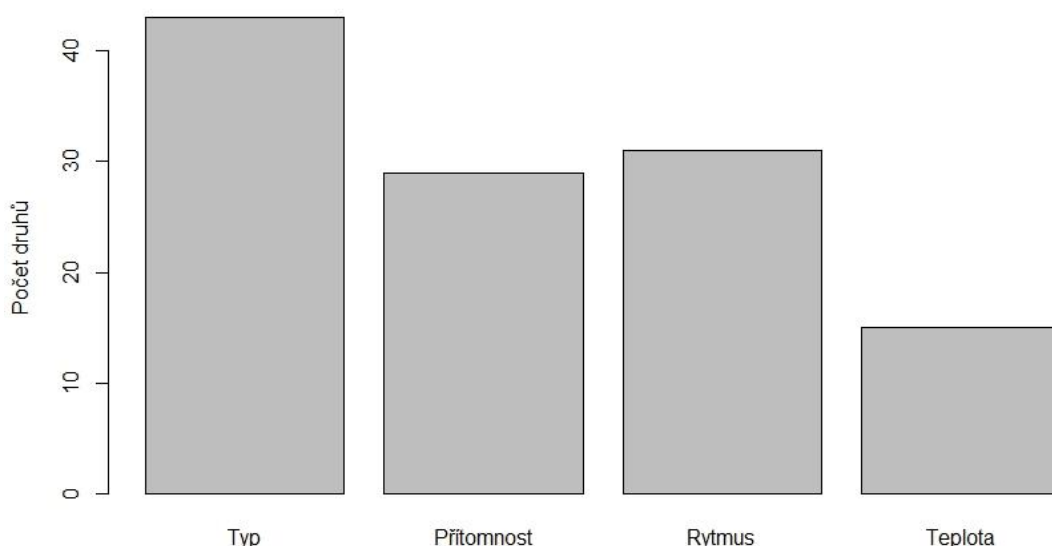
Byly vytvořeny dva modely pro zjištění závislosti mezi jednotlivými proměnnými. Pro zjištění závislosti mezi inkubační přestávkou a celkovou inkubační přítomností byl vytvořen lineární model (funkce lm) se závislou proměnnou „inkubační přestávka“ a vysvětlující proměnnou „inkubační přítomnost“. Další lineární model testoval závislost inkubační přestávky na inkubačním úseku. Hladina významnosti obou modelů byla stanovená na 0.05.

Pro porovnávání středních hodnot inkubační přítomnosti a inkubačního rytmu u uniparentálních a biparentálních druhů byl na základě předpokladů použit dvouvýběrový Wilcoxonův test. Hladina významnosti byla stanovená na 0.05.

8. Výsledky

8.1. Znalost inkubace českých pěvců

Celkem bylo dohledáno na 42 odborných článků obsahujících relevantní informace pro tuto práci. Z celého seznamu se mi podařilo najít informace o inkubačním chování celkem u 45 druhů (46,8 %). Inkubační přítomnost byla zjištěna u 30 druhů, inkubační rytmus (inkubační úsek a inkubační přestávka) byl popsán u 31 druhů a inkubační teplota u 15 druhů. Typ inkubace byl zjištěn u 43 druhů (Obrázek 3). Pro jeden druh byly dohledány jeden až tři články. Jeden článek obsahoval informace o inkubačním chování v průměru pro 2 druhy.

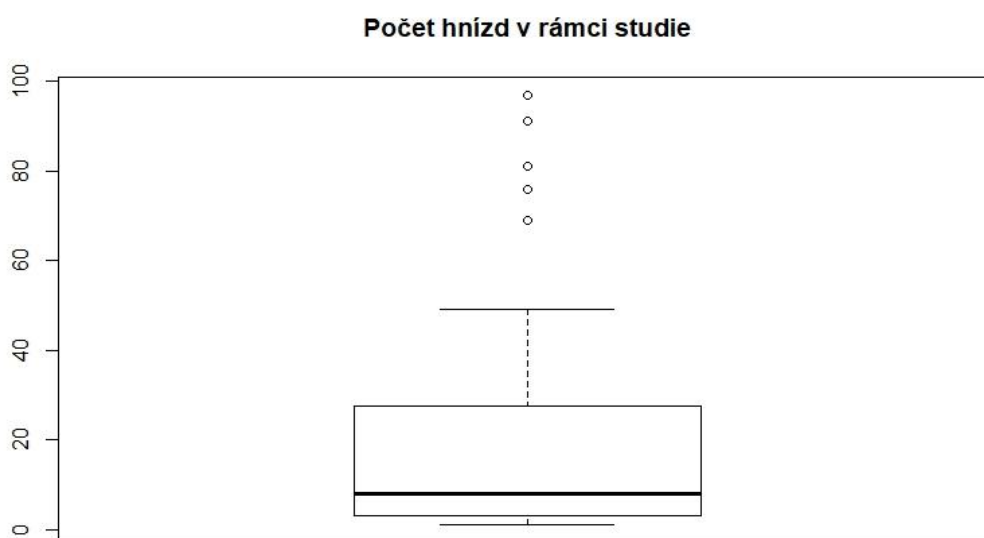


Obrázek 3: Graf znázorňující počet dohledaných druhů pro danou charakteristiku: Typ inkubace, inkubační přítomnost, inkubační rytmus a inkubační teplota.

Pro záznam inkubace byly dohledanými články používány 3 metody. První je metoda přímého pozorování ptáků v přírodě. Druhou metodou je sledování pomocí dataloggerů a třetí metodou jsou video-záznamy. Ze 42 článků se u 8 používala metoda záznamu pomocí dataloggeru, u 29 článků byla použita metoda přímého pozorování a u 8 článků byly použity video-záznamy.

Některé studie mohly kombinovat několik metod pozorování. Například kombinaci video záznamů a dataloggerů (2 studie), přímého pozorování a používání dataloggerů (1 studie) nebo také kombinaci video-záznamů a metody přímého pozorování (1 studie). Jedna studie dokonce kombinovala všechny tři metody.

Každá studie použila pro výzkum odlišné velikosti vzorku. Pro tuto bakalářskou práci byly především zaznamenány informace o počtech hnízd a o délce záznamu, během kterého bylo jedno hnízdo sledováno (Příloha 1). Délky záznamu u různých studií se lišily od jedné hodiny po 100 dní. Inkubační přítomnost v kompletním 24hodinovém cyklu byla sledovaná jenom u 6 druhů, a to u lindušky luční, králíčka obecného (*Regulus regulus*), havrana polního, drozda kvíčaly (*Turdus pilaris*) a břehule říční (*Riparia riparia*). V ostatních případech chybí noc.



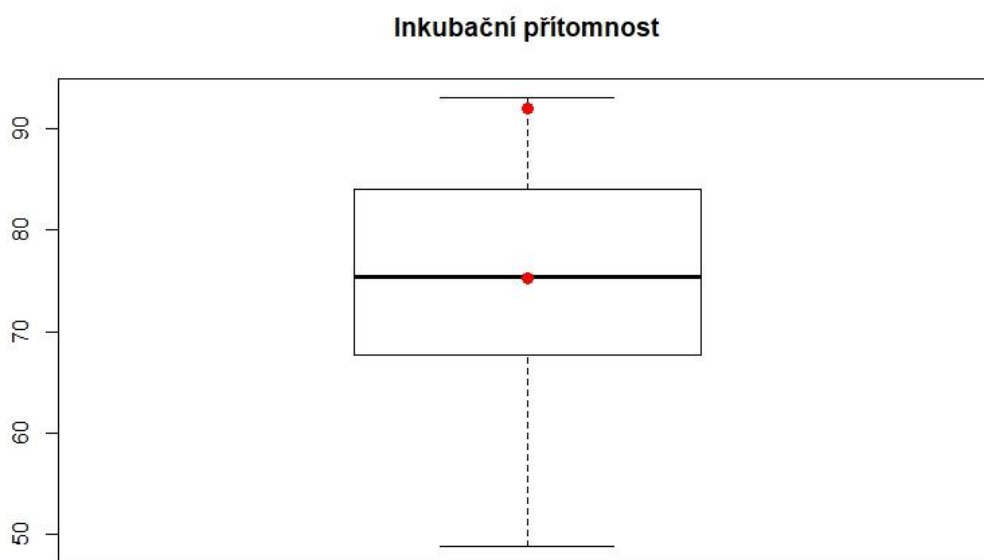
Obrázek 4: Graf znázorňující velikost vzorku – počet hnízd v rámci studie ($N = 56$)

Největší počet hnízd 80 až 100, mělo jenom 3 studií (Obrázek 4). Patnáct studií sledovalo méně než 10 hnízd, a v průměru 10 studií sledovalo 10 až 20 hnízd.

8.2. Inkubace českých pěvců

Většina prostudovaných druhů využívá gyneparentální typ inkubace a to 37 druhů (82.2 %) (Příloha 2). Biparentální typ inkubace mělo jenom 7 druhů (15 %). Některé druhy jsou flexibilní a mohou mít dokonce i několik inkubačních systémů vedle sebe. Například moudivláček lužní (*Remiz pendulinus*) může využívat, jak gyneparentální, tak i androparentální typ inkubace. Dalším příkladem tohoto flexibilního inkubačního systému je špaček obecný, u kterého můžeme pozorovat buď biparentální anebo uniparentální (gyneparentální) inkubaci.

Analýza ukázala, že průměrná hodnota inkubační přítomnosti je $73.81 \% \pm 12.6$ SD. Průměrná inkubační přítomnost pro biparentální druhy je $83.6 \% \pm 12.7$ SD, a pro uniparentální druhy je 74.9% (Obrázek 5). Nejmenší inkubační přítomnost byla zaznamenána u rehka domácího a činila pouze 48.8% , přičemž inkubovala jenom samice. Největší inkubační přítomnost měl naopak špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) a to celých 95% , při inkubaci obou dvou rodičů.

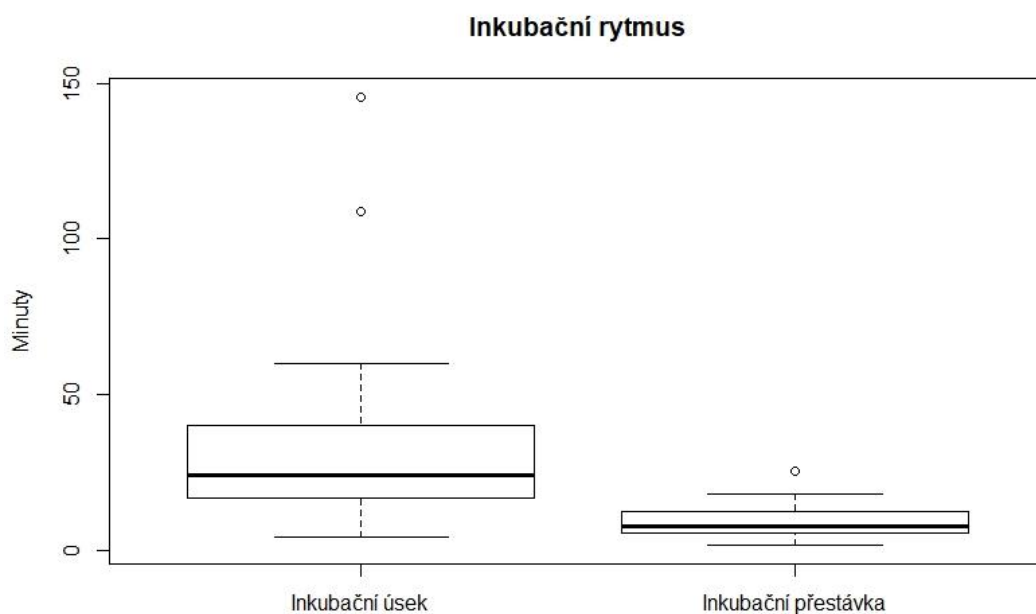


Obrázek 5: Graf znázorňující inkubační přítomnost prostudovaných druhů českých pěvců ($N = 29$). Červené body jsou hodnoty inkubační přítomnosti druhů s biparentálním typem inkubace.

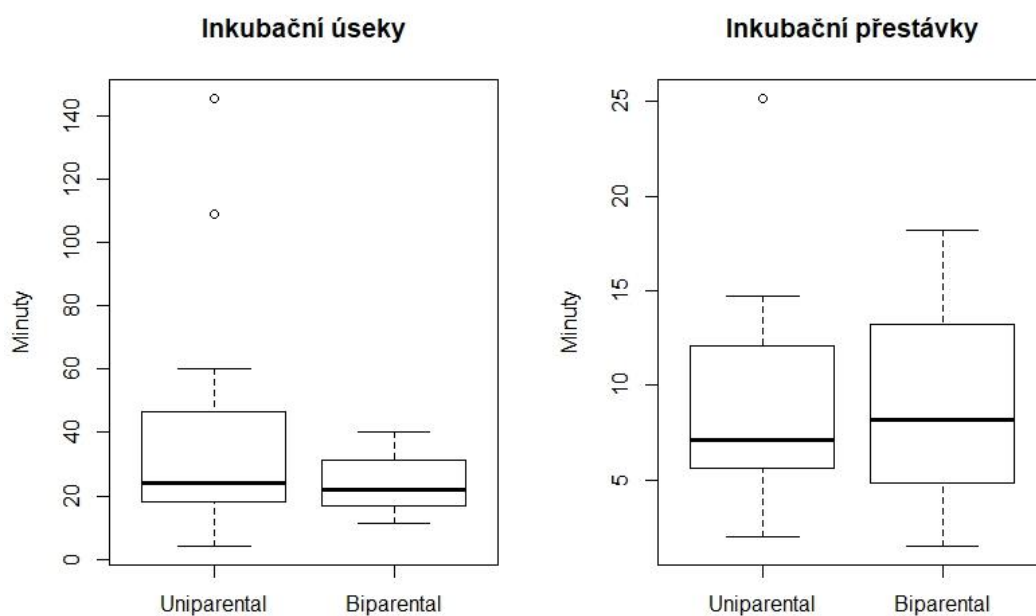
Průměrná délka inkubačního úseku všech prostudovaných druhů je 35 minut ± 29.3 SD s mediánem 24.2 minut (Obrázek 6). Uniparentální druhy měly délku inkubačního úseku v průměru 36.3 minut ± 31.2 SD (medián = 24.2) a biparentální druhy 24.5 minut (medián = 22.1) (Obrázek 7). Nejdelší průměrný inkubační úsek, 145 minut, byl zaznamenán u křivky obecné (*Loxia curvirostra*), u které inkubovala pouze samice. Naopak nejkratší průměrný inkubační úsek, 3.98 minut, nalezneme u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*), který má taky gyneparentální typ inkubace.

Průměrná délka inkubační přestávky je 8.82 minut ± 7.77 SD s mediánem 7.2 minut. Druhy, využívající uniparentální typ inkubace měly délku přestávky v průměru 8.8 minut ± 4.9 SD (medián = 7.6), biparentální – 9.3 minut (medián = 8.2) (Obrázek 7). Nejdelší inkubační přestávka byla zaznamenána u konipasa lučního (*Motacilla flava*), který byl mimo hnízdo v průměru 25.2 minuty. Nejkratší inkubační

přestávka byla zaznamenána u konipasa horského (*Motacilla cinerea*), která trvala jenom 1.5 minuty, a to díky biparentálnímu typu inkubace.

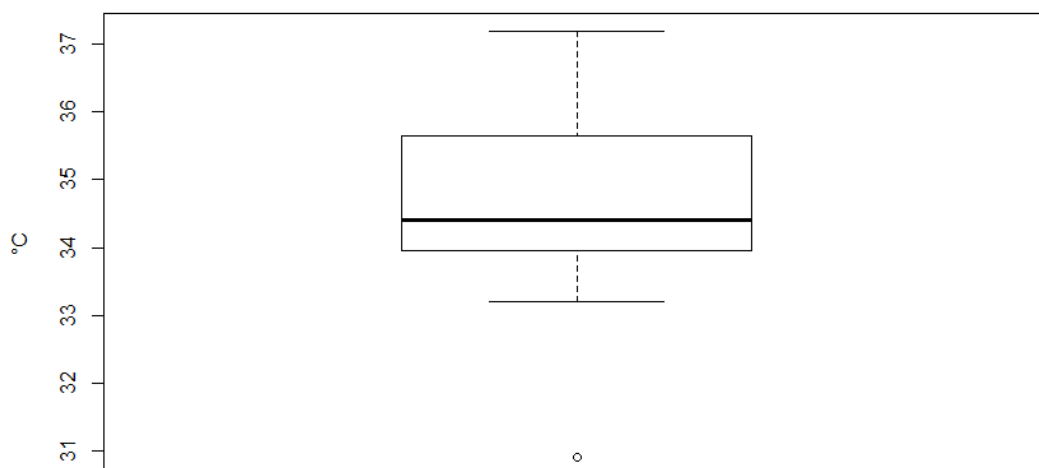


Obrázek 6: Graf znázorňující délku inkubačních úseků a inkubačních přestávek všech prostudovaných druhů ($N = 31$)



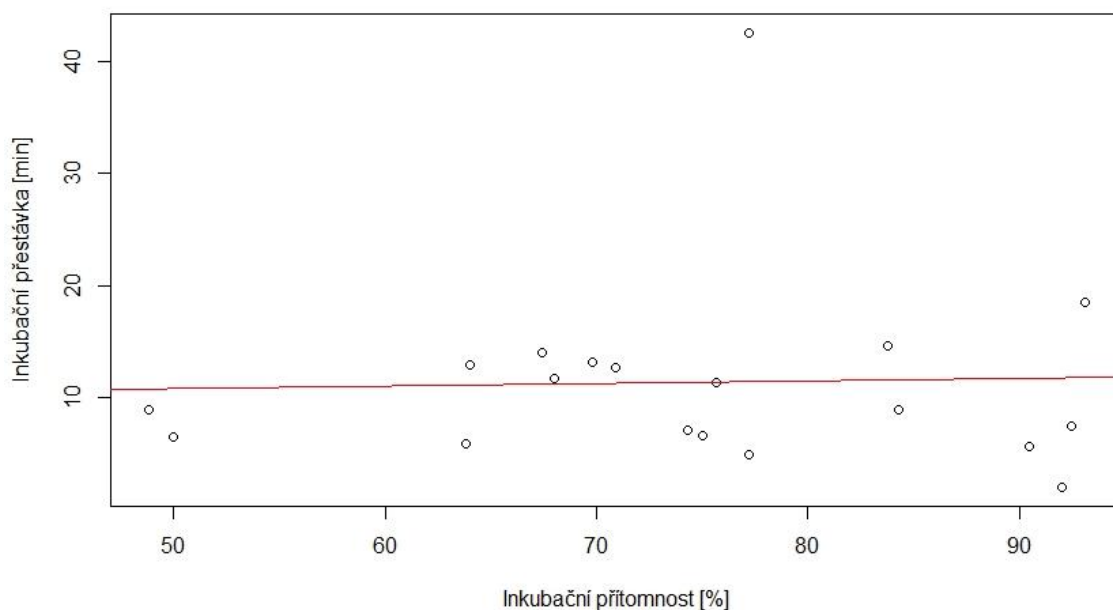
Obrázek 7: Rozdělení inkubačního rytmu zvlášť pro biparentální a uniparentální druhy ($N = 31$)

Průměrná teplota při inkubaci je $34.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1.5\text{ SD}$ s mediánem $34.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Obrázek 8). Nejnižší inkubační teplotu $30.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ měla pěvuška modrá (*Prunella modularis*). Nejvyšší inkubační teplota $37.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ byla zaznamenána u drozda cvrčaly (*Turdus iliacus*).



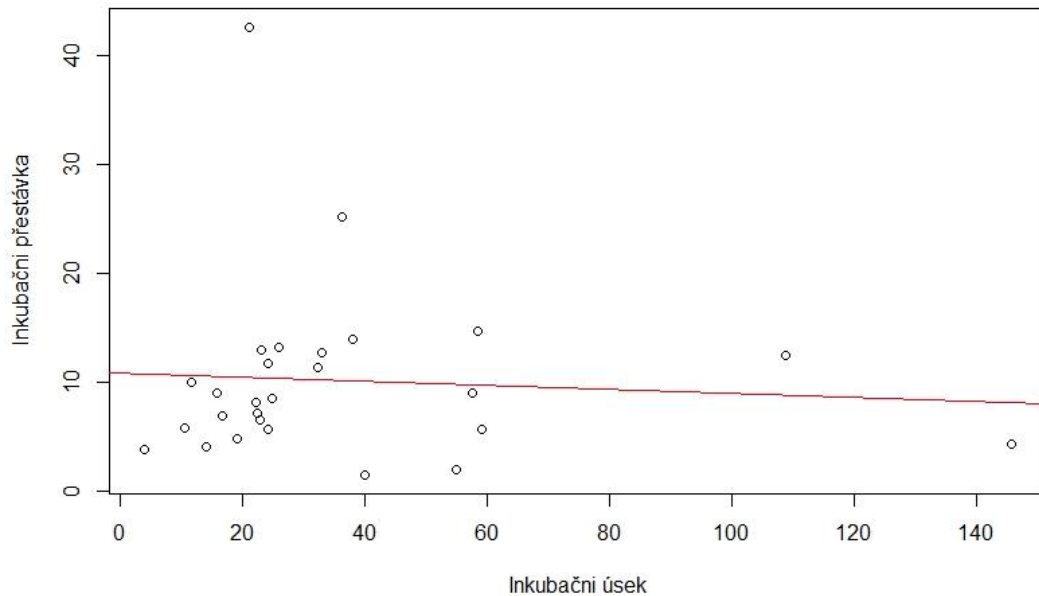
Obrázek 8: Graf znázorňující inkubační teplotu všech prostudovaných druhů (N = 15)

První regresní model ukázal, že celkové inkubační úsilí není ovlivněno délkou inkubační přestávky (P-hodnota = 0.89, estimate = 0.02, SE = 0.16) (Obrázek 9). Předpoklady modelu (normalita rozdělení, rovnost rozptylu a nezávislost chyb) byly přibližně splněny.



Obrázek 9: Graf závislosti inkubační přestávky na celkové inkubační přítomnosti (N = 22). Červená čára je regresní přímka.

Analýza druhého modelu ukázala, že inkubační úsek neovlivňuje inkubační přestávku (P-hodnota = 0.72, estimate = -0.02, SE = 0.05) (Obrázek 10). Předpoklady modelu (normalita, rovnost rozptylu a nezávislost chyb) také byly přibližně splněné.



Obrázek 10: Graf závislosti délky inkubační přestávky na délce inkubačního úseku (N = 27). Červená čára je regresní přímka.

Pro srovnávání inkubačních rytmů biparentálních a uniparentálních druhů byly použity záznamy 3 biparentálních a 28 uniparentálních druhů. Test neprokázal, že se inkubační rytmus u obou skupin liší (Inkubační přestávky: $W = 41$; p -hodnota = 1) (Inkubační úseky: $W = 50$; p -hodnota = 0.5338). Pro další test, ve kterém se porovnávala inkubační přítomnost byly použity záznamy 2 biparentálních a 13 uniparentálních druhů, ve výsledku také nebyl zaznamenán žádný signifikantní rozdíl ($W = 12.5$; p -hodnota = 0.4239).

9. Diskuse

9.1. Flexibilní inkubační chování u pěvců

Pěvci jsou jednou ze skupin, pro kterou je uniparentální inkubace typická (Deeming 2002). To ostatně můžeme vidět i ve výsledcích této práce – z celkem 43 druhů s dohledanými relevantními informacemi mělo 37 uniparentální typ inkubace. Určitě můžeme nalézt druhy s biparentální péčí a dokonce i druhy, kde inkubuje jenom samec. Kromě toho některé z nich mohou mít i několik inkubačních systémů vedle sebe. Například výše uvedený špaček obecný může mít dva typy inkubace, a to buď biparentální nebo gyneparentální typ. Inkubační přítomnost se mezi nimi výrazně liší. Samci tohoto druhu jsou velmi variabilní v partnerských svazcích a mohou být jak monogamní, tak i polygamní. Monogamní samci měli inkubační

přítomnost 36.5 % a polygamní naopak 17.6 %, občas polygamní jedinci ignorovali hnízda sekundárních samice inkubovali jenom na hnízdech primárních (Smith et al. 1995). Jako další příklad kombinace několika inkubačních systémů můžeme uvést moudivláčka lužního. Van Dijk a kolektiv zkoumali chování moudivláčka v Nizozemsku a Maďarsku a zjistili, že z 76 sledovaných hnízd využívalo 5-20 % androparentální inkubaci a 45-70 % využívalo gynerapentální inkubaci (Van Dijk et al. 2010). To všechno svědčí o tom, jak flexibilní může být inkubační chování u pěvců.

9.2. Inkubační rytmy

Vzhledem k malé velikosti vajec, které mají tendenci rychle ztrácet teplo, jsou pěvci nuceni dělat krátké, ale časté přestávky. Obvykle kolem 4 přestávek za hodinu, které trvají v průměru 10.2 minut (Conway a Martin 2000). Malí pěvci si nemohou dovolit být neustále přítomni na hnízdě, tak jako například ptáci větší, jako kachna, emu nebo bažant, které během dlouhých inkubačních úseků využívají svoji tělesnou rezervu (Skutch 1962). Díky těmto tělesným rezervám a velké velikosti vajec, která jsou schopna déle udržet teplo, ptáci z čeledi vrubozobých dělají v průměru jenom tři inkubační přestávky denně, které trvají až jednu hodinu (Afton a Paulus 1992).

Pěvci nevykazují vysoké inkubační teploty a ve skutečnosti jejich průměrná inkubační teplota je dokonce nižší, než je tomu u jiných skupin, výjimkou jsou jenom tučňáci (Webb a King 1983). Na základě 15 druhů u kterých se podařilo dohledat záznamy o inkubační teplotě, průměrná inkubační teplota byla stanovená na 34.5 °C. Taková nízká inkubační teplota může být objasněna malou velikostí zástupců tohoto řádu a tím pádem i obtížností regulování teploty vajec (Webb 1987). Taky to může být způsobem měření teploty – všechny tyto studie uváděly inkubační teplotu jako průměrnou teplotu v hnízdě při inkubaci, která logicky bude nižší u druhů s více kratšími pauzami. Samozřejmě by chtělo znovu zmínit, že v řadě případů pracujeme s malými vzorky a závěry, tak mohou být zkreslené.

Jak již bylo řečeno uniparentální a biparentální druhy obvykle mají odlišný inkubační rytmus a tím pádem i celkovou inkubační přítomnost. Porovnáváním zjištěných hodnot, z literatury, ale ukázaly opak – druhy s uniparentálním a biparentálním typem inkubace neměly žádný rozdíl. Přestože se mi nepodařilo prokázat statisticky významný rozdíl mezi oběma skupinami, je třeba si uvědomit, že test byl velmi slabý a že rozdíl viditelný na grafech může být s velkou

pravděpodobnosti skutečný (Skutch 1962; Cresswell et al. 2003). To potvrzuje i studie Moreau a kolektivu o jespácích písečných (*Calidris alba*). Jespáci mohou mít jak uniparentální, tak biparentální typ inkubace, mezi kterými existuje značný rozdíl v inkubačním rytmu. Studie prokázala, že uniparentální jedinci opouštějí hnízdo třikrát častěji a dělají sedmkrát delší inkubační přestávky než jedinci využívající biparentální typ inkubace (Moreau et al. 2018). Ten rozdíl můžeme také vidět v studii Halley a kolektivu, v které bylo účelem najít a případně popsat rozdíl mezi uniparentálními a biparentálními jedinci strnádky čárkované (*Spizella breweri*). Ve výsledku se ukázalo, že biparentální jedinci zase měli kratší inkubační přestávky (v průměru 3 minuty), než uniparentální (v průměru 7.5 minut), jak tomu bylo i v prvním příkladu (Halley et al. 2015).

Také se mi nepodařilo prokázat vztah mezi celkovým inkubačním úsilím a délkou inkubační přestávky. Nebyl prokázán ani vztah mezi délkou inkubační přestávky a inkubačním úsekem. Málo studií mělo k dispozici údaje o obou dvou proměnných zároveň, a navíc většina z nich měla poměrně malou velikost vzorku. Studie v průměru zkoumaly 12 hnízd \pm 25 SD (medián = 12) po dobu 14 dní \pm 36 SD (medián = 1.95), což může zpochybňovat jejich důvěryhodnost. Síla testu kvůli malé velikosti vzorku byla velmi nízká, a tudíž velikost efektu byla značně nejistá. Jestli inkubační přestávka opravdu neovlivňuje délku inkubačního úseku a ani celkové inkubační úsilí ptáka bude možné říct až po získání a zpracování většího množství dat.

9.3. Míra znalosti v oblasti

Z článků, které se mi podařilo dohledat můžeme říct, že nejvíce probádány a popsány jsou typy inkubací a inkubační rytmy u uniparentálních druhů. Naopak záznamy o inkubační teplotě jsou těžko dohledatelné.

V případě vysoké variability inkubačního chování ptáků, vždy potřebujeme mít velké množství vzorků, které nám umožní podchytit všechny jeho typické projevy. Pro lepší přehled a definice dostatečné velikosti vzorku bych chtěla uvést studii Sládečka a kolektivu, která zkoumala rozmanitost inkubačních rytmů u čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*). Pro svou studii použili nepřetržité sledování 113 hnízd. Taková velikost vzorku jim umožnila zaznamenat velké rozdíly v inkubační přítomnosti mezi jednotlivými hnízdy. A to od 68 až 94 % (Sládeček et al. 2019).

Bohužel většina z prozkoumaných studií používala velmi malé velikosti vzorku, kdy například sledovala jenom pár hnízd po dobu pouze několika hodin, což nás upozorňuje na malou důvěryhodnost jejich výsledků. Dále také většina studií používala metodu přímého pozorování při sledování inkubačního chování ptáků, to si můžeme vysvětlit rokem publikace některých článků, kde pokročilé technologie zatím neexistovaly nebo nebyly dostupné. Jednou z takových studií je studie Kovšara, která měla extrémně málo dat. Kovšar sledoval jenom jedno hnízdo kosa černého (*Turdus merula*) po dobu 240 minut. Taková práce bohužel není schopná popsat jakoukoliv variabilitu, co se týče inkubačního rytmu, ani neumožňuje zjistit inkubační přítomnost daného jedince, protože zahrnuje jenom jednoho jedince a to po dobu méně než jeden den (Kovšar 1979).

Naopak nejdelší délku záznamu měly studie, které sledovaly inkubační chování pomocí dataloggerů. Jedna z mála studií, která má poměrně dostatečnou velikost vzorku je například studie Casa Eikenaara a kolektivu. Ornitologové pomocí dataloggerů sledovali celkem 51 hnízd rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) a získali 47 dní záznamů. Z tak velkého množství dat byli schopni popsat závislost mezi dostupností potravy a celkovou inkubační přítomností, která se zvyšovala při větším množství potravy v okolí hnízda (Eikenaar et al. 2003). Nebo například studie Kovaříka a kolektivu, kteří sledovali 18 hnízd lindušky luční a pro každé z hnízd měli alespoň 24hodinový video-záznam. To jim umožnilo podchytit variabilitu v inkubačním rytmu mezi jedinci a frekvencí krmení inkubující samice samcem (Kovařík et al. 2009).

Inkubační přítomnost v 24hodinovém cyklu byla sledovaná jenom u 6 druhů, a to silně podceňuje vypočítanou hodnotu celkové přítomnosti ptáka na hnízdě. Na druhou stranu pěvci v České republice jsou obvykle v noci na hnízdě kontinuálně. Protože samice hnízdící v podmínkách mírného pásu po setmění a před svítáním jednoduše nevidí, proto z hnízda neodlétá. To vidíme na příkladu strnádky pokřovní (*Spizella arborea*). Její nejnižší inkubační přítomnost (58 %) byla zaznamenána v době mezi 10 a 14 hodinou, která se pak zvyšovala do večera až na 74 %. Během nočního odpočinku měla samice stoprocentní inkubační přítomnost v hnízdě (Weeden 1966). Velký význam by mohlo mít to, jak se změní odhad inkubační přítomnosti, pokud bychom počítali s tím, že v noci je 100 % sezení. Například když pozorujeme ptáka 60 % času ve dne, kdy má 70 % přítomnosti na hnízdě, ale ve zbytku času má

100 % sezení, tak se odhad celkové přítomnosti změní. To můžeme dopočítat pomocí vzorce $0.6 \cdot 0.7 + 0.4 \cdot 1$. Tím pádem celková inkubační přítomnost bude 82 %. Nezbytné je také podotknout, že existují také důkazy o tom, že někteří pěvci hnízdící ve vyšších zeměpisných šířkách dělají inkubační přestávky i v noci. Samice těchto druhů totiž nejsou omezeny tmou, protože slunce zde v letních měsících nezapadá.

Přestože existuje velké množství studií věnované chování pěvců, většina z těchto studií, jak již bylo řečeno, nepoužívala dostatečně velkou velikost vzorku a celkově téma inkubačního chování u českých pěvců zatím není úplně probádáno, chybí záznamy inkubační teploty, rychlost střídání partnerů (pokud jde o biparentální typ inkubace) a u některých druhů se dokonce nepodařilo najít žádnou informaci o inkubačním rytmu. Většina autorů se zabývá především energetickými potřebami samic a samců a také rizikem predace hnízda.

V budoucnu je potřeba se zaměřit na velké vzorky (jak počtem hnízd, tak délkou záznamu) a využívat nové, moderní, technologie a dataloggery, které umožňují větší a kontinuálnější zaznamenávání sledovaných dat. Tyto technologie poskytují dostatečně velkou velikost vzorků, díky nimž jsme schopny podchytit a popsat veškerou variabilitu inkubace pěvců, která je obrovská. Také se doporučuje replikovat výzkumy u druhů, kde je současná znalost založená na malých vzorcích a pokoušet se zjistit informace o inkubačním rytmu u druhů, kterým zatím nebylo věnováno dost pozornosti.

10. Literatura

- AFTON, Alan D., 1980. Factors Affecting Incubation Rhythms of Northern Shovelers. *The Condor*. **82**(2), 132. ISSN 00105422.
- AFTON, Alan D. a Stuart L. PAULUS, 1992. Ecology and management of breeding waterfowl. *University of Minnesota Press*. (62–108).
- ARNOLD, Todd W., Frank C. ROHWER a Terry ARMSTRONG, 1987. Egg Viability, Nest Predation, And The Adaptive Significance Of Clutch Size In Prairie Ducks *The American Naturalist*. **130**(5), 643–653.
- AUSTIN, Suzanne H., William Douglas ROBINSON, Vincenzo A. ELLIS, Tara RODDEN ROBINSON a Robert E. RICKLEFS, 2019. Nest attendance by tropical and temperate passerine birds: Same constancy, different strategy. *Ecology and Evolution*. **9**(23), 13555–13566. ISSN 20457758.
- BARTLETT, Terri L., Douglas W. MOCK a P. L. SCHWAGMEYER, 2005. Division of Labor: Incubation and Biparental Care in House Sparrows (*Passer Domesticus*). *The Auk*. **122**(3), 835–842. ISSN 0004-8038.
- BOISVERT, Michael J. a David F. SHERRY, 2000. A system for the automated recording of feeding behavior and body weight. *Physiology and Behavior*. **71**(1–2), 147–151. ISSN 00319384.
- BONTER, David N. a Eli S. BRIDGE, 2011. Applications of radio frequency identification (RFID) in ornithological research: A review. *Journal of Field Ornithology*. **82**(1), 1–10. ISSN 15579263.
- BOONE, Randall B a Roderick S MESECAR, 1989. Telemetric Egg for Use in Egg-Turning Studies. **60**(3), 315–322.
- BREIEHAGEN, Torgrim, 1989. Nesting biology and mating system in an alpine population of Temminck's Stint *Calidris temminckii*. *Ibis*. **131**(3), 389–402. ISSN 1474919X.
- BULLA, Martin, Hanna PRÜTER, Hana VITNEROVÁ, Wim TIJSEN, Martin SLÁDEČEK, José A. ALVES, Olivier GILG a Bart KEMPENAERS, 2017. Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Scientific Reports*. **7**(1), 1–9. ISSN 20452322.
- BULLA, Martin, Mihai VALCU, Adriaan M. DOKTER, Alexei G. DONDUA, András KOSZTOLÁNYI, Anne L. RUTTEN, Barbara HELM, Brett K. SANDERCOCK, Bruce CASLER, Bruno J. ENS, Caleb S. SPIEGEL, Chris J. HASSELL, Clemens KÜPPER, Clive MINTON, Daniel BURGAS, David B. LANK, David C. PAYER, Egor Y. LOKTIONOV, Erica NOL, Eunbi KWON, Fletcher SMITH, H. River GATES, Hana VITNEROVÁ, Hanna PRÜTER, James A. JOHNSON, James J.H. ST CLAIR, Jean François LAMARRE, Jennie RAUSCH, Jeroen RENEERKENS, Jesse R. CONKLIN, Joanna BURGER, Joe LIEBEZEIT, Joël BÊTY, Jonathan T. COLEMAN, Jordi FIGUEROLA, Jos C.E.W. HOOIJMEIJER, José A. ALVES, Joseph A.M. SMITH, Karel WEIDINGER, Kari KOIVULA, Ken GOSBELL, Klaus Michael EXO, Larry NILES, Laura KOLOSKI, Laura MCKINNON, Libor PRAUS, Marcel KLAASSEN, Marie Andréé GIROUX, Martin SLÁDEČEK, Megan L.

- BOLDENOW, Michael I. GOLDSTEIN, Miroslav ŠÁLEK, Nathan SENNER, Nelli RÖNKÄ, Nicolas LECOMTE, Olivier GILG, Orsolya VINCZE, Oscar W. JOHNSON, Paul A. SMITH, Paul F. WOODARD, Pavel S. TOMKOVICH, Phil F. BATTLE, Rebecca BENTZEN, Richard B. LANCTOT, Ron PORTER, Sarah T. SAALFELD, Scott FREEMAN, Stephen C. BROWN, Stephen YEZERINAC, Tamás SZÉKELY, Tomás MONTALVO, Theunis PIERSMA, Vanessa LOVERTI, Veli Matti PAKANEN, Wim TIJSEN a Bart KEMPENAERS, 2016. Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*. B.m.: Nature Publishing Group, **540**(7631), 109–113. ISSN 14764687.
- CANTAR, Ralph V. a Robert D. MONTGOMERIE, 1985. The Influence of Weather on Incubation Scheduling of the White-Rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*): A Uniparental Incubator in a Cold Environment. *BRILL*. **95**(3), 261–289.
- CAREY, Cynthia, 1980. The Ecology of Avian Incubation. *BioScience* [online]. **30**(12), 819–824. ISSN 00063568. Dostupné z: doi:10.2307/1308374
- CARO, Tim, 2005. Antipredator Defenses in Birds and Mammals. Chicago: Chicago Press.
- CHALFOUN, Anna D. a Thomas E. MARTIN, 2007. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour*. **73**(4), 579–585. ISSN 00033472.
- COE, Brittney H., Michelle L. BECK, Stephanie Y. CHIN, Catherine M.B. JACHOWSKI a William A. HOPKINS, 2015. Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. *Journal of Avian Biology*. **46**(4), 385–394. ISSN 1600048X.
- CONDER, P. J., 1948. the Breeding Biology and Behaviour of the Continental Goldfinch *Carduelis Carduelis Carduelis*. *Ibis*. **90**(4), 493–525. ISSN 1474919X.
- CONWAY, Courtney J. a Thomas E. MARTIN, 2000. Evolution of passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*. **54**(2), 670–685. ISSN 00143820.
- COOPER, Caren B., Wesley M. HOCHACHKA, Greg BUTCHER a André A. DHONDR, 2005. Seasonal And Latitudinal Trends In Clutch Size: Thermal Constraints During Laying And Incubation. *Cncepts & Synthesis Emohasizing New Ideas To Stimulate Research In Ecology*. (June 2000), 2101–2117.
- COX, W. Andrew, M Shane PRUETT, Thomas J BENSON, Scott J CHIAVACCI a R FRANK III, 2012. Development of camera technology for monitoring nests. Chapter 15. In: Ribic, CA; Thompson, FR, III; Pietz, PJ, eds. *Video surveillance of nesting birds. Studies in Avian Biology (no. 43)*. Berkeley, CA: University of California Press: 185-210. (43), 185–210.
- CRESSWELL, Will, S. HOLT, J. M. REID, D. P. WHITFIELD a R. J. MELLANBY, 2003. Do energetic demands constrain incubation scheduling in a biparental species? *Behavioral Ecology*. **14**(1), 97–102. ISSN 10452249.
- DAWSON, Terence John, 1989. Body temperature , water flux and estimated energy expenditure of incubating emus (*Dromaius novaehollandiae*). **9629**(July 2018).

- DEEMING, Charles D. a James S. REYNOLDS, 2015. *Nests, Eggs, and Incubation: New ideas about avian reproduction*. Oxford: Oxford University Press.
- DEEMING, D. Charles, 2002. *Avian Incubation. Behaviour, Environment, and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- DEEMING, D. Charles a Liberty A. GRAY, 2016. Incubation attentiveness and nest insulatory values correlate in songbirds. *Avian Biology Research*. **9**(1), 32–36. ISSN 17581559.
- DRENT, R. H., 1970. Functional Aspects of Incubation in the Herring Gull. *BRILL*. (17), 1–132.
- DURANT, Sarah E., William A. HOPKINS, Gary R. HEPP a J. R. WALTERS, 2013. Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*. **88**(2), 499–509. ISSN 14647931.
- EAST, Marion, 1981. Aspects of Courtship and Parental Care of the European Robin *Erithacus rubecula*. *Ornis Scandinavica*. **12**(3), 230. ISSN 00305693.
- EIKENAAR, Cas, Mathew L. BERG a Jan KOMDEUR, 2003. Experimental evidence for the influence of food availability on incubation attendance and hatching asynchrony in the Australian reed warbler *Acrocephalus australis*. *Journal of Avian Biology*. **34**(4), 419–427. ISSN 09088857.
- EKLUND, Carl R, Frederick E CHARLTON, By Carl R EKLUND a Frederick E CHARLTON, 1959. Measuring the Temperatures of Incubating Penguin Eggs. *American Scientist*. **47**(1), 80–86.
- EMMERING, Quinn C a Kenneth A SCHMIDT, 2011. Nesting songbirds assess spatial heterogeneity of predatory chipmunks by eavesdropping on their vocalizations. 1305–1312.
- FRANKLIN, Donald C., 1995. Helmeted Honeyeaters Build Bulkier Nests in Cold Weather. *The Auk*. **112**(1), 247–248.
- GÓMEZ, Jesús, Ana I. PEREIRA, Alejandro PÉREZ-HURTADO, Macarena CASTRO, Cristina RAMO a Juan A. AMAT, 2016. A trade-off between overheating and camouflage on shorebird eggshell colouration. *Journal of Avian Biology*. **47**(3), 346–353. ISSN 1600048X.
- GOODWIN, Derek, 1953. Observations on voice and behaviour of the Red-Legged Partridge *Alectoris rufa*. *The Ibis*. **95**(4).
- GRANT, Gilbert S., 1982. Avian Incubation : Egg Temperature , Nest Humidity , and Behavioral Thermoregulation in a Hot Environment. *Environment*. (30), 1–75.
- GRIFFIN, Donald R., 1952. Radioactive Tagging of Animals Under Natural Conditions. *Ecological Society of America*. **33**(3), 329–335.
- HAFTORN, S., 1988. Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the „physiological zero temperature” during their absences from the nest". *Ornis Scandinavica*. **19**(2), 97–110. ISSN 00305693.

- HAFTORN, Svein a Randi Eidsmo REINERTSEN, 1990. Thermoregulatory and Behavioral Responses during Incubation of Free-Living Female Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Scandinavian Journal of Ornithology*. **21**(4), 255–264.
- HAHN, G. L., R. A. EIGENBERG, J. A. NIENABER a E. T. LITTLEDIKE, 1990. Measuring physiological responses of animals to environmental stressors using a microcomputer-based portable datalogger. *Journal of animal science*. **68**(9), 2658–2665. ISSN 00218812.
- HALLEY, Matthew R, Aaron L HOLMES, W Douglas ROBINSON, Matthew R HALLEY, Aaron L HOLMES a W Douglas ROBINSON, 2015. Biparental incubation and allofeeding at nests of Sagebrush Brewer's Sparrows. *Association of Field Ornithologists*. **86**(2), 153–162. Dostupné z: doi:10.1111/jofo.
- HARRIS, Rebecca B., Sharon M. BIRKS a Adam D. LEACHÉ, 2014. Incubator birds: Biogeographical origins and evolution of underground nesting in megapodes (Galliformes: Megapodiidae). *Journal of Biogeography*. **41**(11), 2045–2056. ISSN 13652699.
- HENSON, Paul a Todd A GRANT, 2015. The Effects Of Human Disturbance On Trupeter Swan Breeding Behavior. **19**(3), 248–257.
- HOYT, Donald F., 1980. Adaptation of avian eggs to incubation period variability around allometric regressions is correlated with time. *Integrative and Comparative Biology*. **20**(2), 417–425. ISSN 15407063.
- HUGGINS, Russell A., 1941. Egg Temperatures of Wild Birds Under Natural Conditions. *Ecological Society of America*. **22**(2), 148–157.
- IBÁÑEZ-ÁLAMO, ROBERT D. MAGRATH, J. C. OTEYZA, A. D. CHALFOUN, T. M. HAFF, K. A. SCHMIDT, R. L. THOMSON a T. E. MARTIN, 2015. *Nest predation research: recent findings and future perspectives*. 2015.
- JONES, Katherine M, Graeme D RUXTON a Pat MONAGHAN, 2002. Model parents : is full compensation for reduced partner nest attendance compatible with stable biparental care? *Behavior Ecology*. **13**(6), 838–843.
- KENDEIGH, Charles S., 1952. Parental Care and Its Evolution in Birds.
- KENDEIGH, Charles S., 1963. New Ways of Measuring the Incubation Period of Birds. **80**(4), 453–461.
- KERRY, Knowles, Judith CLARKE a Grant ELSE, 1993. the Use of an Automated Weighing and Recording System. *PoLAR*. 62–75.
- KLIMCZUK, Ewelina, Lucyna HALUPKA, Beata CZYŻ, Marta BOROWIEC, Jacek J. NOWAKOWSKI a Hanna SZTWIERTNIA, 2015. Factors Driving Variation in Biparental Incubation Behaviour in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*. *Ardea*. **103**(1), 51–59. ISSN 0373-2266.
- KOVAŘÍK, Petr, Václav PAVEL a Bohumír CHUTNÝ, 2009. Incubation behaviour of the Meadow Pipit (*Anthus pratensis*) in an alpine ecosystem of Central Europe. *Journal of Ornithology*. **150**(3), 549–556. ISSN 00218375.

- KOVSHAR, A. F., 1979. Songbirds in the Subalpine of Tien Shan. „*Nauka*“ of Kazakh SSR.
- LIGON, David J., 1999. The Evolution of Avian Breeding Systems. *Oxford: Oxford University Press on Demand*.
- LOCK, A. R. a F. W. ANDERKA, 1985. The Use of Radioactive Tags in Monitoring the Reproductive Success of Terns. *Association of Field Ornithologists*. **56**(4), 388–393.
- LOMBARDO, Michael P, Ruth M BOSMAN, Christine A FARO, G STEPHEN, Michael P LOMBARDO, Ruth M BOSMAN, Christine A FARO, Stephen G HOUTTEMAN a Timothy S KLUISZA, 1995. Effect of Feathers as Nest Insulation on Incubation Behavior and Reproductive Performance of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *American Ornithologists*. **112**(4), 973–981.
- LU, Xin, Dianhua KE, Yuanyuan GUO, Shiyi TANG, Lixia ZHANG a Chen WANG, 2011. Breeding Ecology of the Black Redstart *Phoenicurus ochruros* at a Tibetan Site, with Special Reference to Cooperative Breeding . *Ardea*. **99**(2), 235–240. ISSN 0373-2266.
- LUDWIGS, Jan-Dieter, 2004. A Case of Cooperative Polyandry in the Common Tern. *The International Journal of Waterbird Biology*. **27**(1), 31–34.
- MACLEAN, G. L., 1966. The Breeding Biology. And Behavior Of The Doublebanded Courser *Rhinoptilus Africanus* (Temminck). (C), 5–6.
- MARTIN, Thomas E., Sonya K. AUER, Ronald D. BASSAR, Alina M. NIKLISON a Penn LLOYD, 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*. **61**(11), 2558–2569. ISSN 00143820.
- MARTIN, Thomas E, 2007. Nest Predation and Nest Sites New perspectives on old patterns. **43**(8), 523–532.
- MATYSIOKOVÁ, Beata, Andrew COCKBURN a Vladimír REMEŠ, 2011. Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. **82**.
- MATYSIOKOVÁ, Beata a Vladimír REMEŠ, 2010. Incubation Feeding and Nest Attentiveness in a Socially Monogamous Songbird: Role of Feather Colouration, Territory Quality and Ambient Environment. *Ethology*. **116**(7), 596–607. ISSN 01791613.
- MCQUILLEN, Harry L. a Larry W. BREWER, 2000. Methodological Considerations for Monitoring Wild Bird Nests Using Video Technology. *Journal of Field Ornithology*. **71**(1), 167–172. ISSN 0273-8570.
- MOORE, L. A., 2007. Population ecology of the southern cassowary *Casuarius casuarius johnsonii*, Mission Beach north Queensland. *Journal of Ornithology*. **148**(3), 357–366. ISSN 00218375.
- MOREAU, Jérôme, Lucie PERROUD, Loïc BOLLACHE, Glenn YANNIC, Maria TEIXEIRA, Niels Martin SCHMIDT, Jeroen RENEERKENS a Olivier GILG, 2018. Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. *Ibis*. **160**(1), 13–22. ISSN 1474919X.

- MORTON, L Martin a Cynthia CAREY, 1971. Growth and the development of endothermy in the Mountain White-crowned Sparrow. *Physiological Zoology*. **44**, 177–189.
- MOUGEOT, F., A. BENÍTEZ-LÓPEZ, F. CASAS, J. T. GARCIA a J. VIÑUELA, 2014. A temperature-based monitoring of nest attendance patterns and disturbance effects during incubation by ground-nesting sandgrouse. *Journal of Arid Environments*. **102**, 89–97. ISSN 01401963.
- MUNGER, James C a James C MUNGER, 2017. International Association for Ecology Home Ranges of Horned Lizards (Phrynosoma): Circumscribed and Exclusive? **62**(3), 351–360.
- NICE, Margaret M., 1954. Problems of Incubation Periods in North American Birds. *Oxford Journals*. **98**(3), 636–639.
- OWENS, Ian P.F., 2002. Male-only care and classical polyandry in birds: Phylogeny, ecology and sex differences in remating opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. **357**(1419), 283–293. ISSN 09628436.
- PIERCE, Andrew J. a Korakoch POBPRASERT, 2007. A portable system for continuous monitoring of bird nests using digital video recorders. *Journal of Field Ornithology*. **78**(3), 322–328. ISSN 0273-8570.
- POGÁNY, Ákos, René E. VAN DIJK, Péter HORVÁTH a Tamás SZÉKELY, 2012. Parental behavior and reproductive output in male-only cared and female-only cared clutches in the Eurasian Penduline Tit (*Remiz pendulinus*). *The Auk*. **129**(4), 773–781. ISSN 00048038.
- POULSEN, Holger, 1970. Nesting Behaviour of the Black-Casqued Hornbill *Ceratogymna atrata* (Temm.) and the Great Hornbill *Buceros bicornis* L. *Nordic Society Oikos*. **1**(1).
- QUINN, John L a Mutsuyuki UETA, 2008. Protective nesting associations in birds. *Ibis*. **150**, 146–167.
- RAJARAMAN, V, 2017. Radio frequency identification. 549–575.
- REBOREDA, Juan C. a Gustavo J. FERNÁNDEZ, 2003. Male Parental Care in Greater Rheas (*Rhea americana*) in Argentina. *The Auk*. **120**(2), 418–428. ISSN 00048038.
- REID, Jane M., Pat MONAGHAN a Graeme D. RUXTON, 2002. Males matter: The occurrence and consequences of male incubation in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **51**(3), 255–261. ISSN 03405443.
- ROMPRÉ, Ghislain a W ROBINSON, 2008. Predation, nest attendance, and long incubation periods of two Neotropical antbirds. *Ecotropica*. **14**(2), 81–87.
- ROSKAFT, E., 1983. Sex-role partitioning and parental care by the rook *Corvus frugilegus*. *Ornis Scandinavica*. **14**(3), 180–187. ISSN 00305693.
- SCHAEFER, V. H., 1980. Geographic Variation in the Insulative Qualities of Nests of the Northern Oriole. *Wilson Bull*. **92**(4), 466–474.

- SCHNEIDER, Eric G. a Scott R. MCWILLIAMS, 2007. Using Nest Temperature to Estimate Nest Attendance of Piping Plovers. *Journal of Wildlife Management*. **71**(6), 1998–2006. ISSN 0022-541X.
- SKRADE, Paul D. B. a Stephen J. DINSMORE, 2013. Egg-Size Investment in a Bird with Uniparental Incubation by Both Sexes. *The Condor*. **115**(3), 508–514. ISSN 00105422.
- SKUTCH, Alexander F., 1957. the Incubation Patterns of Birds. *Ibis*. **99**(1), 69–93. ISSN 1474919X.
- SKUTCH, Alexander F., 1962. The constancy of incubation. *The Wilson Bulletin*. **74**(2), 115–152. ISSN 00435643.
- SLÁDEČEK, Martin, Eva VOZABULOVÁ, Miroslav E. ŠÁLEK a Martin BULLA, 2019. Diversity of incubation rhythms in a facultatively uniparental shorebird – the Northern Lapwing. *Scientific Reports*. **9**(1), 1–11. ISSN 20452322.
- SMITH, Henrik G., Maria I. SANDELL a Måns BRUUN, 1995. Paternal care in the European starling, *Sturnus vulgaris*: Incubation. *Animal Behaviour*. **50**(2), 323–331. ISSN 00033472.
- SMITH, J.A., C.B. COOPER a S.J. REYNOLDS, 2015. Advances in techniques to study incubation. *Nests, Eggs, and Incubation*. 179–195.
- SMITH, Paul A., Sarah A. DAUNCEY, H. Grant GILCHRIST a Mark R. FORBES, 2013. The Influence of Weather on Shorebird Incubation. *Video Surveillance of Nesting Birds*., 89–104.
- STAKE, Mike M. a David A. CIMPRICH, 2003. Using Video To Monitor Predation At Black-Capped Vireo Nests. *The Condor*. **105**(2), 348. ISSN 0010-5422.
- STEARNS, Stephen. C., 1992. Evolution of Life Histories. *Oxford: Oxford University Press*.
- TEAM, R Core, 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. 2019.
- TULP, Ingrid a Hans SCHEKKERMAN, 2007. Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. ISBN 9789090222288.
- VAN DIJK, René E., Dušan M. BRINKHUIZEN, Tamás SZÉKELY a Jan KOMDEUR, 2010. Parental care strategies in Eurasian penduline tit are not related to breeding densities and mating opportunities. *Behaviour*. **147**(12), 1551–1565. ISSN 00057959.
- VARNEY, Joel R. a David H. ELLIS, 1974. Telemetry Egg for Use in Incubation and Nesting Studies. *The Journal of Wildlife Management*. **38**(1), 142–148.
- VARRICCHIO, David J, David J VARRICCHIO, Jason R MOORE, Gregory M ERICKSON, Mark A NORELL, Frankie D JACKSON a John J BORKOWSKI, 2009. Dinosaur Origin. **1826**(2008).
- VERBEEK, Nicolaas A. M., 1972. Daily and Annual Time Budget of the Yellow-Billed Magpie. *Oxford Journals*. **89**(3), 567–582.

- VLECK, Carol M., Lori L. ROSS, David VLECK a Theresa L. BUCHER, 2000. Prolactin and parental behavior in Adelie penguins: Effects of absence from nest, incubation length, and nest failure. *Hormones and Behavior*. **38**(3), 149–158. ISSN 0018506X.
- WARD, David, 1990. Incubation temperatures and behavior of Crowned, Black-winged, and Lesser Black-winged Plovers. *The Auk*. **107**(1), 10–17. ISSN 0004-8038.
- WAUGH, S M, P M SAGAR a D PAULL, 2016. Laying Dates , Breeding Success and Annual Breeding of Southern Royal Albatrosses *Diomedea epomophora epomophora* at Campbell Island During 1964 – 69. **4197**.
- WEBB, D R, 1987. Thermal Tolerance of Avian Embryos: A Review. *The Cooper Ornithological Society*. **89**(4), 874–898.
- WEEDEN, J.S., 1966. Diurnal Rhythm of Attentiveness of Incubating Female Tree Sparrows (*Spizella Arborea*) at a Northern Latitude. *Oxford Journals*. **83**(3), 368–388.
- WESOLOWSKI, Tomasz, 1994. On The Origin Of Parental Care The Early Evolution Of Male And Female Parental Roles In Birds. *The American Naturalist*. **143**(1), 39–58.
- WHITE, Fred N a James L KINNEY, 1974. Avian Incubation. *Science*. **186**(4159), 107–115.
- WITH, Kimberly A. a D. R. WEBB, 1993. Microclimate of Ground Nests: The Relative Importance of Radiative Cover and Wind Breaks for Three Grassland Species. *Oxford Journals*. **95**(2), 401–413.
- ZANETTE, Liana, Paul DOYLE a Steve M. TREMONT, 2000. Food Shortage in Small Fragments: Evidence from an Area-Sensitive Passerine. *Ecology*. **81**(6), 1654–1666.

11. Přílohy

11.1. Kompletní tabulka

Zkratky: PP – Přímé pozorování; DL – Datalogger; VZ – Video-záznam; BIP – biparentální; GYN – gyneparentální, ANP – androparentální

Druh	Publikace	Metoda monitoringu	Lokalita	Počet hnízd	Délka záznamu/ hnízdo [min]	Typ inkubace	Inkubační přítomnost celkem [%]	Inkubační úsek [min]	Inkubační přestávka [min]	Inkubační teplota [°C]
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Experimental evidence for the influence of food availability on incubation attendance and hatching asynchrony in the Australian reed warbler <i>Acrocephalus australis</i>	DL, VZ	Melbourne, Australia	51	70 848	GYN		3.98	3.85	
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Factors Driving Variation in Biparental Incubation Behaviour in the Reed Warbler <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	PP	Polsko	81	120	BIP	75.2			
<i>Aegithalos caudatus</i>	Incubation Behavior of Long-Tailed Tits: Why do Males Provision Incubating Females	PP	Sheffield, Anglie	32	366	GYN	68	24.2	11.7	

<i>Anthus pratensis</i>	Incubation behaviour of the Meadow Pipit (<i>Anthus pratensis</i>) in an alpine ecosystem of Central Europe	VZ	Krkonoše, ČR	18	25 920	GYN	77.19	21	5.53	
<i>Anthus spinoletta</i>	Incubation pattern and foraging effort in the female Water Pipit <i>Anthus spinoletta</i>	PP	Švýcarsko	27	180	GYN	75	22.9	6.6	
<i>Anthus trivialis</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	4	240	GYN	83.8	58.5	14.7	
<i>Carduelis carduelis</i>	THE BREEDING BIOLOGY AND BEHAVIOUR OF THE CONTINENTAL GOLDFINCH <i>CARDUELIS CARDUELIS</i> <i>CARDUELIS CARDUELIS</i> .	PP	Německo	3	540	GYN	92	55	2	
<i>Certhia familiaris</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	1	600	GYN		16	6.5	
<i>Corvus frugilegus</i>	Sex-Role Partitioning and Parental Care by the Rook <i>Corvus frugilegus</i>	VZ	Norsko	5	144 000	GYN				
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Factors Affecting the Presence and Abundance of Generalist Ectoparasites in Nests of Three Sympatric Hole-Nesting Bird Species	VZ	Španělsko	20	39 600	GYN		20	6.2	

<i>Delichon urbicum</i>	Changes in incubation patch and weight in the nesting House Martin	PP	Pertshire, Skotsko	30	120	BIP				
<i>Delichon urbicum</i>	O'Connor, R. J. (1975). Nestling thermolysis and developmental change in body temperature	PP	Oxford, England							34
<i>Erithacus rubecula</i>	Aspects of Courtship and Parental Care of the European Robin <i>Erithacus rubecula</i>	DL	Anglie	44	3360	GYN	67.4	38	14	
<i>Ficedula albicollis</i>	The cost of incubation in relation to clutch-size in the Collared Flycatcher <i>Ficedula albicollis</i>	DL	Swedish island of Gotland in the Baltic	15	8640	GYN		24.2	5.7	
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Thermoregulatory and behavioral responses during incubation of free-living female Pied Flycatchers <i>Ficedula hypoleuca</i>	DL, VZ	Norsko	2	40 320	GYN		14.10	4.15	35.5
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Behavioural responses to ectoparasites in pied flycatchers <i>Ficedula hypoleuca</i> : an experimental study	VZ	Španělsko	91	8190	GYN	63.8	10.5	5.9	

<i>Ficedula hypoleuca</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	11	18 597					34.9
<i>Fringilla coelebs</i>	О гнездовой биологии кавказских подвидов снегирия Pyrrhula pyrrhula и зяблика Fringilla coelebs в Северной Осетии	PP	Severní Osetie	24	840	GYN	64	23	13	
<i>Fringilla coelebs</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	1	18 597					33.9
<i>Fringilla montifringilla</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	3	18 597					33.5

<i>Fringilla montifringilla</i>	Behavior of the <i>Fringilla montifringilla</i> during incubation on the islands of the Kandalash Bay of the White Sea	PP	Kandalakšský záliv, Bílé moře	18	15 180	GYN	77.2	19.1	4.9	
<i>Galerida cristata</i>	Notes On The Breeding Biology Of The Crested Lark	PP	Gaza, Jižní Palestine	4	73	GYN		11.7	10	
<i>Hirundo rustica</i>	Time and Energy Constraints During Incubation in Free-Living Swallows (<i>Hirundo rustica</i>): An Experimental Study Using Precision Electronic Balances	PP	Anglie	2	150	GYN		60	4.1	
<i>Loxia curvirostra</i>	A Late Summer Nest of the Red Crossbill in Colorado	PP	Colorado	1	180	GYN		145.7	4.33	
<i>Motacilla alba</i>	Breeding Ecology of <i>Motacilla alba</i> and <i>M. Grandis</i> and their Interspecific Relationship	PP	Univerzita Ibaraki, Japonsko	1	2736	BIP	92	22.1	8.2	
<i>Motacilla cinerea</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	4	240	BIP		40	1.5	

<i>Motacilla flava</i>	On the Nesting of Black-Headed Wagtail in the Golodnaya Step	PP	Mirzacho'l, Uzbekistán	20	660	GYN		36.19	25.18	
<i>Muscicapa striata</i>	Prey selection and the search strategy of the spotted flycatcher (<i>Muscicapa striata</i>): A field study on optimal foraging	PP	Anglie	4	896	GYN		16.7	7	
<i>Muscicapa striata</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	1	18 597					35.4
<i>Parus major</i>	Female great tits <i>Parus major</i> do not increase their daily energy expenditure when incubating enlarged clutches	PP, DL, VZ	Nizozemsko	35	144	GYN		24.9	8.6	
<i>Parus major</i>	Incubation during the Egg-Laying Period in Relation to Clutch-Size and Other Aspects of Reproduction in the Great Tit <i>Parus major</i>	VZ	Norsko	37	20 424	GYN	72			36

<i>Passer domesticus</i>	Division of Labor: Incubation and Biparental Care in House Sparrows (<i>Passer Domesticus</i>)	PP	USA	47	240	BIP		11.5	18.2	
<i>Periparus ater</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	4	18 597	GYN				
<i>Phoenicurus ochruros</i>	Breeding Ecology of the Black Redstart <i>Phoenicurus ochruros</i> at a Tibetan Site, with Special Reference to Cooperative Breeding	PP	Severní Tibet	12	678	GYN	48.8	15.8	9	
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	4	300	GYN	70.9	33	12.7	
<i>Pica pica</i>	Nest size affects clutch size and the start of incubation in magpies: an experimental study	PP	Španělsko	69		GYN				

<i>Poecile montanus</i>	Incubation and Regulation of Egg Temperature in the Willow Tit <i>Parus montanus</i>	DL	Norsko	3	95 040	GYN		20.9	6.45	36.4
<i>Poecile montanus</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	3	18 597	GYN				
<i>Poecile palustris</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature'	DL	Norsko	4	18 597	GYN				34.4
<i>Prunella collaris</i>	The polygynandrous mating system of the alpine accentor, <i>Prunella collaris</i> . I. Ecological causes and reproductive conflicts	PP	Francie	12	180	GYN				

<i>Prunella modularis</i>	Biology of <i>Prunella modularis</i> on the Northern Slopes of the Greater Caucasus	PP	Severní Kavkaz	16	570	GYN	75.7	32.3	11.4	28.9
<i>Prunella modularis</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	2	18 597					35
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Materials of the nesting and feeding of the bullfinch <i>Pyrrhula pyrrhula</i> on the islands of the Kandalash Bay(White Sea)	PP	Kandalakšský záliv, Bílé moře	49	2880	GYN		108.8	12.5	
<i>Regulus regulus</i>	Egg-Laying and Regulation of Egg temperature during Incubation in the Goldcrest <i>Regulus regulus</i>	DL	Norsko	4	25 920	GYN	74.3	22.35	7.15	36.5

<i>Regulus regulus</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	2	18 597					35.03
<i>Regulus regulus</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	2	240	GYN	93.1		18.5	
<i>Remiz pendulinus</i>	Parental care strategies in Eurasian penduline tit are not related to breeding densities and mating opportunities	PP	Nizozemsko a Maďarsko	76	15 a 60	GYN, ANP				
<i>Remiz pendulinus</i>	Parental behavior and reproductive output in male-only cared and female-only cared clutches in the Eurasian Penduline Tit (<i>Remiz pendulinus</i>)	PP, VZ	Maďarsko	28	180	GYN, ANP				
<i>Riparia riparia</i>	Timing of Laying by Swallows (<i>Hirundo rustica</i>) and Sand Martins (<i>Riparia riparia</i>)	PP, DL	Centrální Skotsko	2	20 160		79.04			

<i>Sitta europaea</i>	Factors Affecting the Presence and Abundance of Generalist Ectoparasites in Nests of Three Sympatric Hole-Nesting Bird Species	VZ	Valsaín, Španělsko	12	39 600	GYN	69.8	26	13.2	
<i>Sturnus vulgaris</i>	INCUBATION IN THE STARLING, STURNUS VULGARIS resolution of the conflict between egg care and foraging	PP	Nizozemsko	15		BIP				
<i>Sturnus vulgaris</i>	Males matter: the occurrence and consequences of male incubation in starlings (<i>Sturnus vulgaris</i>)	DL	Španělsko	38	17 280	GYN, BIP		42.3		
<i>Sturnus vulgaris</i>	Paternal care in the European starling, <i>Sturnus vulgaris</i> : incubation	VZ		67	8710	BIP, GYN		36.5		
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	3	270	GYN	92.5		7.5	
<i>Turdus iliacus</i>	The breeding biology of the Redwing (<i>Turdus iliacus</i> L.)	PP	Joroinen, Finsko	12	120	GYN	50		6.5	37.2
<i>Turdus merula</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	1	240	GYN	90.5	59	5.7	

<i>Turdus pilaris</i>	Incubating Female Passerines Do Not Let the Egg Temperature Fall below the 'Physiological Zero Temperature' during Their Absences from the Nest	DL	Norsko	1	18 597					34.18
<i>Turdus viscivorus</i>	Songbirds in the Subalpine of Tien Shan	PP	Kazachstán	4	350	GYN	84.3	57.5	9	
<i>Vrabc polní</i>	CLUTCH-SIZE, INCUBATION AND HATCHING SUCCESS IN THE HOUSE SPARROW AND TREE SPARROW PASSER SPP. AT OXFORD	PP	Anglie	150	360 000	GYN				

11.2. Typ inkubace

Gyneparental	Biparental	Androparental
<i>Sitta europaea</i>	<i>Delichon urbicum</i>	<i>Remiz pendulinus</i>
<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Motacilla alba</i>	
<i>Turdus viscivorus</i>	<i>Motacilla cinerea</i>	
<i>Turdus iliacus</i>	<i>Remiz pendulinus</i>	
<i>Corvus frugilegus</i>	<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	
<i>Galerida cristata</i>	<i>Passer domesticus</i>	
<i>Motacilla flava</i>		
<i>Turdus merula</i>		
<i>Regulus regulus</i>		
<i>Loxia curvirostra</i>		
<i>Ficedula albicollis</i>		
<i>Ficedula hypoleuca</i>		
<i>Muscicapa striata</i>		
<i>Anthus spinoletta</i>		
<i>Anthus trivialis</i>		
<i>Anthus pratensis</i>		
<i>Aegithalos caudatus</i>		
<i>Remiz pendulinus</i>		
<i>Fringilla montifringilla</i>		
<i>Fringilla coelebs</i>		
<i>Prunella modularis</i>		
<i>Prunella collaris</i>		
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>		
<i>Phoenicurus ochruros</i>		
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>		
<i>Carduelis carduelis</i>		
<i>Pica pica</i>		
<i>Troglodytes troglodytes</i>		
<i>Poecile palustris</i>		
<i>Parus major</i>		
<i>Poecile montanus</i>		
<i>Cyanistes caeruleus</i>		
<i>Periparus ater</i>		
<i>Certhia familiaris</i>		
<i>Sturnus vulgaris</i>		
<i>Hirundo rustica</i>		
<i>Passer montanus</i>		