

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE

INKUBAČNÍ RYTMY SLUKY LESNÍ (*SCOLOPAX RUSTICOLA*) A BEKASINY
OTAVNÍ (*GALLINAGO GALLINAGO*)

DIPLOMOVÁ PRÁCE

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

Diplomant: Bc. Kateřina Trejbalová

2022

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Kateřina Trejbalová

Inženýrská ekologie
Ochrana přírody

Název práce

Inkubační rytmy sluky lesní (*Scolopax rusticola*) a bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*)

Název anglicky

Incubation rhythms of the Woodcock (*Scolopax rusticola*) and Common Snipe (*Gallinago gallinago*)

Cíle práce

Cílem teoretické části práce bude důkladné shrnutí současných znalostí o inkubačních rytmech ptáků, se zaměřením na uniparentální druhy. V rámci praktické části se studentka zaměří na analýzu inkubačních rytmů u sluky lesní (*Scolopax rusticola*) a bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*), a to zejména vzhledem k denní době, inkubační periodě, sezoně a míře ukrytí hnízda ve vegetaci.

Metodika

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

V rámci praktické části budou analyzována inkubační data obou modelových druhů, získaná jednak v ČR v rámci terénních prací týmu behaviorální ekologie, a jednak poskytnutá v rámci mezinárodní spolupráce institutem Maxe Plancka v Německu. Data budou sbírána na různých lokalitách, s využitím teplotních a vlhkostních dataloggerů, umístěných přímo do nalezených hnízd. Do sběru dat v ČR se studentka sama intenzivně zapojí. Statistické zpracování dat proběhne v programu R.

Doporučený rozsah práce

40

Klíčová slova

Inkubační rytmus, uniparentální inkubace, bekasina otavní, sluka lesní, bahňáci

Doporučené zdroje informací

- Bulla, M., Prüter, H., Vítnerová, H., Tijssen, W., Sládeček, M., Alves, J. A., ... & Kempenaers, B. (2017). Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Scientific reports*, 7(1), 1-9.
- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., ... & Kempenaers, B. (2016). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, 540(7631), 109-113.
- DEEMING, D C. *Avian incubation : behaviour, environment, and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002. ISBN 0-19-850810-7.
- DEEMING, D C. – REYNOLDS, S J. *Nests, eggs, and incubation : new ideas about avian reproduction*. New York, NY: Oxford University Press, 2015. ISBN 978-0-19-871866-6.

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 24. 2. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 25. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 27. 03. 2022

ČESTNÉ PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem diplomovou/závěrečnou práci na téma: Inkubační rytmy sluky lesní (*Scolopax rusticola*) a bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*) vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

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

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

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

V Praze dne

.....

(podpis autora práce)

PODĚKOVÁNÍ

Chtěla bych nejprve poděkovat svému vedoucímu diplomové práce Mgr. Martinu Sládečkovi, Ph.D. za odborné vedení, za pomoc a rady při zpracovávání této práce. Dále bych chtěla poděkovat Martinu Bullovi, Barboře Bulla, Johannesu Metlerovi a Tiagu Rodriguesovi za poskytnutí zahraničních dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat prof. Dr. Mgr. Miroslavu Šálkovi, Ing. Kateřině Brynychové, Mgr. Lucii Peškové a Ing. Veronice Firlové za poskytnutí cenných rad při terénních průzkumech. Samozřejmě děkuji také své rodině a přátelům za jejich podporu v průběhu celého studia.

V Praze dne

.....

(podpis autora práce)

Abstrakt

Inkubační rytmy při hnízdění představují velice podstatnou roli pro vývoj embrya a zároveň pro následnou kondici kuřat. Sestávají se z inkubačních sezení a inkubačních přestávek. Délka těchto period je různá mezi druhy i mezi hnízdícími páry. Celková inkubační přítomnost je rozlišná také mezi hnízdními strategiemi, zpravidla je delší pro biparentální jedince v porovnání s uniparentálními.

Právě pro uniparentálně inkubující jedince jsou periody inkubačních rytmů zásadní, protože je musejí načasovat velice pečlivě. Hlavní limitaci představuje omezený čas pro shánění potravy. Jedná se tedy o určitý princip trade-off mezi potřebami inkubujícího jedince a inkubací vejce.

Tato diplomová práce je zaměřena na popis inkubačních rytmů sluky lesní (*Scolopax rusticola*) a bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*). Modelové druhy mají stejnou obvyklou velikost snůšky obsahující 4 vejce. Za faktory ovlivňující inkubační rytmy byly předpokládány denní doba, inkubační perioda, sezona a míra ukrytí hnízda ve vegetaci.

Celkem bylo analyzováno 11 hnízd modelových druhů na 6 lokalitách v Evropě. Bylo zjištěno, že celková inkubační přítomnost je u sluky lesní 85,1 % a u bekasiny otavní 80,5 %, což představuje typickou inkubační přítomnost u uniparentálních druhů. Dále díky datům získaným z teplotních a vlhkostních záznamníků umístěných v jednotlivých hnízdech byly vysvětleny některé rozdíly v inkubačních rytmech modelových druhů. Rozdíly v délce inkubačních rytmů vykazovaly oba druhy. Sluka lesní měla celkově delší inkubační sezení než bekasina otavní. Inkubační přestávky byly rovněž delší pozorovány u sluky lesní. Dále byl prokázán vliv denní doby a dne v rámci periody na celkovou inkubační přítomnost. Nebyly prokázány žádné rozdíly inkubačních rytmů v závislosti na sezoně či míře ukrytí hnízda ve vegetaci.

Klíčová slova: inkubační rytmus, uniparentální inkubace, bekasina otavní, sluka lesní, bahňáci

Abstract

Incubation rhythms during nesting represent a very important role for development of embryo and then for the condition of the chicken. The rhythms consist of bouts and gaps. The length of this period is variable in between the species and even in between the pairs. Overall nest attendance differs among incubation strategies, usually is longer for biparental birds in comparison with the uniparental ones.

The periods of incubation rhythms are essential especially for the uniparentally incubating individuals, because they need to time it very thoroughly. The main issue is the limited period of time for foraging. It is trade-off between needs of adults and eggs.

This thesis was focused on research of incubation rhythms of Eurasian woodcock (*Scolopax rusticola*) and Common Snipe (*Gallinago gallinago*). These model species have the same clutch size with 4 eggs. Factors influencing incubation rhythms were assumed to be the time of the day, incubation period, season and rate of hiding the nest in the vegetation.

Overall 11 nests of model species at 6 localities in Europe were analyzed. It was found that the overall nest attendance is 85,1 % for Eurasian woodcock and 80,5 % for Common snipe, which represents a typical overall nest attendance for uniparental species. Some differences in the incubation rhythms were explained due to the dates from temperature and humidity dataloggers placed in each of the nests. Both species had differences in the length of incubation rhythms. Eurasian woodcock had a longer bouts than the Common Snipe. The longer gaps were also at the Eurasian woodcock. The time of the day and incubation period had an influence on the overall nest attendance. There were no differences in incubation rhythms depending on the season or the rate of hiding the nest in the vegetation.

Key words: incubation rhythm, uniparental incubation, Common Snipe, Eurasian Woodcock, shorebirds

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Literární rešerše.....	2
2.1. Inkubace	2
2.1.1 Délka inkubace	2
2.1.2 Velikost snůšky a vajec.....	3
2.2. Uniparentální a biparentální hnízdní strategie.....	6
2.3. Inkubační rytmy	7
2.3.1 Teplota.....	10
2.3.2 Predace	11
2.3.3 Inkubační strategie	14
2.4. Modelové druhy	17
2.4.1 Sluka lesní (<i>Scolopax rusticola</i>).....	17
2.4.2 Bekasina otavní (<i>Gallinago gallinago</i>).....	19
3. Cíle práce	21
4. Metodika	21
4.1. Charakteristika studijního území	21
4.2. Terénní průzkum	22
4.3. Analýza dat.....	23
4.3.1 Data s grafy inkubačních rytmů	23
4.3.2 Datové soubory inkubačních rytmů	25
4.3.3 Smíšené modely	26
5. Výsledky	27
5.1. Velikost vzorku	27
5.2. Popis inkubačních rytmů.....	27
5.3. Délka inkubačních sezení	29
5.4. Délka inkubačních přestávek.....	32

5.5. Celková inkubační přítomnost v rámci hodiny	35
6. Diskuse.....	38
7. Závěr a přínos práce.....	43
8. Přehled literatury a použitých zdrojů	44
9. Přílohy	54

1. Úvod

Hnízdění a s ním spojená inkubace s inkubačními rytmy je velmi podstatnou součástí správné pochopení ekologie ptáků. Zároveň informace o hnízdní biologii jsou důležité z pohledu budoucí ochrany a managementu ekosystémů. Studie Xiao et al. (2017) zabývající se právě znalostí hnízdění z pohledu délky inkubace, délky hnízdění a velikosti snůšky poukazuje na znalosti ohledně této problematiky. Celkem bylo do výzkumu zapojeno 10 000 různých druhů ptáků. Bylo zjištěno, že úplné informace o hnízdní biologii jsou popsány u pouhých 30 % a 40 % zahrnuje pouze částečné znalosti. U zbylých 30 % druhů ptáků nebylo hnízdění nikdy popsáno. Zároveň se vědomosti rozrůžňují mezi polokoulemi, podnebnými pásy, habitaty, skupinami. Celkově jsou nejméně známe druhy pěvců obývajících lesy v tropických oblastech jižní polokoule, naopak nejznámější jsou druhy obývajících mořská pobřeží mírného pásu na severní polokouli.

U skupiny bahňáků je hnízdní biologie vcelku dobře známa. Byla popsána u několika druhů, které se lišili svým hnízdním prostředím napříč různými podnebnými pásy. Extrémní chladné podmínky Arktidy využívá pro rozmnožování na příklad jespák srostloprstý (*Calidris pusilla*) jeho inkubační rytmy jsou popsány ve studii Bulla et al. (2014). Naopak čejka černoprsá (*Vanellus indicus*) se o snůšku stará v suchém a velmi teplém prostředí Dubaje, závislost inkubace a predačního tlaku popisuje Sládeček et al. (2021). Dalším vlivem na inkubaci v podobě kryptického zbarvení se zabývala studie Ekanayake et al. (2015), výzkum probíhal na kulíku rezavotemenném (*Charadrius ruficapillus*) v Austrálii.

V České republice bylo popsáno hnízdění čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*), na příklad využití vokalizace v průběhu inkubace popisuje Sládeček et al. (2019). Dalším druhem bahňáka byl kulík říční (*Charadrius dubius*), výběrem hnízdního prostředí spíše u rybníka, než v poli se zabývala studie Cepáková et al. (2007). Nicméně velmi neznámými druhy jsou sluka lesní (*Scolopax rusticola*) a bekasina otavní (*Gallinago gallinago*). Vzhledem k jejich skrytému způsobu života (Svensson et al., 2012) je informací o jejich hnízdění, a především o inkubaci samotné velmi málo.

2. Literární rešerše

2.1. Inkubace

Inkubace je popisována jako stav, kdy jsou vejce zahřívána dospělým jedincem na určitou teplotu, která zajistí vývoj embryí (Ryves, 1943). U většiny ptáků probíhá přímo, kdy dospělý jedinec zahřívá vejce svým vlastním tělem (Turner, 2002). Metabolické potřeby inkubujícího jedince jsou vyšší při inkubaci větší snůšky (Reid et al., 2002). Inkubační perioda začíná snesením posledního vejce snůšky a je ukončena vylíhnutím posledního kuřete (Hoodless et Coulson, 1998). Inkubace tedy představuje určitý typ trade-off mezi inkubací vajec a potřebami dospělého jedince.

Pro vejce samotné, je velmi podstatné, aby se v průběhu inkubace nepřehřálo či naopak nepromrzlo. Za optimální inkubační teplotu je považován interval mezi 36 °C a 39 °C (Reid et al., 2002). Martin et al. (2007) udává inkubační teplotu v rozmezí od 32 °C do 37 °C s optimem mezi 34 °C a 37 °C. Pro snímání této teploty jsou využívány teplotní sondy umístěné uprostřed hnízda ve snůšce na úrovni vršků vajec, samotný teplotní záznamník je pak umístěn přibližně 0,5 m vedle hnízda, tato teplota se snímá každé 2 minuty (Bulla et al., 2014). Inkubující jedinci tedy prvotně udržují stálou teplotu vajec. Ovšem nemohou inkubovat vejce 100 % času, jelikož si musejí na příklad sehnat potravu (Tulp et Schekkerman, 2006). Čas strávený inkubací snůšky a čas strávený mimo hnízdo je popisován pomocí inkubačních rytmů, které jsou detailněji popsány v samostatné kapitole.

2.1.1 Délka inkubace

Délka inkubace se liší napříč skupinami, pohybuje se od 11 do 90 dní (Nice, 1954), na příklad pěnkavák černočelý (*Montifringilla davidiana*) inkubuje svá vejce v průměru 11,7 dne, břehule říční (*Riparia riparia*) 14,7 dne a poštolka obecná (*Falco tinnunculus*) 27 dní (Liu et al., 2021). Může se ovšem lišit i u druhů, které spadají do jednoho řádu. Jespák srostloprstý inkubuje 19 dní, kulík bledý (*Pluvialis squatarola*) inkubuje oproti němu výrazně déle, je udáváno přibližně 28 dní (Weiser et al., 2018). Galbraith (1988) udává inkubační dobu vajec čejky chocholaté průměrně na 25 dní, interval se pohybuje mezi 21 až 28 dny. Zkrácení inkubační doby nastalo především ke konci hnízdní sezony, protože dospělci vynaložili do inkubace větší úsilí, a zároveň byla okolní teplota vyšší oproti té na začátku hnízdního období.

Rahn et al. (1974) zdůvodňují variabilitu délky inkubace rozdílnou hmotností vajec, udávají, že čím jsou vejce větší, tím je potřeba delší doba na jejich inkubaci. Ovšem Martin (2002) popisuje rozdílnost doby inkubace i pro stejnou hmotnost vajec pěvců, a za hlavní důvod variability udává geografickou polohu hnízda. Čím jižněji se hnízdo nachází, tím bude délka inkubace delší z důvodu nižší pozornosti dospělých jedinců o hnízdo. Což ovšem vyvrací studie Tieleman et al. (2004) zabývající se hnízděním především uniparentálních pěvců, která nepotvrdila závislost délky inkubace na snížené pozornosti inkubujícího jedince. Za další vysvětlení variability je pokládána teplota vejce a jak je teplota udržována, v jižnějších částech zeměkoule bylo zjištěno, že ptáci na jihu nechávají svá vejce více vychladnout než ptáci inkubující na severu, proto na jihu trvá inkubace déle (Martin et al., 2007). Další vliv na délku inkubace může mít také doba zahnízdění, Weiser et al. (2018) zmiňují, že pokud ptáci zahnízdí později v sezóně, může se zkrátit doba inkubace až o 10-13 %. Za hlavní důvod zkrácení inkubace je považována kratší optimální doba po vylíhnutí, kuřata musejí dospívat o něco rychleji než ta narozená na začátku hnízdní sezony. Zahnízdění i samotná inkubace se ovšem může posunout i opačným směrem. Při dostatku potravy na hnízdních lokalitách mohou zahnízdit dříve, díky tomu mohou potom stihnout vícero hnízdění během jedné sezony.

2.1.2 Velikost snůšky a vajec

Stejně jako délka inkubace, tak i velikost snůšky a vajec se může lišit. Počet vajec ve snůšce může být od jednoho vejce po několik desítek. Každý druh má stanovenou svoji optimální velikost snůšky, ta většinou závisí na dostupnosti potravy a schopnosti rodičů potravu shánět (Aparicio, 1993). Flint et al. (1996) také zmiňují závislost specifické velikosti snůšky vrubozobých ptáků na fenotypu daného jedince, tedy spojení vlivu dědičných informací a vlivu prostředí. Nejsilnější je tento vztah pro snůšky pohybující se od 5 do 10 kusů vajec. Další ovlivnění velikosti snůšky může být také geografické určení hnízda, kdy jsou pozorovány gradienty mezi severem a jihem. Tento trend byl popsán pomocí Ashmolovy hypotézy, která popisuje nižší variabilitu velikosti snůšky v rámci jednoho regionu. Bylo zjištěno, že pěvci hnízdící v tropech mají snůšku menší obsahující 2 až 3 vejce než pěvci v chladnějších arktických oblastech s velikostí 4 až 6 vajec. Za rozdílností velikosti snůšek mezi vzdálenými oblastmi pravděpodobně stojí především míra evapotranspirace, počasí a dostupnost potravy v hnízdní sezóně i mimo ni (Ricklefs, 1980).

I velikost snůšky může být někdy proměnlivá, tedy vyskytuje se zde odchylka od optimálního stavu. Zde ovšem bývá větší variabilita mezi skupinami než mezi druhy stejné skupiny. Bahňáci vykazují poměrně malou variabilitu v počtu vajec na snůšku, u většiny druhů snůška obsahuje 4 vejce (viz obr. 1), jen u některých druhů je snůška menší se 2 nebo 3 vejci (del Hoyo et al., 1996). Ovšem velikost snůšky se může lišit i v rámci jednoho druhu v průběhu sezony, na příklad vrabec domácí (*Passer domesticus*) může snést v jedné sezoně několik snůšek různé velikosti, snůšky mohou obsahovat 1 až 8 vajec (Westneat et al., 2009).

Variabilitu závislou na věku samice popisuje Aparicio (1993) ve své studii. Bylo pozorováno, že odchylek se dopouštějí především mladší samice, které snesou snůšku jiné než ideální velikosti snůšky. Jednalo se spíše o menší velikosti. Starší jedinci díky získaným zkušenostem snášejí ve většině případů snůšku optimální velikosti. Ovšem u vrabce domácího byly pozorovány odchylky i u starších jedinců, jak udává Hatch et Westneat (2007) ve své studii. Velikost snůšek byla porovnáována mezi jednoletými a dvou či víceletými jedinci. Čím starší byli jedinci, tím více vajec bylo pozorováno ve snůšce. Zároveň to souvisí i s počtem odchovaných mláďat, který byl větší u starších jedinců z větší velikosti snůšky. Za hlavní důvod větší velikosti snůšky bylo udáváno brzké načasování hnízdění, jedinci tedy první rok získají zkušenosti a druhý rok zahrní co nejdříve a zajistí tak vyšší úspěšnost pro svá mláďata. Nehraje zde roli pouze věk samice, ale také doba zahrní. Weiser et al. (2018) poukazují na to, že při zahrní později v sezoně počet vajec bahňáků ve snůšce klesá. Bylo to potvrzeno na příklad u kulíka kanadského (*Charadrius semipalmatus*), kdy pravděpodobnost snesení 4 vajec klesla z 96 % na pouhých 21 %.



Obrázek 1: Typická snůška čejky chocholaté. Hrachové pole, Česká republika.

Není ovšem důležitý pouze počet vajec ve snůšce, ale také jejich objem. Důvodem je především závislost stavu mláďete na objemu vejce. Jak je tomu u čejky chocholaté popisuje Kubelka et al. (2019), který udává, že čím větší je objem vejce, tím je mláďe těžší a má lepší kondici. Což potvrzuje i Galbraith (1988), který zmiňuje také důležitou roli samice. Čím větší a těžší byla, tím spíše byla schopna snést větší vejce. Což přímo souviselo se schopností kuřat přežít. Bylo prokazatelné, že kuřata z objemnějších vajec vykazovala lepší kondici ve 3 parametrech v porovnání s těmi z menších vajec. Prvním byla větší zásoba bílkovin, tuků, cukrů a vody, druhým větší velikost těla a třetím hustější prachové peří. U krmivých druhů je stav kuřat podstatný i z pohledu pečujících rodičů. Pokud jsou kuřata zdatnější, tím spíše přežijí i dospělí jedinci. Ještě podstatnější je kondice kuřat u nekrmivých druhů, jelikož se o sebe kuřata musejí z větší části postarat sama (Walters, 1982).

Vliv stanoviště na objem vajec popisuje Galbraith (1988), jednalo se o plochy s intenzivním obhospodařováním a o neúrodné plochy, modelovým druhem byla čejka chocholátá. Byl potvrzen vliv stanoviště. Na neúrodných plochách byla horší dostupnost potravy a byla zde pozorována menší vejce. Což souviselo jednak s tělesnou kondicí samice, ale také bylo opět potvrzeno, že pokud snůška obsahovala méně vajec, tak byla vejce menší. Na plochách s intenzivně obhospodařovanou ornou půdou byla vejce prokazatelně větší, bylo to potvrzeno pro první i náhradní snůšky. Kubelka et al. (2019) naopak vliv habitatu na objem vajec čejky chocholaté vyvrací. Jednalo se o plochy: zoraná pole, louka, plocha s ozimými plodinami, plocha s jarními plodinami, plocha s jetelem a ostatní plochy. Jedinou plochou, kde byla vejce o něco menší byly plochy s jarními plodinami.

Další proměnnou závislosti velikosti vajec může být sezona. Zmenšování vajec v průběhu sezony popisuje Weiser et al. (2018). U jespáka srostloprstého bylo pozorováno zmenšení vajec z 6,6 ml na 6,3 ml. Jako hlavní důvod uvádějí, že samice investují do vajec více energie na začátku hnízdní sezony než na jejím konci. Další potvrzení o zmenšení objemu vajec v průběhu sezony popisuje Kubelka et al. (2019), byla zkoumána mimo jiné závislost objemu vajec čejky chocholaté na environmentálních faktorech. Byla prokázána závislost na sezoně, kdy se průměrný objem vejce na konci sezony zmenšil o 6,5 % oproti stavu na jejím začátku. Byly zde popsány tři hlavní důvody. Konkrétně se jedná o vyčerpání energie v průběhu hnízdní sezony, nižší dostupnost potravy na konci sezony a také pozdější hnízdění mladších

samic, které mají menší vejce. Také velikost vajec kulíka pastvinného (*Charadrius montanus*) je větší na začátku hnízdní sezony než v jejím průběhu, předpokládá se, že to může ovlivňovat změna klimatu (Skrade et Dinsmore, 2013). Ovšem studie Kwon et al. (2018) zabývající se vlivem klimatu na změny velikostí vajec jespáka aljašského (*Calidris mauri*), jespáka srostloprstého a lyskonoha úzkozobého (*Phalaropus lobatus*) nepotvrdila souvislost změn teplot a velikost vajec. Změnila se však doba zahnízdění. Studované druhy snesly svoji snůšku v průměru o 5 dní později než v minulosti. Posun hnízdní sezony potvrzuje studie Musters et al. (2010) u čejky chocholaté. Zdůvodněním jsou teplejší jara. Celkový posun od roku 1960 činil v průměru 8,5 dne. Avšak u břehouše černoocasého (*Limosa limosa*) tento trend prokázán nebyl. Tyto dva druhy se liší délkou migrační trasy. Čejka chocholatá má migrační trasu výrazně kratší než břehouš černoocasý. Právě délka trasy může stát za schopností přizpůsobit se dřívější možnosti zahnízdění. Při kratší migraci jsou menší ztráty energie, a také se ptáci nemusejí přizpůsobovat výrazně změněným abiotickým podmínkám jako při dlouhé migraci.

2.2. Uniparentální a biparentální hnízdní strategie

U ptáků lze pozorovat dvě hlavní inkubační strategie. Převládají biparentálně inkubující druhy, kdy inkubují oba rodiče. U uniparentálních druhů, inkubuje pouze jeden z rodičů (Cockburn, 2006). Strategie je rozlišována napříč skupinami, dokonce mohou být rozdílné i u blízké příbuzných druhů. Mohou se ovšem lišit i mezi hnízdícími jedinci, na příklad jespák písečný může na stejné lokalitě inkubovat uniparentální i biparentální hnízdní strategií. Pro zjištění, jakou strategií je hnízdo inkubováno se využívají na příklad RFID čipy spolu s teplotními záznamníky (Reneerkens et al., 2011), které jsou zmíněny později v kapitole o inkubačních rytmech.

Székely et Reynolds (1995) popisují evoluci rodičovské péče na příkladu bahňáků. Byl zjištěn trend, kdy se uniparentální péče samcem výrazně zredukovala, a stala se z ní péče biparentální či uniparentální samicí. Ve studii Bulla et al. (2017) je popisován přechod některých biparentálně inkubujících druhů na uniparentální strategii v průběhu inkubace, tento přechod byl potvrzen u 8 z 15 studovaných druhů na příklad u jespáka aljašského nebo jespáka dlouhokřídlého (*Calidris bairdii*), naopak nebyl pozorován na příklad u kulíka kanadského nebo u kameňáčka pestrého (*Arenaria interpres*). Bylo zjištěno, že za přechodem na uniparentální strategii stojí odchod

jednoho z rodičů v průběhu inkubace, častěji odcházela samice a hnízdo inkuboval samec. Tento přechod mezi strategiemi se podepsal rovněž na úspěšnosti snůšek, u 5 z 8 druhů bylo v průměru pozorováno 27 % úspěšně vylíhlých snůšek. Přechod na uniparentální inkubaci byl také pozorován u čejky chocholaté v případě snesení druhé posloupné snůšky, která byla inkubována pouze samicí na rozdíl od první snůšky, kterou inkubovaly oba rodiče (Blomqvist et Johansson, 1994).

2.3. Inkubační rytmy

Doba strávená inkubací a doba strávená mimo hnízdo představují dohromady inkubační rytmy. Pro jejich popis byly zavedeny jednotlivé pojmy. Některé mimo jiné popisuje i Sládeček et al. (2019). Byla popisována ‚inkubační přestávka‘ což označuje jakékoli časové období, kdy byla snůška ponechána bez dozoru inkubujících rodičů. Pro biparentálně hnízdící druhy je vhodné zahrnout do pojmů i pojem ‚mezera při výměně‘, která označuje dobu, kdy se rodiče na hnízdě vyměnily během inkubační přestávky. Naopak přítomnost inkubujícího jedince na hnízdě lze považovat za ‚inkubační sezení‘ (Bulla et al., 2016). ‚Celková inkubační přítomnost‘ označuje celkovou dobu inkubace, většinou je udávána v procentech času stráveného dospělci na hnízdě (Norton, 1972).

Rodiče se u biparentálních jedinců za dobu inkubace několikrát vystřídají v sezení na snůšce. Délka periody může být rozdílná. Některé druhy se řídí dle 24hodinového cirkadiánního rytmu a střídají se tedy na základě denní doby, zda je den či noc, což bylo pozorováno u vodouše žlutohého (*Tringa flavipes*). Nicméně u většiny druhů tyto inkubační rytmy tomuto vzorci neodpovídají a pár se na snůšce mění na příklad na základě svých energetických potřeb či antipredační strategie. Kulík kanadský je schopný se v průběhu dne vystřídát až 20x, naproti tomu slukovec dlouhozobý (*Limnodromus scolopaceus*) může mít inkubační sezení až 50 hodin. Doba strávená na hnízdě se také může lišit mezi jednotlivými pohlavími. Na příklad samice čejky chocholaté tráví na hnízdě více času než samec (Sládeček et al., 2019). Stejně tak tomu bylo u jespáka srostloprstého ve studii Bulla et al. (2014). Byla pozorována častější inkubační sezení u samic, v průměru samice inkubovaly vejce o 51 minut déle než samec. Bylo pozorováno, že samice inkubuje vejce přibližně 11,5 hodiny, a samec 10,7 hodiny. Předpokládalo se, že za pohlavními rozdíly stojí rozdílná hmotnost pohlaví. Samice jsou těžší a měly by tedy mít větší zásoby energie na dobu inkubace, ovšem tento fakt potvrzen nebyl. Stejně tak obrana teritoria samcem. Vzhledem

k tomu, že obrana byla pozorována především na počátku hnízdní sezony, dalo se předpokládat, že v této době by samec inkuboval méně. Ovšem i v pozdější hnízdní době byly pozorovány případy, kdy samice inkubovala déle než samec. Lze tedy předpokládat, že je zde závislost na rozdělení péče mezi pohlavími, samice inkubuje vejce déle, ale mláďata naopak opouští dříve.

S výměnou jedinců na hnízdě je spojena vokalizace a obecně správné načasování střídání rodičů na snůšce. Chování při inkubaci a výměny v párech bylo popisováno ve studii Sládeček et al. (2019) na čejce chocholaté. Bylo zjištěno, že se pár lépe synchronizoval díky využití vokalizace při odletu z hnízda. Především samice využívala vokalizaci při opuštění hnízda letem, takto hnízdo opouštěla především v průběhu dne. V noci z hnízda odcházela a vokalizaci nepoužila, aby nepřilákala vokalizací predátory. I přes použití vokalizace samec přiletěl o něco později než bez použití vokalizace, na druhou stranu jeho přilet na hnízdo byl pravděpodobnější. Za lepší synchronizaci mohou stát zkušenosti obou pohlaví získané v průběhu inkubace, u jespáka srostloprstého bylo pozorováno, že se mezery při výměnách zkracovaly v závislosti na přibývajícím inkubačním čase, ke konci inkubace dokonce v několika případech mezery při výměně mezi pohlavími vůbec nenastaly (Bulla et al., 2014).

U uniparentálně hnízdicích druhů je většinou jasné, který rodič zrovna sedí na hnízdě, jelikož se o hnízdo stará po celou dobu pouze jeden. Ovšem u biparentálně hnízdicích druhů to není až tak jednoduché, zvláště pokud druh nevykazuje sexuální dimorfismus, a tedy i při využití videozáznamu nelze jednoznačně určit, který z rodičů zrovna inkubuje. Existuje mnoho metod, jak je rozlišit a určit tak, které pohlaví je v danou chvíli přítomné na hnízdě. Pro zaznamenávání přítomnosti a identity inkubujícího jedince slouží radiofrekvenční identifikační zařízení (RFID) (Reeneerkens et al., 2011). Bulla et al. (2014) popisují využití tohoto zařízení u monogamně hnízdicího jespáka srostloprstého. Dospělí jedinci nejprve musejí být chyceni, aby se jim na nohu připevnila vlajka obsahující RFID čip. Poté je potřeba dát mezi vejce teplotní sondu, čte data z RFID pomocí cívky, která je umístěna okolo vajec. Právě v této kombinaci bylo možné pozorovat odchylky teploty a odvodit tak střídání inkubujících jedinců. Další možnost, jak poznat který rodič inkubuje, zda samec nebo samice, je pomocí individuálního značení na příklad s použitím kombinace více barevných kroužků (Sládeček et al., 2021) či malých plastových vlajek. Tento přístup byl využit ve studii

Ekanayake et al. (2015), kdy tyto vlajky byly připevněny u samce na pravou nohu a u samice na levou nohu. Následně byla data analyzována díky videozáznamu, kde bylo pozorováno právě umístění těchto vlajek a zapisováno pohlaví, které v danou chvíli inkubovalo. V případě nemožnosti využití výše zmíněných možností lze využít videozáznam z kamery umístěné vedle hnízda (Bulla et al., 2014), přiložen obr. 2.



Obrázek 2: Hnízdo čejky chocholaté snímané kamerou, Česká republika.

Mezi hlavní důvody, které vysvětlují rozlišnost v inkubačních rytmech ať již skupin, druhů, nebo dokonce vnitrodruhovou variabilitu se řadí dle Moreau et al. (2018) především teplota, vlhkost, srážky a povětrnostní podmínky. Na příklad u jespáka písečného bylo potvrzeno, že při vyšších teplotách méně inkubují a dobu strávenou mimo hnízdo využívají na hledání potravy (Reneerkens et al., 2011). Rovněž samice jespáka srostloprstého inkubují především v průběhu chladnější doby, tedy večer a v noci, za důvod se považuje nižší dostupnost potravy, je jednodušší shánět potravu během teplejší části dne, kdy na hnízdě inkubuje samec (Bulla et al., 2014). Dostupnost potravy v okolí hnízda je tedy rovněž ukazatelem inkubačních rytmů, čím blíže se potrava nachází hnízdu a čím jí je více, tím dospělý jedinec vykazuje delší inkubační sezení (Reneerkens et al., 2011). Nejen abiotické faktory a dostupnost potravy ovlivňují inkubační rytmy, dále se sem řadí predace. Biparentální kulík rezavotemenný vykazuje chování, kdy samice inkubuje především přes den, a v noci inkubuje samec. Pravděpodobným vysvětlením je ohrožení hnízda právě predací. Roli zde hraje zbarvení peří, samec je pestřeji zbarvený a byl by tedy náchylnější k odhalení vizuálně

se orientujícími predátory (Ekanayake et al., 2015). Dále může ovlivňovat inkubační rytmy velikost inkubujících jedinců, bylo zjištěno, že delší inkubační přestávky vykazují druhy menšího vzrůstu (Tulp et Schekkermann, 2006). Celková inkubační přítomnost může být ovlivněna odchylkou od optimální snůšky, což popisuje Norton (1972) u jespáka obecného. Jeho ideální snůška je tvořena 4 vejci, pro ni se pohybovala celková inkubační přítomnost kolem 97,55 %, ovšem u menší snůšky obsahující 2 nebo 3 vejce celková inkubační přítomnost poklesla na 88,73 %. Závislosti inkubačních rytmů na denní době, periodě a sezoně je věnována praktická část, zaměřena na uniparentální druhy sluku lesní a bekasinu otavní. Nejvíce inkubační rytmy ovlivňují teplota a predace, proto jsou jim věnovány následující podkapitoly. Dále jsou rozepsány rozdíly mezi inkubačními strategiemi, které rovněž mají z velké části podíl na variabilitě inkubačních rytmů.

2.3.1 Teplota

Přítomnost či nepřítomnost dospělého inkubujícího jedince může ovlivňovat mnoho abiotických faktorů, mezi hlavní faktory se řadí teplota a vlhkost. Obě tyto proměnné jsou měřeny jak v okolí hnízda, tak i v hnízdě samotném. Na měření okolní teploty hnízda se využívá teplotní sonda, jež je umístěna v těsné blízkosti hnízda (Bulla et al., 2014).

Vliv okolní teploty na inkubační rytmy také potvrzuje studie Tulp et Schekkerman (2006) na uniparentálních druzích hnízdících na Sibiři. konkrétně se jednalo o zástupce druhů jespáka malého (*Calidris minuta*), lyskonoha ploskozobého (*Phalaropus fulicarius*), jespáka skvrnitého (*Calidris melanotos*) a jespáka křivozobého (*Calidris ferruginea*). Bylo zjištěno, že jedinci inkubují kontinuálně převážně během noci, od 20:00 do 8:00, kdy jsou teploty nejnižší, byly zaznamenány inkubační přestávky jen na velmi krátkou dobu. V průběhu dne se se zvyšující teplotou inkubační přestávky prodlužovaly, intervaly se pohybovaly mezi 1-20 minutami.

Vliv zahřívání hnízda na délku inkubačních sezení byl zkoumán ve studii Creswell et al. (2004). Modelovým druhem zde byl jespák skvrnitý hnízdící v Arktidě, která představuje velmi náročné prostředí na inkubaci. Výzkum probíhal na 56 hnízdech, z nichž bylo 11 experimentálně upravených pomocí hřejivé hliníkové folie umístěné pod hnízdo. Celková inkubační doba činila 81,5 %. U vyhříváných hnízd to bylo o něco více, v průměru zde bylo inkubační sezení větší o 3,6 %, v případě velmi

nízkých povrchových teplot dokonce 14,7 %. Pravděpodobným důvodem byla menší ztráta energie v průběhu inkubace, samice tak mohly inkubovat delší dobu než ty, které vyhřívané hnízdo neměly. Dále byl zjištěn vliv docházky na váhu samice, čím více času trávila mimo hnízdo tím více získala hmoty, ovšem při inkubačním sezení váha klesala o 0,12 g za hodinu. Nicméně zjištění této publikace později vyvrací studie Bulla et al. (2015). Data byla znovu analyzována pomocí silnější statistické kontroly. V tomto případě se nepotvrdily signifikantní rozdíly mezi inkubačními rytmy v závislosti na úspoře energie.

2.3.2 Predace

Inkubace není ovlivňována jen abiotickými faktory, jakými jsou především již zmiňovaná teplota a vlhkost. Z biotických faktorů se jedná především o predaci. Predátoři mohou negativně ovlivnit celou dobu inkubace. Představují především riziko pro dospělé jedince, ale také pro vejce samotná. Predace je považována za hlavní příčinu selhání hnízd (Ricklefs, 1969; Martin 1995). Za neúspěchem hnízdění v arktických až subarktických biotopech stojí z 86 % právě predace, alespoň tak to zmiňují Weiser et al. (2018), kteří sledovali hnízdní úspěšnost v průběhu hnízdní sezony na několika druzích bahňáků, na příklad se jednalo o zástupce kulíků (kulík bledý) a jespáků (jespák srostloprstý), na celkovém počtu 5 743 hnízd. Také v Británii predace zapříčinila z 56 % neúspěšné hnízdění bekasiny otavní, následovalo zašlapání hnízda dobyt看em, opuštění či zatopení hnízda a zničení v důsledku zemědělských prací (Mason et McDonald, 1976).

Weiser et al. (2018) dále zmiňují, že čím později ptáci hnízdící v Arktidě začnou inkubovat, tím se predací tlak snižuje. Predace hnízd na příklad u slukovce dlouhozobého a kolihy malé poklesla z pravděpodobnosti 98 % na 60 %, na druhou stranu se zvýšila pravděpodobnost opuštění hnízda z 1 % na 30 %. Nicméně třeba u lyskonoha úzkozobého tento vztah potvrzen nebyl. Pravděpodobným důvodem snížení predací tlaku je menší hnízdní populace a tím i menší potravní nabídka pro predátory. Další vliv na nižší predaci na konci hnízdní sezony je i větší nabídka alternativní potravy nebo migrace predátorů (Sládeček et al., 2021).

Ptáci predací tlak dokáží odhadnout, poukazuje na to studie Fontaine et Martin (2006) zkoumající 12 druhů pěvců v Arizoně. Experimentálně zde byly vytvořeny plochy bez predátorů, které vychtali pomocí pastí a přesunuli do vzdálenějších biotopů,

naproti tomu byly ponechány kontrolní plochy bez zásahu. Na experimentálních plochách byla pozorována zvýšená investice do mláďat, na příklad v podobě větší velikosti vajec a snůšky. Závislost umístění hnízda na základě predačního tlaku popisuje Bertholdt et al. (2017), kdy byla vyhledávána hnízda čejky chocholaté na orné půdě vedle zápoje lesa. Mezi hlavní predátory toho výzkumu patřila liška obecná (*Vulpes vulpes*). Předpoklad, že zahníždění proběhne co nejdále od lesa, se ovšem nepotvrdil. Většina zástupců bahňáků hnízdí na zemi, snaží se tedy hnízdo před predátory co nejlépe skrýt. Pravděpodobně k nejlepšímu ukrytí hnízda dochází při inkubaci, kdy je dospělý jedinec přítomný na hnízdě, a to díky kryptickému zbarvení peří, které dokonale splyne s okolím. Hnízda bývají skryta ve velmi nízké vegetaci, aby měl dospělý jedinec dobrý rozhled a mohl včas reagovat na nebezpečí. Proto, když jsou vejce ponechána bez dospělého, mohou být i přes veškerou snahu o ukrytí hnízda nalezeny predátory. Samotná vejce mají také kryptické zbarvení, ovšem není tak dokonalé jako zbarvení peří dospělých jedinců. Ekanayake et al. (2015) poukazují na vliv sexuálního dimorfismu. Kryptické zbarvení totiž nemusí mít oba rodiče, ale pouze jeden z nich. Samec kulíka rezavotemenného vykazuje pestřejší zbarvení než samice, především v oblasti hlavy. Ve studii byla použita atrapa samce pro zjištění predačního tlaku. Bylo potvrzeno, že vyšší predací by trpěla hnízda inkubovaná samcem přes den než hnízda, kdy by ve dne inkubovala krypticky zbarvená samice. V noci se tento trend neprokázal a predace byla velmi podobná při inkubaci jakéhokoli rodiče. Tyto výsledky poukazují na podstatu kryptického zbarvení v průběhu inkubace. Nápadněji zbarvený rodič bude pravděpodobně inkubovat v noci, naproti tomu krypticky zbarvený v průběhu dne. Další antipredační strategií je rovněž aktivní ochrana hnízda, kdy dospělý jedinec zahání predátory od hnízda (Bulla et al., 2016).

Predace ovlivňuje i chování dospělců během inkubace, dospělý jedinec nemůže pouze inkubovat vejce, ale musí dbát i sám na sebe, jedná se na příklad o shánění potravy, spánek nebo čištění peří. Závislost chování dospělých jedinců čejky chocholaté na predačním tlaku popisuje Brynychová et al. (2020). Bylo zjištěno, že samice spí v krátkých a častých intervalech, maximální intervaly v průměru 4 minut byly pozorovány kolem půlnoci, naopak nejkratší v průměru 1 minuty v poledne. U čištění peří byl pozorován opačný trend, nejvíce se čistily kolem poledne a nejméně v noci. Kromě závislosti na predačním tlaku, který byl nejvyšší v průběhu noci, tak chování

samic souviselo i s pomocí samců. Předpokládalo se, že samice s více pečujícím samcem bude při inkubaci méně spát a méně se čistit. U spánku se to ovšem nepotvrdilo, naopak samice spala více než ta s méně pečujícím samcem. Čištění ovšem probíhalo méně u samic s více pečujícím samcem, tak jak bylo předpokládáno. Meyer et al. (2020) uvádějí, že čím je vyšší predační tlak v dané oblasti, tím dospělý jedinec inkubuje více a inkubační přestávky jsou velmi krátké. Což ovšem neplatí ve studii Cervenci et al. (2011), kdy byly zaznamenány dlouhé inkubační přestávky (průměrně 260 minut) vodouše rudonohého, právě z důvodu ohrožení inkubujících dospělců predací. Délky inkubačních přestávek se v průběhu inkubace změnily, v průměru inkubovali nejméně na začátku, cca 60 % svého času věnovali inkubaci, na jejím konci to mohlo být až 94 % času. Mezi 12. a 13. dnem se změnila také doba inkubace, v této době dospělci inkubovali i v noci.

Souvislost predace s inkubačními rytmy jako takovými je zřejmá, největší riziko predace hnízda hrozí v době, kdy dospělý jedinec nesedí na hnízdě, ale například hledá potravu. Meyer et al. (2020) uvádějí, že hlavním ukazatelem rizika predace je právě doba opuštění hnízda a její délka. Tento faktor má vliv jak na uniparentálně inkubující druhy, tak i na biparentálně inkubující druhy. Čím delší a častější byla doba strávená mimo hnízdo, tím se zvyšovala šance na predaci hnízda. Je potřeba podotknout, že toto platí především pro druhy, jež jsou krypticky zbarvené, a tudíž dokonale splynou s okolím. Naopak to může být u druhů, které své hnízdo aktivně brání a odrazují tím predátory (Bulla et al., 2016). Sládeček et al. (2021) zkoumali časový vzorec predace na čejce černoprsé v Dubaji. V průběhu dne jsou zde extrémní podmínky v podobě vysokých teplot a intenzivního slunečního záření. Bylo zjištěno, že predace probíhá především kolem východu slunce a ke konci hnízdní sezony především v noci. Za noční predací může stát aktivní ochrana hnízda dospělým jedincem čejky černoprsé. Navíc, pokud teploty přesáhly 45 °C, predace v podstatě neprobíhala vůbec. Rychlost výměn rodičů na hnízdě biparentálních druhů je popisován studií Bulla et al. (2016), v závislosti na energii a antipredační strategii. Závislost rychlosti výměn na velikosti těla a šetření energie se ovšem nepotvrdila. Ovšem u antipredační strategie závislost prokázána byla. Delší výměny dospělých jedinců byly pozorovány u krypticky zbarvených druhů, pravděpodobným důvodem je co nejnižší aktivita kolem hnízda, aby na sebe nepřilákali pozornost predátorů. Naopak je tomu u druhů, kteří aktivně brání své hnízdo, u nich byly pozorovány krátké a časté výměny. Další

antipredační strategií může být i nižší využívání vokalizace při výměně inkubujících rodičů. Jakož je tomu na příklad u čejky chocholaté, kdy samice díky vokalizaci zvyšuje pravděpodobnost, že bude na hnízdě vystřídána samcem. Ovšem, když samice vokalizuje dlouhou dobu, je to spíše kontraproduktivní, jelikož na sebe může upoutat mnoho pozornosti z řad predátorů. Právě toto je možným jedním odůvodněním proč samice inkubuje většinu noci (Sládeček et al, 2019).

Mezi hlavní a nejběžnější predátory hnízdících bahňáků v Evropě se řadí zástupci ptačí i savčí říše. Ze zástupců ptactva je to na příklad vrána černá (*Corvus corone*) nebo moták pochop (*Circus aeruginosus*). Savci jsou z hlediska predálního tlaku zastoupeni především liškou obecnou, ale hnízda může ohrožovat také jezevec lesní (*Meles meles*) nebo vydra říční (*Lutra lutra*) (Bertholdt et al., 2016). Další savčí predátory popisuje Brynychová et al. (2020), uvádí, že nejčastějším predátorem hnízd čejky chocholaté v České republice je již zmiňovaná liška obecná, druhé místo obsadila kuna skalní (*Martes foina*), další hnízda byla predována prasetem divokým (*Sus scrofa*) nebo výše zmíněným jezevcem lesním. Vejce sluky lesní jsou v Británii nejvíce ohrožena sojkou obecnou (*Garrulus glandarius*), vránou černou, myšicí křovinnou (*Apodemus sylvaticus*) nebo ježkem západním (*Erinaceus europaeus*), dále nejen vejce, ale i samice sluky lesní ohrožuje opět zmiňovaná liška obecná či puštík obecný (*Strix aluco*) (Hoodless et Coulson, 1998).

2.3.3 Inkubační strategie

Mezi rozdíly uniparentální a biparentální strategií se především řadí čas strávený na hnízdě a čas strávený mimo něj, tedy mezi inkubačními rytmy. Moreau et al. (2018) uvádí, že uniparentálně hnízdící jedinci opouštějí své hnízdo častěji, nejčastěji z důvodu shánění potravy. Tento fakt potvrzuje i empirická studie Reneekense et al. (2011), ve které je mimo jiné popisována dostupnost potravy pro hnízdícího jespáka písečného na lokalitách na severu Grónska. Byl zkoumán vliv abundance členovců v dané lokalitě na dobu opuštění hnízd dospělými jedinci. Hlavní vliv na dobu strávenou mimo hnízdo má právě rychlost nalezení potravy. Čím rychleji dospělý jedinec potravu najde, tím se rychleji vrátí na hnízdo. Což je stěžejní právě u uniparentální inkubujících jedinců, kdy v době hledání potravy dospělý jedinec není přítomen na hnízdě. U biparentálních jedinců doba hledání potravy nehraje velikou roli, jelikož se při inkubaci vystřídají a na hnízdě je většinu času přítomen alespoň jeden dospělý jedinec. Dostupnost potravy v podobě členovců byla negativně

ovlivňována snížením okolní teploty, v té době byli členovci méně aktivní a tím i méně dostupní pro dospělé jedince.

Fakt, že uniparentální druhy opouštějí hnízdo na delší dobu potvrzuje také Meyer et al. (2020), studie byla zaměřena na uniparentální i biparentální druhy jespáků hnízdících v Arktidě. Bylo zjištěno, že hnízda biparentálně inkubujících druhů, zde zastoupeny jespákem písečným a jespákem srostloprstým, byly celkově kratší dobu bez dozoru než hnízda uniparentálně inkubujícími jespákem malým (*Calidris minuta*) a jespákem šedým (*Calidris temminckii*).

Lze tedy konstatovat, že se strategie liší i v rámci celkové inkubační přítomnosti, uniparentálně hnízdící jedinci vykazují menší celkovou inkubační přítomnost než biparentálně inkubující jedinci. Na příklad biparentální jespáci zastoupeni jespákem obecným, dlouhokřídlým a srostloprstým, vykazují celkovou inkubační přítomnost mezi 96 a 97 %, u uniparentálního jespáka skvrnitého byla celková inkubační přítomnost nižší, pohybovala se kolem 85 % (Norton, 1972). Rozdílnosti inkubačních rytmů lze rovněž pozorovat v průběhu dne. Biparentální druhy inkubují prakticky nezávisle na denní době, ale u uniparentálních druhů jsou zřetelné rozdíly mezi dnem a nocí. Kontinuálnější inkubační sezení probíhají především v průběhu nočních hodin (Green et al., 1990; Tulp et Schekkerman, 2006).

S rozdílností inkubačních rytmů hnízdních strategií se pojí jejich výhody a nevýhody. Pro úspěšné vylíhnutí snůšky je potřeba, aby byl dospělý jedinec ve velmi dobré kondici a také, aby inkubující vajíčka nepromrzla či se nepřehřála. Což je přímo spojeno s energetickou zátěží při inkubaci, na kterou poukazuje na příklad studie Reid et al. (2002) na uniparentálně inkubujícím špačku obecném (*Sturnus vulgaris*), více ztrát energie a kratší doba strávená na hnízdě v důsledku shánění potravy má za následek méně vylíhlých mláďat v dobré kondici. Větší energetické ztráty uniparentálně inkubujících jedinců oproti biparentálním potvrzuje na území Sibiře Tulp et Schekkerman (2006). Také Tulp et al. (2009) popisují energii ve vztahu k uniparentalitě a okolní teplotě, bylo zjištěno, že čím vyšší jsou okolní teploty, tím jsou větší energetické ztráty jedince. S energetickou náročností se pojí inkubační rytmy. Samotná inkubace vajec nemusí být mimo extrémní podmínky tak náročná, ale především pro uniparentálně inkubující jedince jsou vyšší energetické ztráty podmíněny limitací času pro shánění potravy, navíc po dobu jedince mimo hnízdo

vejce chladnou, což má za následek zvýšený výdej energie na jejich opětovné zahřátí a srovnání teploty (Monaghan et Nager, 1997). Biparentální jedinci tuto problematiku řešit tolik nemusejí, jelikož se na hnízdě vystřídají a mají tak dostatek času na shánění potravy, Bulla et al. (2015) popisuje experiment zahřívání atrap vajec na hnízdě, při kterém dochází k zahřívání jednoho vejce na hnízdě po usednutí jednoho z rodičů biparentálně hnízdícího jespáka srostloprstého. Předpokládal se vliv na nižší spotřebu energie dospělého a sníženou délku inkubace vajec. Nicméně se nepotvrdilo, že by snížená energetická náročnost díky zahřátí vejce vedla ke změně délky inkubačního rytmu. I přesto, že biparentální druhy se na hnízdě střídají a mají tak dostatek času na shánění potravy, a energetické ztráty oproti uniparentálním jedincům jsou celkově zanedbatelné, tak v porovnání s neinkubujícími jedinci průměrně ztrácejí o 20-30 % energie více (Monaghan et Nager, 1997).

Péče o potomstvo vyžaduje vysokou energetickou náročnost z pohledu dospělého jedince. U jespáka malého bylo zjištěno, že čím jsou vejce blíže vylíhnutí, tím se dospělý jedinec vzdaluje od hnízda na delší dobu (Tulp et al., 2009). V péči je zahrnuto nejen shánění potravy a krmení, ale také na příklad bezpečí před predátory. Naproti tomu stojí další možnost páření, a tedy možnost mít více hnízd s různými partnery, o kterou díky péči může dospělec přijít. Toto chování bylo pozorováno ve studii Parra et al. (2014) u blízce příbuzných druhů kulíků, konkrétně u kulíka proměnlivého (*Charadrius marginatus*) s biparentální inkubací, kulíka afrického (*Charadrius pecuarius*) s uniparentální inkubací a kulíka mořského (*Charadrius alexandrinus*), u kterého se o potomstvo stará samec, ale snůšku inkubují oba rodiče. Bylo zjištěno, že nejdříve náhradní snůšku zakládá kulík proměnlivý, kterému to trvá přibližně 2 dny. Intervaly pro založení náhradní snůšky kulíka afrického byly oproti němu delší, průměrná doba se pohybovala kolem 6 dnů. Nejdelší intervaly byly u samců kulíka mořského (kolem 12 dnů), důvodem je jeho následná péče o kuřata, naopak samice tohoto druhu byly schopny založit novou snůšku poměrně rychle, tato doba byla srovnatelná s kulíkem proměnlivým.

2.4. Modelové druhy

Modelové druhy této diplomové práce představovaly sluka lesní a bekasina otavní. Jedná se o druhy ze skupiny bahňáků, kteří netvoří monofyletickou skupinu, proto jsou taxonomicky zařazeni do řádu dlouhokřídlých (*Charadriiformes*), čeledi slukovití (*Scolopacidae*) (Svensson et al., 2012; Vlček, 2014).

2.4.1 Sluka lesní (*Scolopax rusticola*)

Jedná se o zavalitého ptáka velikosti holuba s dlouhým přímým zobákem sloužícího ke sběru potravy, krátkým krkem a rovněž krátkýma nohama, v letu lze pozorovat široká křídla s kulatými špičkami (Svensson et al., 2012; Žďárek et al., 2015). Její rezavohnědé zbarvení sluce lesní umožňuje skrytý způsob života (Žďárek et al., 2015), ovšem při vzletu je nápadná rezavým kostřcem (Svensson et al., 2012). Stejně jako bekasina otavní má sluka lesní velké tmavé oči, které jsou posunuté dozadu, umožňují jim při sběru potravy sledovat okolí a vyhnout se tak potencionálnímu nebezpečí. Zorné pole těchto druhů dosahuje téměř 360 °, mají tedy největší zorné pole ze všech druhů ptáků (Šťastný et Krištín, 2021). Od bekasiny ji lze rozeznat mimo rozdílné velikosti také díky širokým tmavým proužkům na temeni hlavy (Svensson et al., 2012).

Obývá lesní pásmo Eurasie. Její rozšíření se táhne od britských ostrovů až po Japonsko (Hagemeijer et Blair, 1997; Šťastný et Krištín, 2021). Jedná se o migrující druh, nejdelší vzdálenosti překonává v průběhu zimy a nejkratší v jarním období, kdy hnízdí (Schally, 2019). Sluky lesní obývají převážně lesní stanoviště, nicméně v zimě při nedostatku potravy se vydávají i na spásaná pole, kde je potrava dostupnější, avšak hrozí zde větší nebezpečí od predátorů (Braňa et al., 2010; Duriez et al. 2005).

V České republice lze sluky lesní pravidelně pozorovat mezi březnem a říjnem (Svensson et al., 2012), nejčastější setkání jsou v březnu, dubnu, říjnu a listopadu (Žďárek et al., 2015). Během hnízdního období, tedy od dubna do června, samec při soumraku prolétá nad svým teritoriem v poměrně malé výšce s typickou vokalizací zvanou kvorkání, kterou se prezentují samicím a obhajují tak svá teritoria (Svensson et al., 2012; Braňa et al., 2013). Na ostrově Pico v Azorském souostroví byla pozorována aktivita sluky lesní již od února do konce července, nejvíce jich bylo pozorováno v průběhu března a dubna (Machado et al., 2008). Hnízdní období bylo na britských ostrovech rovněž pozorováno od počátku března do konce července,

zvláště začátek období byl využit pro snesení první snůšky, ke konci se jednalo převážně o náhradní snůšky (Hoodless et Coulson, 1998). Zimování sluky lesní se pohybuje od listopadu do března (Duriez et al., 2005), v České republice zimuje jen velmi vzácně (Žďárek et al., 2015).

Ke hnízdění si vybírá místa s vlhkou půdou, a ne moc bujnou vegetací, převážně jsou to opadavé nebo smíšené vlhké lesy s roztroušenými pasekami, lesními cestami (Svensson et al., 2012). Výběrem hnízdního prostředí ve Španělsku sluky lesní se zabýval Braña et al. (2013). Bylo zjištěno, že při výběru místa ke hnízdění byly upřednostňovány výše položené bučiny oproti nižším polohám s převahou plantáží, travin a plochami porostlými kaštanovníkem jedlým (*Castanea sativa*). Výběr na úrovni mezohabitatu byl ovlivněn především dostupností potravy, čím více ji zde bylo tím spíše zde sluka zahnízdila. Z pohledu mikrohabitatů byl výběr místa především ovlivněn možnou ochranou před predátory. Na ostrově São Miguel (Azory) se distribucí a habitatovými preferencemi sluky lesní zabýval Machado et al. (2008b). Nejvíce sluk lesních bylo pozorováno v horské oblasti, kde se les nejvíce podobá tomu původnímu.

Jedná se převážně o samotářský druh s uniparentální inkubací (Svensson et al., 2012), která trvá 22 dní (Hoodless et Coulson, 1998). Ve snůšce byla pozorována minimálně 2 vejce, ovšem byly nalezeny i snůšky s 5 vejci, v 88,8 % se jednalo o typickou snůšku bahňáků se 4 vejci (obr. 3), 9 % poté byly snůšky se 3 vejci, lze tedy konstatovat, že minimální a maximální počet byl opravdu ojedinělý (Hoodless et Coulson, 1998).



Obrázek 3: Hnízdo sluky lesní, Brdy.

2.4.2 Bekasina otavní (*Gallinago gallinago*)

Bekasina je oproti sluce drobnějšího vzrůstu, velikostí může připomínat kosa, ovšem stejně jako sluka má dlouhý přímý zobák, krátký krk i nohy (Žďárek et al., 2015). Co se týče rozdílu mezi pohlavími, tak jsou samci menšího vzrůstu než samice (Rodrigues et al, 2018). Barva peří je celkově hnědá, ale na rozdíl od sluky lesní má kontrastně proužkovanou hlavu svislými světlými proužky, a na břicho je bílá bez proužků (Svensson et al., 2012), přiložen obr. 4. Živí se především bezobratlými živočichy žijící v půdě zastoupenými v 85 % žížalami (*Acanthodrilidae*) a larvami dvoukřídlého hmyzu (*Diptera*) (Hoodles et al., 2007), potravu hledají pomocí svého zobáku (Green et al., 1990).



Obrázek 4: Bekasina otavní. Padrťské rybníky, Brdy.

Rozšířena je po Eurasii a Severní Americe. V Evropě se vyskytuje především v severní a střední části. Obývá především vyšší polohy, z nížin díky odvodňování ploch ubývá. (Šťastný et Krištín, 2021). Zimovištěm bekasiny otavní je jihozápadní Evropa, ojediněle přezimuje také v České republice. Nejčastěji lze v České republice bekasinu otavní pozorovat v březnu, dubnu a v období mezi srpnem a říjnem, většinou se jedná o migrující jedince (Žďárek et al., 2015). Hnízdění probíhá od začátku března do začátku srpna (Mason et McDonald, 1976).

Hnízdní areál bekasiny otavní se rozkládá po celé Palearktické oblasti od Azor až po Beringův ostrov, zasahuje mezi jižní Sibiř a severní Indii (Rodrigues et al., 2019). K hnízdění preferuje přírodní ekosystémy s přirozenou skladbou vegetace oproti suburbanizovaným plochám (Mason et McDonald, 1976). Hnízdí na místech s hustým zápojem nízké vegetace s podmáčenou půdou, ideálním hnízdištěm jsou tedy vlhké louky, mokřady a bažiny (Svensson et al., 2012). Hnízdní habitaty v Anglii byly popisovány ve studii Hoodless et al. (2007), habitaty byly rozděleny na 7 různých stanovišť s dominancí vřesu obecného (*Calluna vulgaris*) na základě vlhkostních poměrů a zásahů člověka. Bylo zjištěno, že nejvíce párů hnízdí v bažinách a bažinatých loukách (5,44 páru na km²), naopak nejméně párů bylo pozorováno na upravených pastvinách (0,97 páru na km²). Preferenci hnízdění v bažinách a podmáčených pastvinách potvrzuje také Rodrigues et al. (2019).

Jedná se o uniparentální druh, inkubuje pouze samice (Green et al., 1990). Inkubace trvá v průměru 18 až 21 dní (Mason et McDonald, 1976). Inkubační rytmy byly popsány ve studii Green et al. (1990). Čas strávený mimo hnízdo tvořil přibližně 22 % celkové inkubace. Aktivitu samice vykazovaly zejména v průběhu dne v závislosti na teplotě. Celkový podíl času mimo hnízdo se zvyšoval se zvyšující se okolní teplotou, v průměru se však absence na hnízdě přes den pohybovala kolem 15 minut. Naopak tomu bylo v noci v čase mezi 21:00 a 3:00, v této době bekasiny nevykazovaly téměř žádnou aktivitu mimo hnízdo. Snůška je tvořena většinou 4 vejci. Rodrigues et al. (2019) uvádějí, že v 91,5 % obsahuje snůška 4 vejce, ve zbylých 8,5 % jsou to 3 vejce. Což potvrzuje také studie Mason et McDonald (1976). Mimo snůšky se 4 vejci byly nalezeny v 9,5 % snůšky obsahující 1-3 vejce, a v 1,1 % snůšky s 5-6 vejci.

3. Cíle práce

Cílem teoretické části bylo shrnutí současných znalostí inkubačních rytmů ptáků. Což bylo zaměřeno na uniparentální druhy. Zvláště pak především na bahňáky. Byl kladen důraz také na popsání faktorů, které mohou ovlivnit inkubační rytmy.

Hlavním cílem praktické části byla analýza inkubačních rytmů modelových druhů na základě dat získaných z teplotních a vlhkostních záznamníků umístěných ve hnízdech modelových druhů. Tato analýza byla zejména vztažena vzhledem k denní době, inkubační periodě, sezoně a míře ukrytí hnízda ve vegetaci. U těchto proměnných se předpokládal vliv na inkubační rytmy.

4. Metodika

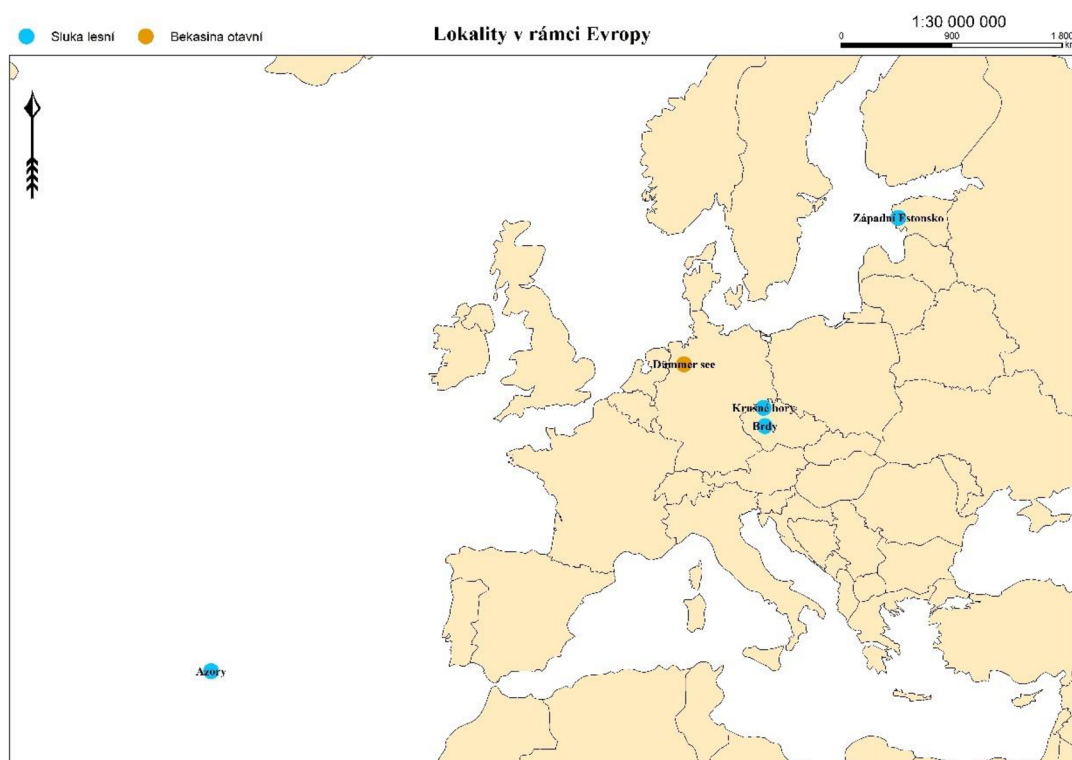
Sběr dat probíhal na území České republiky, konkrétně se jednalo o lokalitu v Krušných horách a lokality na území chráněné krajinné oblasti Brdy, kde jsem se aktivně zapojila do terénního průzkumu. Nicméně většina dat byla poskytnuta Martinem Bullou z Max Planck institutu. Lokality přiloženy v obr. 5. Jednalo se o data získaná v zahraničí. Data pocházela z let 2019-2021.

4.1. Charakteristika studijního území

Chráněná krajinná oblast Brdy se rozkládá na území Středočeského a Plzeňského kraje. Přední a Zadní Bahna představovala zájmovou oblast pro výzkum hnízdění sluky lesní. Tato oblast se nachází v severozápadní části Brdy u obce Dobřív. Krajina je zde tvořena přírodě blízkým lesem (Mayerová, 2019). Druhou oblastí v Brdech bylo okolí Padrťských rybníků, kde byla hledána hnízda bekasiny otavní. Oblast se rozkládá v západní části Brd. Zájmová oblast se nacházela na pravém břehu potoku Klabava u Dolejšího Padrťského rybníka. Reliéf je zde tvořen mělkou Padrťskou kotlinou, která je obklopena lesními porosty, bezlesí tvoří luční lada (Spilka et al., 2015). Krušné hory se rozléhají na severozápadě Čech. Hnízdo bylo nalezeno poblíž přírodní rezervace Gründwaldské vřesoviště. Jedná se o území s rašelinnými biotopy s porosty borovice blatky (*Pinus rotundata*) (Melichar et Krása, 2009).

Dále byla data pro diplomovou práci poskytnuta ze zahraničí. Jednalo se o zájmové oblasti v okolí jezera Dümmer see, nacházející se v jižním Dolním Sasku v Německu (Mooney et al., 2010). Kolem jezera se nachází záplavové území, lze zde tedy nalézt mokřiny, které představují ideální místo pro hnízdění bekasiny otavní (Marxmeier et

Düttmann, 2002). V dalších oblastech byla nalezena hnízda sluky lesní, jednalo se o oblast v Západním Estonsku, a na dvou největších ostrovech São Miguel a Pico (Machado et al., 2008b), které jsou součástí Azorského souostroví v severní části Atlantského oceánu (Raposerio et al., 2021). Většina původního azorského lesa s dominancí vavřínu (*Laurus* sp.) byla již odlesněna, což mělo také za následek úbytek hnízdní populace sluky lesní (Machado et al., 2008b).



Obrázek 5: Lokality nalezených hnízd v rámci Evropy.

4.2. Terénní průzkum

Samotný sběr dat započínal na základě nalezení hnízda sluky lesní a bekasiny otavní. Nalezení těchto hnízd je velice problematické. Tyto druhy hnízdí na zemi, avšak jsou velice dobře skryta a nelze je najít jen pomocí dalekohledu jako je tomu na příklad u hledání hnízd čejky chocholaté na polích (Šálek et Cepáková, 2006). Bylo tedy potřeba důkladně vytipovat plochy, kde by se hnízda mohla nacházet, což proběhlo na základě nejrůznějších parametrů: pozorované hnízdění druhu v minulosti, vzdálenost od vodního zdroje, přítomnost podmáčené půdy vhodné pro hledání potravy, absence větších překážek v podobě kamenů, které by později znemožňovalo vodění vyhlých kuřat, vhodné rozložení keřového a stromového patra vegetace umožňující rychlý odlet z hnízda nebo rozložení bylinné vegetace, které umožňovalo

druhu pozorovat okolí, ale zároveň skrytí hnízda. Při hledání hnízd bekasiny otavní bylo také použito několik metrů dlouhé lanko, které bylo přivázáno za kotníky vždy dvou členů týmu. Při chůzi bylo lanko taženo po zemi a předpokládalo se, že při přítomnosti dospělého jedince na hnízdě by jedinec vylétl a upozornil tak na hnízdo.

Při nalezení hnízda byla vejce změřena a bylo stanoveno stádium inkubace, s pomocí flotační metody (van Paassen et al., 1984). Ta spočívá v ponoření vejce do vody do speciální nádoby s úhly, právě na základě úhlu je poté stanoveno, v jaké části inkubace se vejce přibližně nachází. Vejce byla rovněž vyfocena. Dále byla do hnízda připevněna teplotní a vlhkostní sonda typu DHT pro záznam inkubačních sezení a přestávek, pro zahraniční hnízda byla použita teplotní sonda typu MSR. Opodál byla nainstalována kamera z důvodu videozáznamu chování inkubujícího jedince, kameru bylo také potřeba dobře zamaskovat, aby splynula s okolím. Veškeré úkony na hnízdě bylo potřeba provést co nejrychleji, protože před nalezením hnízda byl vyrušen inkubující jedinec, pokud by tato analýza trvala dlouhou dobu, tak by hrozilo, že se jedinec na hnízdo již nevrátí.

4.3. Analýza dat

Celá analýza dat proběhla v software R x64 4.1.2 (R Core Team, 2021).

4.3.1 Data s grafy inkubačních rytmů

Extrakce inkubace z teplotních záznamů v hnízdě proběhla s využitím tzv. skrytých Markovských modelů (Incub8, 2020; Chajma et Sládeček, 2021). Jedná se o metodu strojového učení, při níž jsou na základě měřené časové řady (zde teplota v hnízdě) odhadovány skryté stavy (zde inkubace/přestávka). Pro dosažení stacionarity teploty vstupovaly do modelu diference prvního řádu, vyhlazené s využitím klouzavého průměru s velikostí okna 10 hodnot. Jedná se o velice citlivou metodu, ovšem byly zaznamenány některé chyby, které tyto předpovědi měly.

Dalším krokem na analýzu dat byla tvorba grafu inkubační periody na základě předpovědi, aby vynikly doby inkubačních sezení a přestávek a daly se z nich tak dělat závěry o inkubaci zkoumaných druhů. Grafickým výstupem byly takzvané aktogramy zobrazující jak primární datové řady (teplota/vlhkost), tak i modelové predikce, aktogramy viz obr. 6-8 a přílohy 1-8. Byly vykresleny právě na základě extrahovaných dat získaných z teplotních a vlhkostních sond umístěvaných do hnízd. Následně bylo třeba predikce v některých místech opravit. Tato oprava probíhala ve dvou krocích.

V prvním kroku byly použity vybrané korekce obvyklých nedostatků modelových predikcí. Především se jednalo o odstranění krátkých inkubačních sezení, kdy nebyl detekován prudký nárůst teploty a odstranění inkubační přestávky, pokud teplota nepoklesla ani o 1 °C. Dále zde byla použita korekce správného určení konce delších inkubačních pauz, u kterých dojde ke konvergenci teploty v hnízdě k teplotě okolního prostředí. Konkrétně, u pauz delších, než 7 minut s poklesem teploty větším, než 4 °C byl konec přestávky detekován na základě pozitivní difference, kdy byl zaznamenán opět prudký nárůst teploty. Ovšem i přes tyto kroky nebyly některé aktogramy zbaveny všech chyb, proto je bylo potřeba v dalším kroku manuálně opravit.

Manuální úprava probíhala pomocí předpřipraveného R skriptu, kdy byly postupně načteny aktogramy. Nastavení opět započalo nastavením odkud se data mají brát, ale také kam budou již upravená data uložena. Toto bylo potřeba nastavit jak pro data samotná, tak také pro grafické výstupy, tedy aktogramy. Vždy byl nejprve načten aktogram v grafickém okně. Samotná úprava pak spočívala ve psaní do příkazového řádku jednotlivých úkonů pomocí písmen, které byly potřeba pro úpravu dat. Seznam pro základní úkony v datasetu:

- „b“ – smazání poslední úpravy
- „f“ – oprava dat v aktogramu
- „r“ – odebrání celého datasetu z důvodu jeho nedostatečné kvality
- „s“ – ukončení úprav a uložení upravených dat
- „v“ – vizualizace úprav v grafickém okně
- „z“ – přiblížení určité části grafu

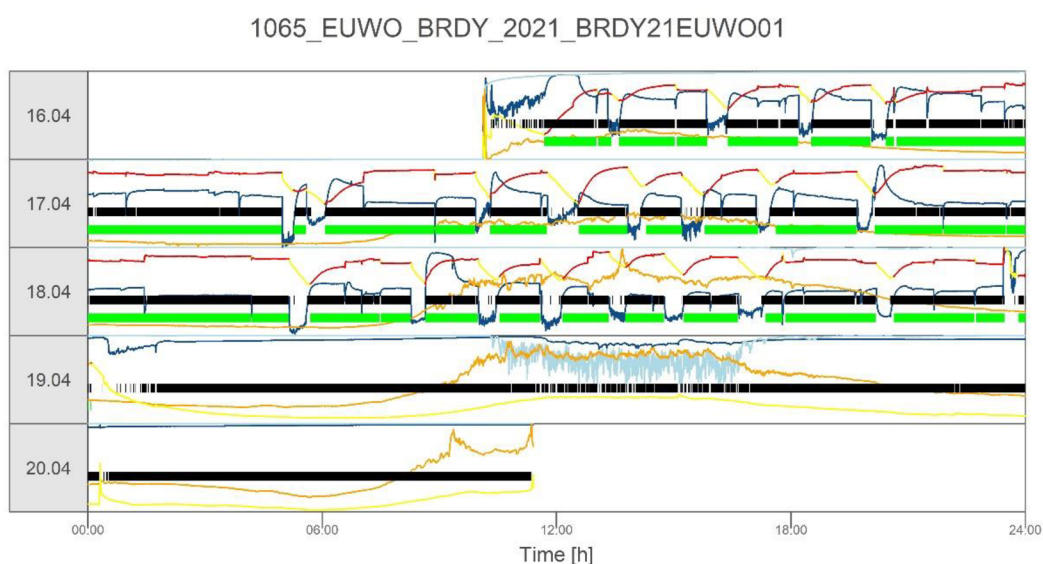
Po určitých úkonech bylo také potřeba vybrat dotčenou oblast v grafickém okně, týkalo se to především přiblížení a opravy dat, ta ovšem ještě následovala dalším úkonem, kde bylo potřeba specifikovat jaký problém je v datech a jak jej opravit. Opět úkon značila písmena, která byla psána do příkazového řádku. Zde je seznam písmen používající po použití „f“ k opravě dat:

- „e“ – nastavení konce datasetu po posledním inkubačním sezení
- „s“ – nastavení počátku datasetu po prvním detekovaném inkubačním sezení
- „b“ – vybraná oblast byla opravena na inkubační sezení
- „g“ – vybraná oblast byla opravena na inkubační přestávku

- „p“ – pro vybranou oblast byl použit inkubační rytmus z původní predikce na základě skrytých Markovských modelů
- „d“ – vybraná oblast obsahuje nekvalitní data, proto budou raději odstraněna z analýzy

Jednotlivé kroky manuální úpravy probíhaly postupně, nebylo možné vybrat více oblastí a zadat jednotnou úpravu. Data se načítala postupně pro jednotlivá hnízda.

Příkladný konečný grafický výstup v podobě aktogramu (obr. 6) zobrazující inkubační rytmy sluky lesní pro lokalitu Brdy. Další aktogramy viz výsledky (obr. 7-8) a přílohy 1-8.



Obrázek 6: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 7, sluka lesní, Brdy. Osa x představuje čas v průběhu dne. Na místo osy y jsou zde jednotlivé dny ve formě datumu záznamu inkubačních rytmy. Oranžová linie představuje okolní teplotu, světle modrá okolní vlhkost, tmavě modrá vlhkost ve hnízdě a červenožlutá teplotu ve hnízdě. Červené úseky linie představovaly zvýšenou teplotu, tedy předpoklad pro inkubační sezení, žluté naopak snížení teploty, což byl předpoklad pro inkubační přestávku. Rovné silnější linie, černá a zelená představují právě inkubační sezení, místo, kde tato linie chybí představuje inkubační přestávku. Černá linie byla vytvořena na základě predikce. Nejdůležitější je právě zelená linie, která představuje konečný čistý již manuálně upravený záznam inkubačního sezení.

4.3.2 Datové soubory inkubačních rytmy

Opravená data byla následně sumarizována po jednotlivých inkubačních sezeních nebo přestávkách, a také po jednotlivých hodinách. Rozdělení na inkubační sezení a přestávky proběhlo na základě typu záznamu, 0 představovala inkubační přestávku, zatímco 1 inkubační sezení. Pro každý řádek byl také zaznamenán začátek a konec, a také délka trvání jednoho sezení či přestávky. Dále datové soubory obsahovaly identifikační označení hnízda, druh, který hnízdo inkuboval, okolní teplotu, odhad doby, kdy započala inkubace v daném hnízdě, což představovalo konkrétní číslo dne

v rámci roku. Byla zde informace také o dni v průběhu inkubace ("dip"), tedy kolikátý den je vejce inkubováno, jelikož snůšky byly nalezeny již v průběhu inkubace a nikoli na jejich úplném začátku. U této proměnné bylo potřeba nastavit dobu inkubace zvlášť pro jednotlivé druhy, jelikož jejich inkubace není stejně dlouhá. Použité doby inkubace byly pro sluku lesní 22 dní (Hoodless et Coulson, 1998) a pro bekasinu otavní 19 dní (Mason et McDonald, 1976). V rámci každého datasetu byla odstraněna data před prvním a po posledním zaznamenaném inkubačním sezení. Další proměnnou obou datových souborů byla lokalita se zadanými daty o pozici pomocí latitudy a longitudy. Na základě těchto údajů bylo s pomocí funkce „solarpos“ z balíčku „maptools“ (Bivand et Lewin-Koh, 2022) identifikováno, zda v daném čase byla noc (slunce $>6^\circ$ pod obzorem), nebo den. Vzhledem k tomu, že denní doba je cyklickou proměnnou, byl čas pro použití v modelech přepočítán na radiány, jako $(2 * \pi * \text{čas}) / 24$.

4.3.3 Smíšené modely

Finální analýza proběhla s využitím funkce „lmer“ z balíčku „lme4“ (Bates et al., 2015). Byly počítány smíšené modely pro tři základní vysvětlované proměnné: délka inkubačního sezení, délka inkubační přestávky a celková inkubační přítomnost v průběhu dne. Závislé proměnné s pevnými efekty představovaly: druh (intercept: bekasina otavní), čas, který byl do modelu rozložen na sin radiánů a cos radiánů, denní doba (den nebo noc), teplota, den v rámci inkubace a sezona. Náhodnou proměnnou představovalo hnízdo (intercept). U modelů pro délku inkubačního sezení a délku inkubačních přestávek bylo potřeba využít logaritmické transformace modelu vysvětlované proměnné, z důvodu splnění předpokladů smíšeného modelu (normální rozdělení reziduí, závislost mezi daty je řešena náhodnou částí modelu). Výsledky byly reportovány na základě získaných p-hodnot z modelů a dále dle grafického zobrazení. Pro tvorbu grafů bylo využito klasické funkce „plot“ a „boxplot“. Pro modelové druhy byly nastaveny v každém grafu stejné barvy, data týkající se sluky lesní jsou modrá a data týkající se bekasiny otavní jsou oranžová.

5. Výsledky

5.1. Velikost vzorku

Celkem bylo analyzováno 11 hnízd z různých oblastí. Základní informace o jednotlivých hnízdech jsou přiloženy v Tabulce č. 1. Nejvíce hnízd pocházelo z Dümmer See (Německo), zde bylo nalezeno všech 6 hnízd bekasiny otavní. Hnízda sluky lesní byla nalezena v následujících lokalitách: Brdy (Česká republika), Krušné hory (Česká republika), západní Estonsko a ostrov Pico a São Miguel (Azory), v každé lokalitě bylo vždy nalezeno jedno hnízdo.

Hnízdo	Lokalita	Druh	Začátek	Konec	Datum
1	Dümmer see	bekasina otavní	10	18	31.05.2021
2	Dümmer see	bekasina otavní	4	16	07.06.2021
3	Dümmer see	bekasina otavní	10	17	01.06.2021
4	Dümmer see	bekasina otavní	5	16	07.06.2021
5	Dümmer see	bekasina otavní	6	13	06.06.2021
6	Dümmer see	bekasina otavní	5	14	07.06.2021
7	Brdy	sluka lesní	11	14	05.04.2021
8	Krušné hory	sluka lesní	12	19	12.07.2020
9	Pico	sluka lesní	19	23	20.06.2021
10	São Miguel	sluka lesní	9	16	31.03.2019
11	Západní Estonsko	sluka lesní	7	8	14.04.2021

Tabulka 1: Základní informace o jednotlivých hnízdech. První sloupec představuje identifikační číslo hnízda. Ve druhém sloupci je lokalita, kde bylo dané hnízdo nalezeno. Ve třetím sloupci je druh, který hnízdo inkuboval. Čtvrtý a pátý sloupec představují začátek a konec záznamu v rámci inkubační periody. Poslední sloupec obsahuje informaci o předpokládaném začátku inkubace hnízda, ve formátu data.

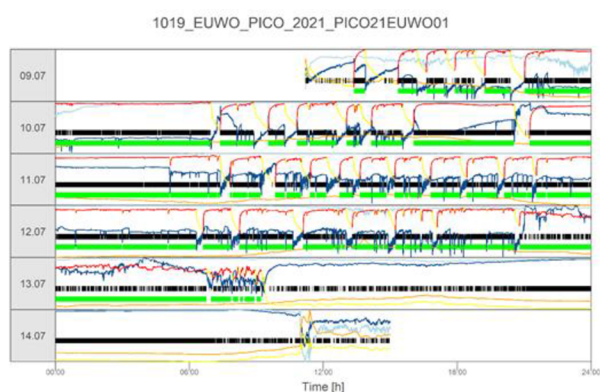
Analyzováno bylo dohromady 1 862 hodin inkubace. Více dat bylo pořízeno z hnízd bekasiny otavní. Celkové záznamy čítaly 1 360 hodin. Medián byl 219,5 hodiny na jedno hnízdo. Minimální počet, 181 hodin, byl na hnízdě č. 5. a maximální, 291 hodin, na hnízdě č. 2. Pro sluku lesní se podařilo získat celkem 502 hodin záznamu. Medián byl 62 hodin na hnízdo. Minimální počet, 8 hodin, byl na hnízdě č. 11 a maximální, 173 hodin, na hnízdě č. 10.

5.2. Popis inkubačních rytmů

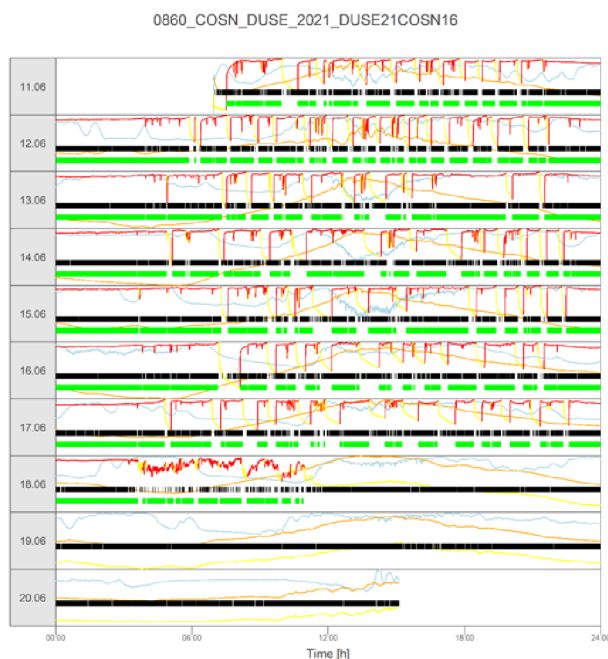
Bylo pořízeno celkem 3 541 inkubačních událostí z toho 1 776 byla inkubační sezení a 1 765 inkubační přestávky. Bekasina otavní čítala 1 358 inkubačních sezení

a 1 352 přestávek. Celková inkubační přítomnost pro tento druh byla 80,5 %. Pro sluku lesní bylo zaznamenáno 418 inkubačních sezení a 413 inkubačních přestávek. Celková inkubační přítomnost sluky lesní byla 85,1 %.

Většina času inkubace je tvořena dlouhými inkubačními sezeními, proloženými nepatrnými přestávkami, kdy pravděpodobně inkubující jedinec ani neopouští hnízdo. U sluky lesní lze v průměru pozorovat 5 až 7 delších pauz (15-30 minut), které jsou proloženy kratšími přestávkami (2-5 minut). Naproti tomu u bekasiny otavní se jedná o dost záznamů s krátkými inkubačními přestávkami (v průměru 9 minut). Tyto rozdíly lze pozorovat přímo z aktogramů (obr. 7-8), a rovněž v přílohách č. 1-3 týkajících se inkubačních rytmů sluky lesní a v přílohách 4-8 týkajících se bekasiny otavní.



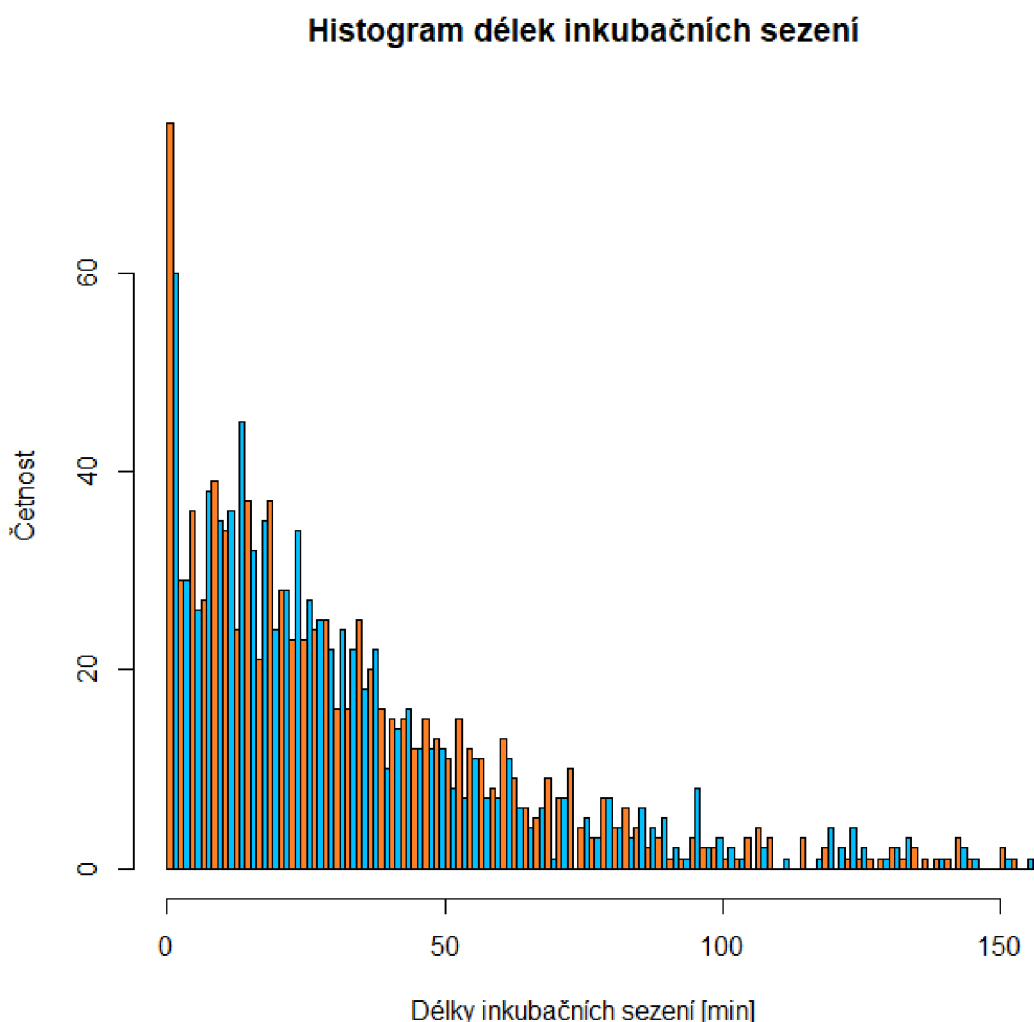
Obrázek 7: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 9, sluka lesní, Pico. Popis viz obr.6.



Obrázek 8: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 3, bekasina otavní, Dümmer see. Popis viz obr.6.

5.3. Délka inkubačních sezení

Průměrná délka inkubačních sezení celého datasetu byla přibližně 51 minut. Medián byl ovšem výrazně nižší, přibližně 26 minut. První a třetí kvartil byl v rozmezí od 11 minut do 53 minut, minimum bylo 0 minut a maximum 854 minut. Sluka lesní v průměru inkubovala 60 minut, medián byl 33 minut. První a třetí kvartil byl v rozmezí od 12 minut do 78 minut, minimum bylo 0 minut a maximum 599 minut. Bekasina otavní měla sezení kratší, v průměru 48 minut, medián 25 minut. První a třetí kvartil byl v rozmezí od 11 minut do 47 minut, minimum bylo 0 minut a maximum 854 minut. Je potřeba zdůraznit, že většinu času zabrala velmi dlouhá sezení. Četnost histogramu délek inkubačních sezení je zobrazena na obr. 9.

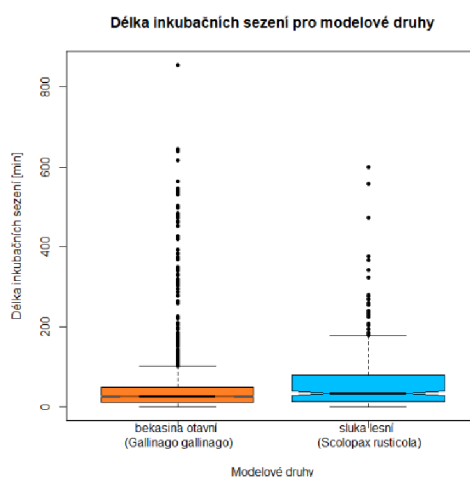


Obrázek 9: Histogram četnosti délek inkubačních sezení pro jednotlivé druhy. Oranžová barva představuje bekasinu otavní a modrá sluku lesní.

Proměnná	Estimate	SE	p-hodnota
Intercept: bekasina otavní	3.340e+00	1.620e-01	< 0,00001
Druh: sluka lesní	3.056e-01	2.734e-01	0.30
Čas (sin radiánů)	6.699e-02	5.018e-02	0.18
Čas (cos radiánů)	5.206e-01	7.157e-02	< 0,00001
Denní doba (noc)	2.654e-01	1.097e-01	0.02
Teplota	1.688e-02	4.808e-02	0.72
Den v rámci periody	1.090e-02	4.134e-02	0.79
Sezona	-6.315e-04	1.050e-01	0.99

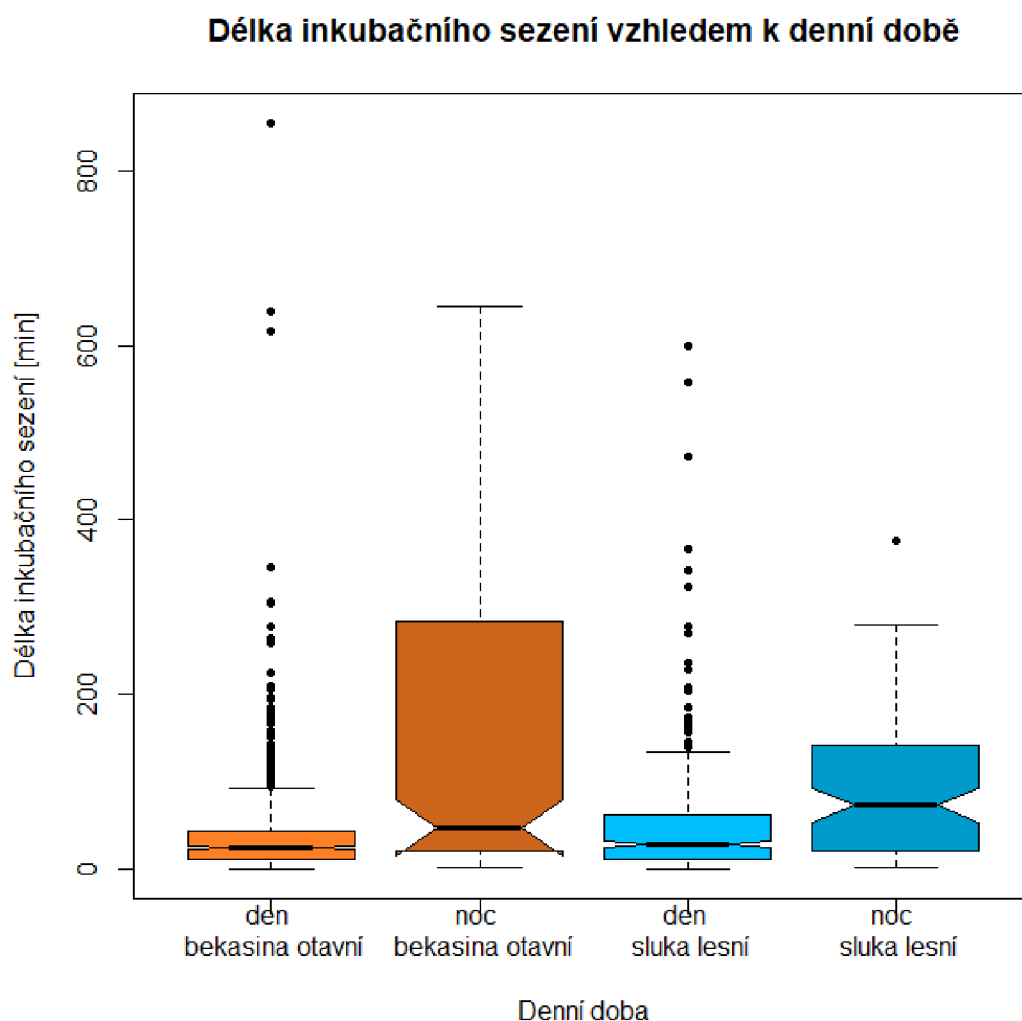
Tabulka 2: Shrnutí smíšeného modelu pro délku inkubačního sezení, první sloupec obsahuje proměnné s pevnými efekty, ve druhém sloupci je odhad (Estimate), ve třetím poté hodnoty směrodatné odchylky (SE) a v posledním je p-hodnota, tučně jsou zvýrazněny signifikantní p-hodnoty (< 0,05).

Nebylo prokázáno, že by inkubační sezení záviselo na teplotě, dni v rámci inkubační periody či sezoně. Náhodný efekt v podobě hnízda vysvětlil 9,8 % variability. Statisticky významné rozdíly mezi délkami inkubačního sezení jsou mezi modelovými druhy. Sluka lesní vykazovala delší inkubační sezení než bekasina otavní. Podrobnosti v podobě minimálních, maximálních a průměrných hodnot viz výše. Na obr. 10 lze pozorovat mnoho odlehlých hodnot, které představují již zmiňovaná dlouhá inkubační sezení. Nicméně i z tohoto grafu je patrné, že sluka lesní má inkubační sezení delší než bekasina otavní, i přesto, že nejdelší inkubační sezení je pozorováno u bekasiny otavní.



Obrázek 10: Krabicový graf zobrazující délky inkubačních sezení pro modelové druhy. Jednotlivé boxploty představují modelové druhy, modrý je sluka lesní a oranžový bekasina otavní, vyneseny jsou na ose x. Délku inkubačních sezení představuje osa y, jako jednotky jsou použity minuty. Medián je znázorněn vodorovnou linií uvnitř boxplotu, zářezy znázorňují 95 % konfidenční interval spolehlivosti. Kvartily ohraničují boxplot zdola (1. kvartil) a shora (3. kvartil). Vodorovné linie pod boxplotem znázorňují minimum a nad boxplotem maximum. A tečky jsou odlehlé hodnoty.

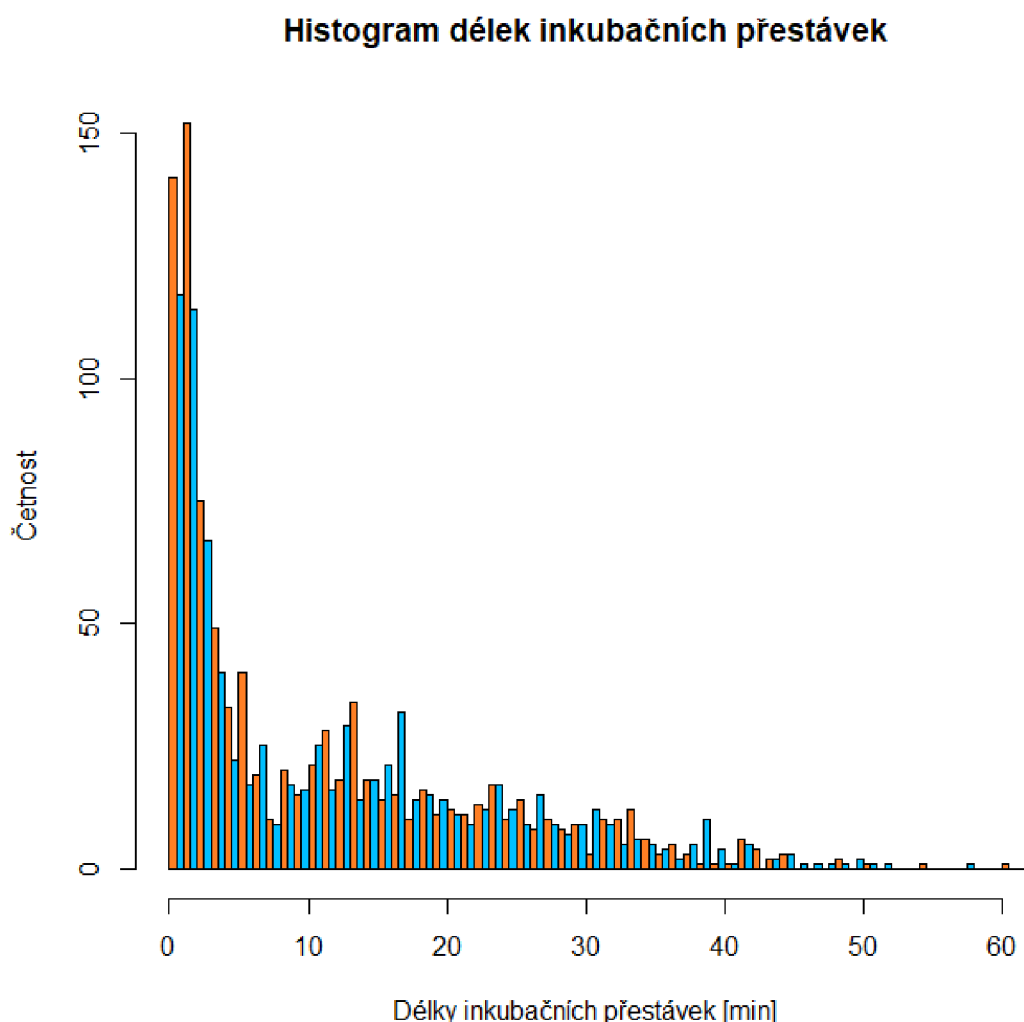
Dále byla prokázána závislost délky inkubačního sezení vzhledem k denní době (den nebo noc). Na obr. 11 je zobrazen krabicový graf délky inkubačního sezení vzhledem k denní době. Již na první pohled je patrné, že delší inkubační sezení byla pozorována v průběhu noci, zatímco přes den byla kratší. Jsou pozorovatelné rovněž rozdíly mezi modelovými druhy. Sluka lesní vykazovala obecně delší inkubační sezení než bekasina otavní, jak již bylo zmíněno.



Obrázek 11: Krabicový graf zobrazující délku inkubačních sezení vzhledem k denní době. Boxploty představují modelové druhy v denní době, modrý je sluka lesní a oranžový bekasina otavní, světlejší odstíny barev jsou použity pro den, tmavší odstíny pro noc. Délku inkubačních sezení představuje osa y, jako jednotky jsou použity minuty. Medián je znázorněn vodorovnou linií uvnitř boxplotu, zářezy znázorňují 95 % konfidenční interval spolehlivosti. Kvartily ohraničují boxplot zdola (1. kvartil) a shora (3. kvartil). Vodorovné linie pod boxplotem znázorňují minimum a nad boxplotem maximum. A tečky jsou odlehlé hodnoty.

5.4. Délka inkubačních přestávek

Průměrná délka inkubačních přestávek celého datasetu byla přibližně 12 minut. Medián byl ovšem nižší, přibližně 6 minut. První a třetí kvartil byl v rozmezí od 2 minut do 18 minut, minimum bylo 0 minut a maximum 282 minut. Sluka lesní měla délku inkubačních přestávek v průměru 10 minut, medián byl 3,5 minuty. První a třetí kvartil byl v rozmezí od 2 minut do 19 minut, minimum bylo 0 minut a maximum 98 minut. Bekasina otavní měla inkubační přestávky v průměru 12 minut, medián 9 minut. První a třetí kvartil byl v rozmezí od 2 minut do 17 minut, minimum bylo 0 minut a maximum 282 minut. Četnost histogramu délek inkubačních přestávek je zobrazena na obr. 12.

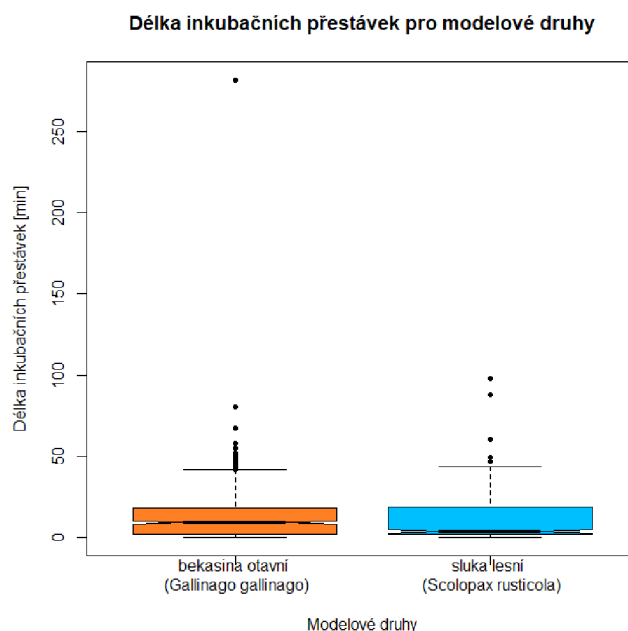


Obrázek 12: Histogram četností délek inkubačních přestávek pro jednotlivé druhy. Oranžová barva představuje bekasinu otavní a modrá sluku lesní.

Proměnná	Estimate	SE	p-hodnota
Intercept: bekasina otavní	2.04727	0.16442	< 0,00001
Druh: sluka lesní	0.02406	0.27602	0.93
Čas (sin radiánů)	-0.07733	0.04689	0.09
Čas (cos radiánů)	-0.04478	0.06466	0.49
Denní doba (noc)	-0.13545	0.10020	0.18
Teplota	0.18604	0.04396	< 0,00001
Den v rámci periody	0.03814	0.03775	0.31
Sezona	-0.11866	0.10619	0.30

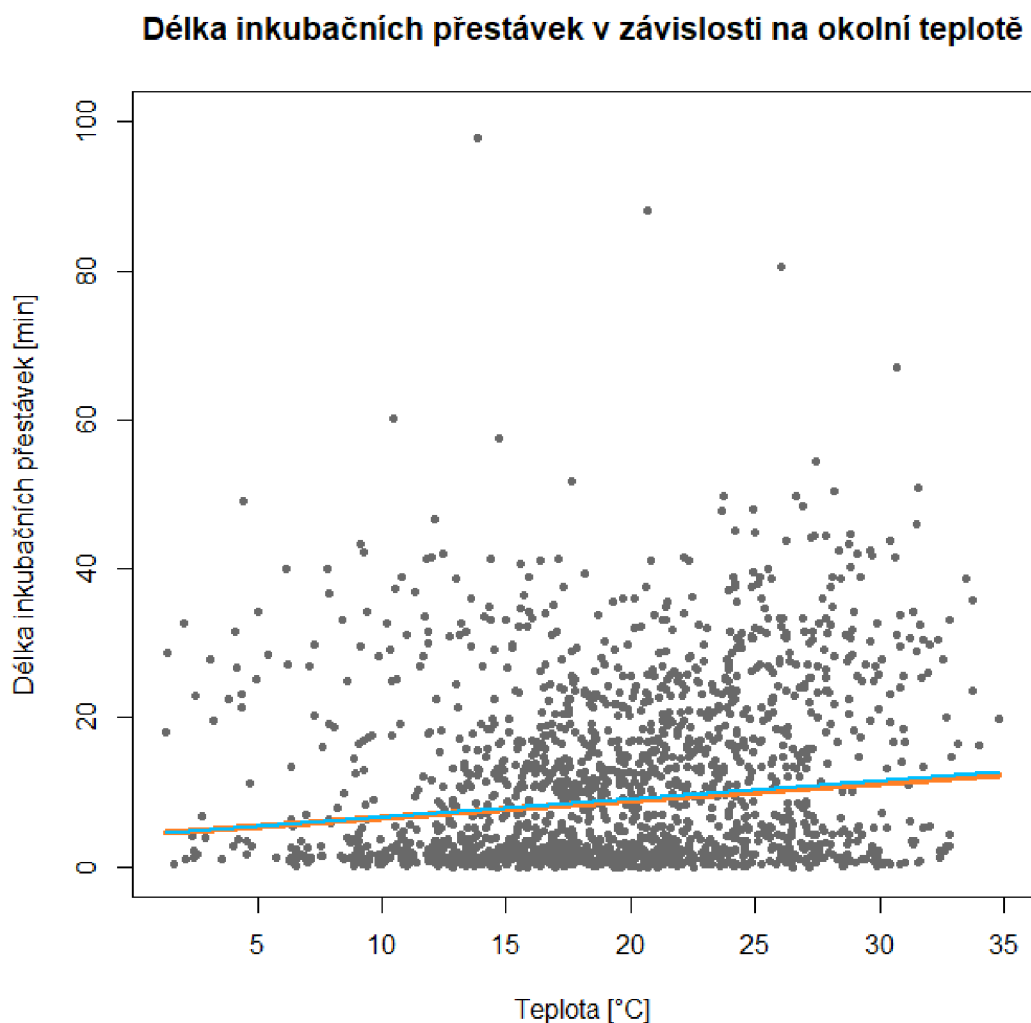
Tabulka 3: Shrnutí smíšeného modelu pro délku inkubačních přestávek, první sloupec obsahuje proměnné s pevnými efekty, ve druhém sloupci je odhad (Estimate), ve třetím poté hodnoty směrodatné odchylky (SE) a v posledním je p-hodnota, tučně jsou zvýrazněny signifikantní p-hodnoty (< 0,05).

Nebyl prokázán statisticky významný vliv denní doby (den nebo noc), dne v rámci periody ani sezony na délku inkubačních přestávek. Náhodný efekt v podobě hnízda vysvětlil 9,8 % variability. Statisticky významné rozdíly mezi délkami inkubačních přestávek jsou opět mezi modelovými druhy. Z grafu (obr. 13) je patrné, že kratší inkubační přestávky vykazuje sluka lesní, zároveň má však vícero delších inkubačních přestávek.



Obrázek 13: Krabicový graf zobrazující délku inkubačních sezení pro modelové druhy. Jednotlivé boxploty představují modelové druhy, modrý je sluka lesní a oranžový bekasina otavní, vyneseny jsou na ose x. Délku inkubačních sezení představuje osa y, jako jednotky jsou použity minuty. Medián je znázorněn vodorovnou linií uvnitř boxplotu, zářezy znázorňují 95 % konfidenční interval spolehlivosti. Kvartily ohraničují boxplot zdola (1. kvartil) a shora (3. kvartil). Vodorovné linie pod boxplotem znázorňují minimum a nad boxplotem maximum. A tečky jsou odlehlé hodnoty.

Graf (obr. 14) zobrazuje závislost délky inkubačních přestávek na okolní teplotě. Celkově lze pozorovat, že čím větší je teplota, tím delší mají modelové druhy inkubační přestávky. Zároveň je z grafu patrné, že rozdíly jsou mezi modelovými druhy naprosto minimální, což značí rovněž nesignifikantní rozdíl mezi druhy, viz tabulka č. 3.



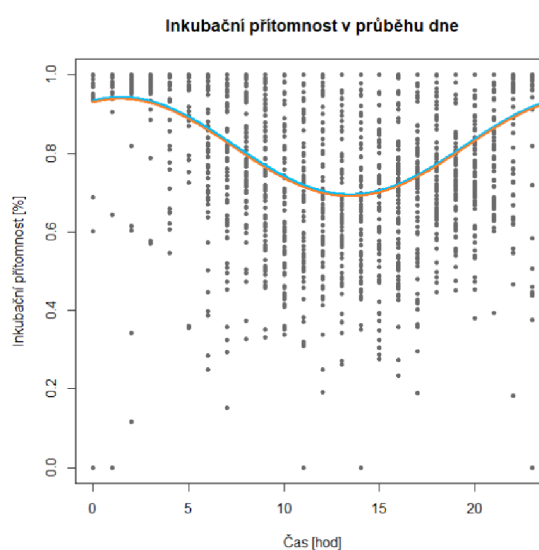
Obrázek 14: Graf závislosti délky inkubačních přestávek v závislosti na okolní teplotě. Osa y představuje délku inkubačních přestávek v minutách, osa x teplotu okolí udávanou ve °C. Šedé tečky znamenají jednotlivé záznamy dat o inkubaci. Modrá linie znázorňuje sluku lesní a oranžová bekasínu otavní. Linie byly vykresleny na základě modelu pro délku inkubačních přestávek.

5.5. Celková inkubační přítomnost v rámci hodiny

Proměnná	Estimate	SE	p-hodnota
Intercept: bekasina otavní	8.162e-01	1.689e-02	< 0,00001
Druh: sluka lesní	3.388e-03	2.910e-02	0.91
Čas (sin radiánů)	4.536e-02	6.784e-03	< 0,00001
Čas (cos radiánů)	1.154e-01	9.940e-03	< 0,00001
Denní doba (noc)	-1.046e-02	1.346e-02	0.44
Teplota	-2.530e-02	6.879e-03	0.00024
Den v rámci periody	1.463e-02	5.692e-03	0.01
Sezona	5.509e-03	1.174e-02	0.65

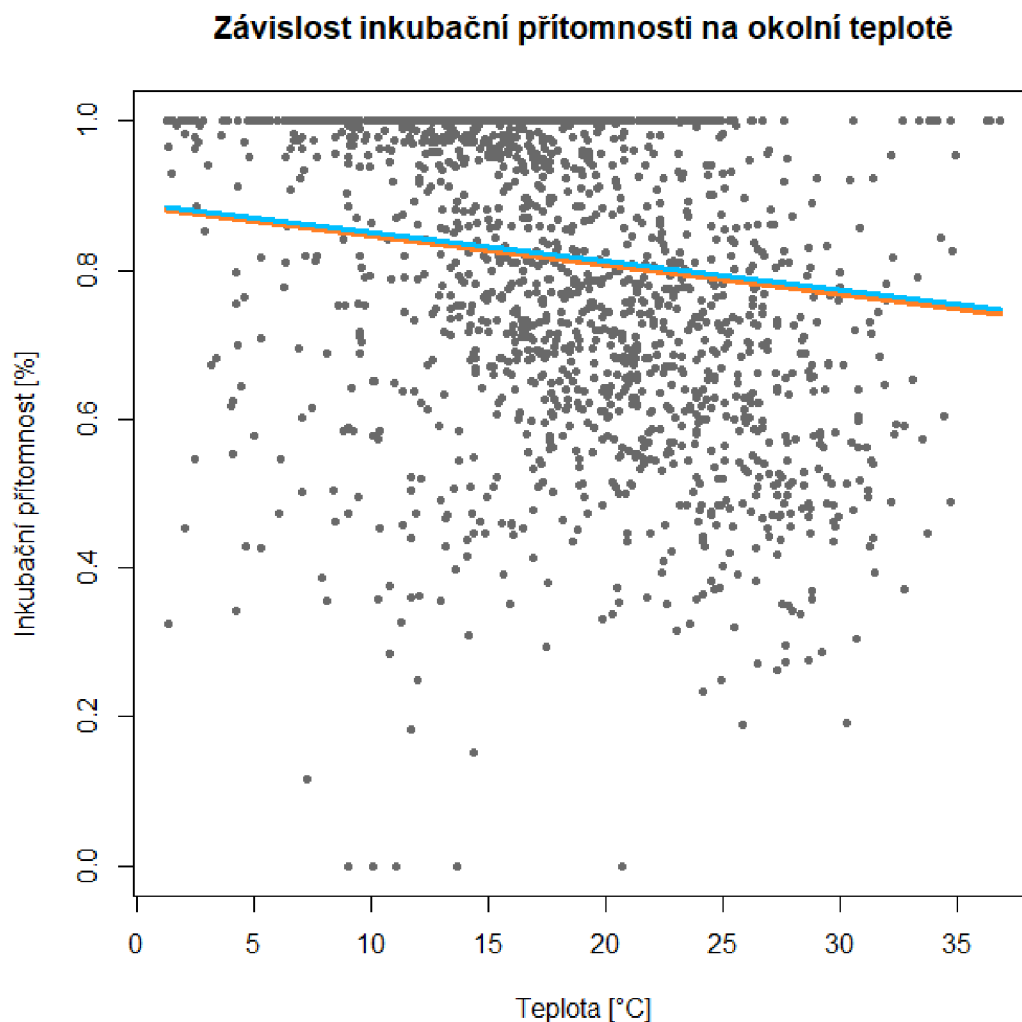
Tabulka 4: Shrnutí smíšeného modelu pro celkovou inkubační přítomnost v průběhu dne v rámci jednotlivých hodin, první sloupec obsahuje proměnné s pevnými efekty, ve druhém sloupci je odhad (Estimate), ve třetím poté hodnoty směrodatné odchylky (SE) a v posledním je p-hodnota, tučně jsou zvýrazněny signifikantní p-hodnoty (< 0,05).

Nebyl prokázán statisticky významný vliv denní doby (den nebo noc) a sezony na celkovou inkubační přítomnost v rámci hodiny. Náhodný efekt v podobě hnízda vysvětlil 5 % variability. Graf (obr. 15) zobrazuje celkové rozložení inkubační přítomnosti v jednotlivých hodinách dne. Je patrné, že oba modelové druhy vykazovaly inkubační sezení především v průběhu noci. Zároveň lze z grafu vyčíst, že nebyly pozorovány signifikantní rozdíly mezi jednotlivými druhy v závislosti na jednotlivých hodinách dne, proto se linie zobrazující modelové druhy překrývají. Tento údaj lze rovněž vyčíst v tabulce č. 4.



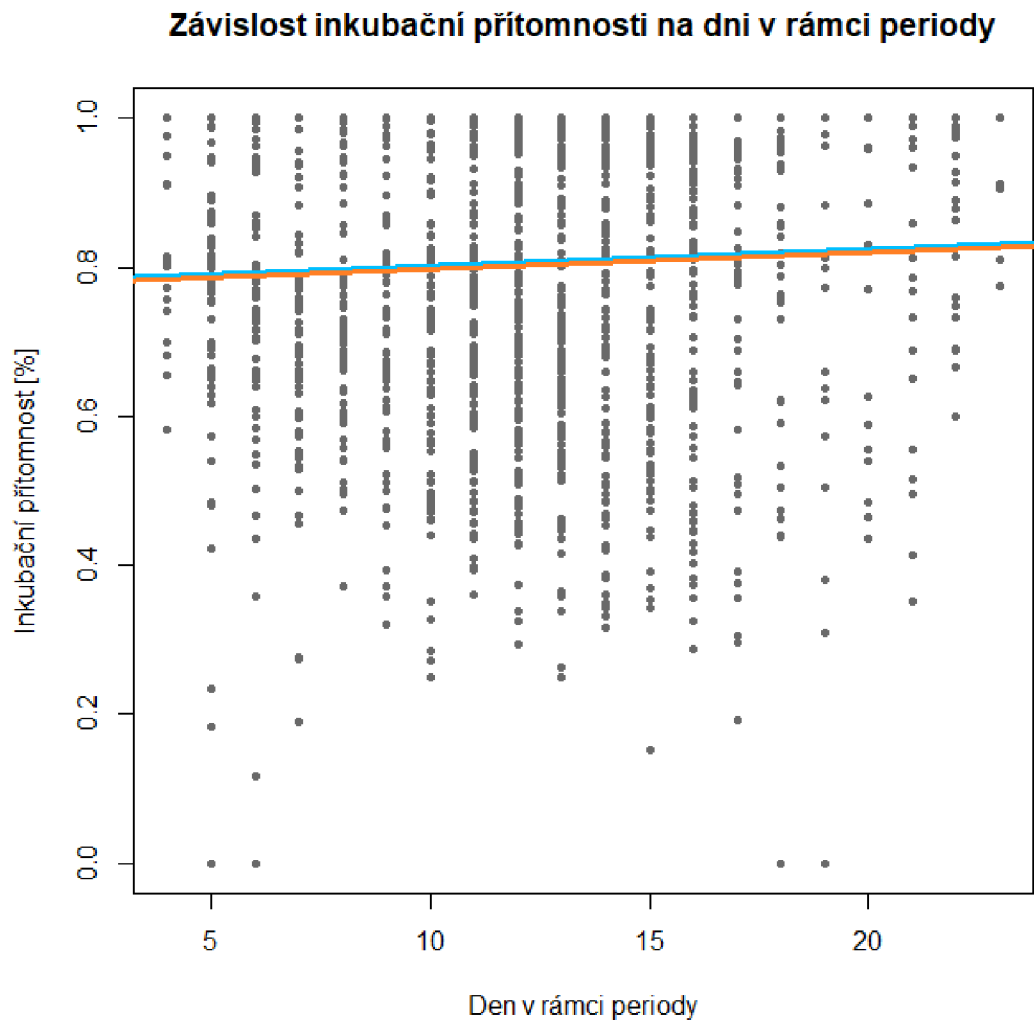
Obrázek 15: Graf inkubační přítomnosti v průběhu dne. Osa y představuje inkubační přítomnost jedince na hnízdě. Na ose x jsou vyneseny jednotlivé hodiny v rámci dne. Šedé tečky zobrazují nasbíraná data pro inkubační sezení. Modrá linie vykresluje proložení pro sluku lesní a oranžová linie pro bekasinu otavní.

Signifikantní rozdíly byly pozorovány opět u teploty. Z grafu (obr. 16) je patrné, že čím vyšší byly okolní teploty, tím se snižovala četnost inkubační přítomnosti. Opět nejsou patrné signifikantní rozdíly mezi druhy, viz tabulka č. 4.



Obrázek 16: Graf závislosti inkubační přítomnosti na okolní teplotě. Osa y představuje inkubační přítomnost jedince na hnízdě. Na ose x jsou teploty okolí udávány ve °C. Šedé tečky zobrazují nasbíraná data pro inkubační sezení. Modrá linie znázorňuje sluku lesní a oranžová bekasinu otavní. Linie byly vykresleny na základě modelu pro celkovou inkubační přítomnost v průběhu dne v rámci jednotlivých hodin.

Další proměnnou, která vykazovala signifikantní rozdíly, byl den v rámci periody. I zde je z grafu (obr. 17) patrné, že celkově čím se blížila inkubační perioda ke konci, tím se zvyšovala i inkubační přítomnost na hnízdě. Opět nejsou patrné signifikantní rozdíly mezi druhy, viz tabulka č. 4.



Obrázek 17: Graf závislosti inkubační přítomnosti na dni v rámci periody. Osa y představuje inkubační přítomnost jedince na hnízdě. Na ose x jsou vyneseny jednotlivé hodiny v rámci dne. Šedé tečky zobrazují nasbíraná data pro inkubační sezení. Modrá linie znázorňuje sluku lesní a oranžová bekasinu otavní. Linie byly vykresleny na základě modelu pro celkovou inkubační přítomnost v průběhu dne v rámci jednotlivých hodin.

6. Diskuse

Bylo zjištěno, že celková inkubační přítomnost se mezi druhy lišila, byla ovlivněna teplotou a rovněž dnem v rámci periody. Sluka lesní má celkovou inkubační přítomnost 85,1 % a bekasina otavní 80,5 %. Celková inkubační přítomnost byla ovlivněna teplotou a dnem v rámci periody. Inkubační rytmy modelových druhů vykazovaly podobné chování ve dne i v noci. V průběhu dne byly pozorovány častější inkubační přestávky než v průběhu noci, kdy převládala inkubační sezení. Toto chování bylo popsáno u bekasiny otavní již ve studii Green et al. (1990), kdy byla popsána kontinuální inkubační sezení v nočních hodinách od 21:00 do 3:00. Vcelku nepřetržitě inkubační sezení v průběhu noci, v rozmezí 22:00 až 4:00 bylo pozorováno také u čejky chocholaté (Sládeček et al., 2019b). V této diplomové práci byla ovšem pozorována rozdílnost mezi délkami inkubačních rytů u modelových druhů, sluky lesní vykazovaly delší inkubační sezení než bekasiny otavní. Délky inkubačních sezení byly ovlivněny denní dobou, zatímco délky inkubačních přestávek teplotou. Nebyla potvrzena závislost inkubačních rytů na sezoně ani na míře ukrytí hnízda ve vegetaci.

Celková inkubační přítomnost se mezi druhy lišila, v případě sluky lesní to bylo 85,1 %, v případě bekasiny o něco méně, 80,5 %. Doba strávená mimo hnízdo byla u bekasiny otavní popsána již ve výzkumu Green et al. (1990), autoři se zde v podstatě shodovali s výsledky této diplomové práce. Ve studii tato doba představovala 22 % celkové inkubace a v diplomové práci 19,5 %. Rozdíly mohly být způsobeny rozdílnými velikostmi dat. Tato přítomnost je typická pro uniparentální jedince. Celková inkubační přítomnost s 85 % byla rovněž pozorována u jespáka skvrnitého (Norton, 1972). Celková inkubační přítomnost byla ovlivněna okolní teplotou. Se zvyšující se teplotou se snižovala celková inkubační přítomnost. Což koreluje s předchozí informací s vlivem v rámci denní doby. Přes noc, kdy jsou teploty nižší, tak dospělí uniparentální jedinci inkubují více (Green et al., 1990).

Den v rámci periody se rovněž ukázal jako signifikantní ukazatel celkové inkubační přítomnosti. Nicméně je potřeba zdůraznit, že celkově bylo analyzováno 11 hnízd, 6 hnízd bekasiny otavní a 5 hnízd pro sluku lesní. Tento dataset byl dostatečný pro celkový popis inkubačních rytů. Nicméně pro věrohodné vyhodnocení složitějších vztahů, jako je na příklad právě den v rámci periody byl možná nedostatečný. Průměrný začátek monitoringu hnízda vycházel na 9. den inkubace, tudíž se právě kolem této doby shromáždilo nejvíce dat, která mohla zkreslit výsledek. Nejméně dat

bylo nasbíráno pro dobu na začátku inkubace. Bylo by tedy vhodné se pokusit nalézt další hnízda, aby byla snížena možná chyba. Chybějící data o začátku inkubace mohou být v některých ohledech zásadní. Na příklad sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) vykazují závislosti inkubačních rytmů na dni v rámci periody, což je popisováno ve studii Coper et Voss (2013). Bylo zjištěno, že se délka inkubačních sezení a přestávek v průběhu inkubace zkracuje. Důvodem je embryonální vývoj, čím se inkubace více blíží ke konci, tím rychleji se vejce ochlazuje (Turner, 2002; Tazawa et al., 1989). Samice tak rychleji ztrácí energetické zásoby, ale zároveň nemůže trávit mnoho času mimo hnízdo.

Bylo prokázáno, že inkubační rytmy sluky lesní i bekasiny otavní se skládají z dlouhých inkubačních sezení. V případě sluky lesní inkubační sezení střídá pár delších inkubačních přestávek s několika krátkými, v případě bekasiny jde především o řadu kratších inkubačních přestávek. Modelové druhy vykazovaly rozdílnosti v délce inkubačního sezení i v délce inkubačních přestávek. Jedním z důvodů může být rozdílná velikost těla, bekasina otavní je menšího vzrůstu než sluka lesní (Svensson et al., 2012) a dá se tedy předpokládat rozdílná doba především u délky inkubačních přestávek. Dle studie Tulp et Schekermann (2006) vykazují delší přestávky druhy menšího vzrůstu, nicméně to zde potvrzeno nebylo, delší přestávky byly pozorovány u větší sluky lesní. Stejně tomu bylo u inkubačního sezení. Díky delší době strávené mimo hnízdo je pták schopen i delší doby inkubačního sezení, nicméně to není pravděpodobně v závislosti na zásobě energie inkubujících jedinců (Bulla et al., 2015).

Inkubační přestávky byly oproti inkubačním sezením výrazně kratší, což platilo pro oba modelové druhy. Většinou se jednalo o mnoho krátkých přestávek v jednotkách minut, průměrně druhy trávily mimo hnízdo 11 minut. I přesto, že medián sluky lesní byl 3,5 minuty, bylo zde pozorováno mnoho odlehlých hodnot, stejně jako poměrně dost vzdáleného 3. kvartilu, který představoval 18 minut. Z tohoto lze usoudit, že sluka lesní měla mnoho krátkých inkubačních přestávek, které však byly umocněny několika delšími inkubačními přestávkami. Zatímco bekasina otavní má délky inkubačních přestávek rovnoměrněji rozložené kolem mediánu, který představuje hodnotu 9 minut. Lze tedy usuzovat, že bekasina otavní opouští hnízdo na kratší dobu než sluka lesní.

Dále byly pozorovány rozdíly délek inkubačních sezení v závislosti na denní době. Nejdelší inkubační sezení byla pozorována v průběhu noci. Delší inkubační sezení

v průběhu noci lze pozorovat také u druhů hnízdících na Sibiři (Tulp et Schekkerman, 2006). V sibiřských oblastech jsou pozorovány extrémnější podmínky, nicméně teplotní vzorec je stejný, kdy jsou teploty nižší v průběhu noci než ve dne. Dalším druhem, který má delší inkubační sezení v průběhu noci a nejkratší během dne je čejka chocholatá, u tohoto druhu za rozložení inkubačních rytmů v průběhu denní doby stojí antipredační strategie (Sládeček et al., 2019b). Ve studii Ekanayake et al. (2015) přisuzují inkubační sezení v průběhu noci nápadněji zbarveným jedincům z biparentálních párů. Nicméně v této diplomové práci lze toto chování pozorovat i u krypticky zbarvených uniparentálních druhů. Kratší inkubační sezení lze pozorovat přes den. Ale i zde se vymykají maximální hodnoty délky inkubačního sezení, které byly pozorovány podle dat v průběhu dne. Nicméně se mohlo jednat o začátek sezení ve večerních hodinách a konec v ranních hodinách, tudíž byl pro tuto dobu modelem stanoven den. Délky inkubačních sezení nebyly nijak ovlivněny dnem v rámci periody, což znamená, že se v závislosti na této proměnné neměnily. Rovněž délky inkubačních sezení čejky chocholaté nesouvisely s dnem v rámci periody (Sládeček et al., 2019b).

Délku inkubačních přestávek ovlivnila okolní teplota, čím vyšší byla, tím delší měly modelové druhy inkubační přestávky. Tato informace koreluje již se zmiňovanou celkovou inkubační přítomností, která se zvyšovala se snižující se teplotou. Tuto informaci lze rovněž vyčíst z aktogramů, viz obr. 6-8 a příloh 1-8. Také lze pozorovat, že dlouhé inkubační přestávky chybí v úseku noci, kdy jsou teploty nejnižší. Ovšem pouze denní doba zde nehraje roli, vliv denní doby na délku inkubačních přestávek nevyšel signifikantní, na rozdíl od délky inkubačních sezení, kde byl vliv v rámci delších sezení v průběhu noci, pro ni ovšem nevyšel signifikantní vliv teploty. Lze tedy předpokládat vliv některé další proměnné, která nebyla v modelu zohledněna. Délky inkubačních přestávek rovněž nebyly nijak ovlivněny dnem v rámci periody. Což je zajímavé, jelikož například sýkory černoohlavé (*Poecile atricapillus*) vykazují závislosti inkubačních rytmů na dni v rámci periody, což je zmíněno ve studii Coper et Voss (2013). Bylo zjištěno, že se délka inkubačních sezení a přestávek v průběhu inkubace zkracuje. Důvodem je embryonální vývoj, čím se inkubace blíží ke konci, tím rychleji se vejce ochlazuje (Turner, 2002; Tazawa et al., 1989). Samice tak rychleji ztrácí energetické zásoby, ale zároveň nemůže trávit mnoho času mimo hnízdo.

Nebyly pozorovány rozdíly inkubačních rytmů v závislosti na sezoně. Důvodem však může být pouze malý vzorek dat, zejména tedy v případě sluky lesní. V případě

bekasiny otavní může hrát roli to, že hnízda započala inkubaci ve velmi podobnou dobu, interval počátku inkubace se pohyboval mezi 31.05. a 07.06., nelze tedy předpokládat, že by se podmínky pro inkubaci v jednom týdnu změnily, natož nějak ovlivnily inkubační rytmy. Vliv sezony na inkubační rytmy byl prokázán například u sýkory koňadry (*Parus major*), bylo zjištěno, že čím dříve v sezoně zahnízdí tím dříve vykazují denní aktivitu (Graham et al., 2017). Lze předpokládat souvislost mezi sezonou a teplotou, nicméně i teplota v případě délky inkubačních sezení nevyšla signifikantní, a nelze tedy říci, že by délka inkubačních sezení nějak závisela na okolní teplotě. Stabilní inkubační rytmy v průběhu sezony jsou zmíněny ve studii Sládeček et al. (2019b), na druhou stranu je zde popsán vliv postupného zkracování noci, který má již vliv na zkrácení inkubačních sezení během nočních hodin. V diplomové práci rovněž nebyla zohledněna dostupnost potravy na jednotlivých lokalitách, i ta se může v průběhu sezony měnit. Reneerkens et al. (2011) uvádějí, že čím více je potravy, tím jsou inkubační sezení delší. Dále studie Moreau et al. (2018) odůvodňuje častější odchody z hnízda právě kvůli hledání potravy. Bylo by tedy vhodné zjistit i tuto informaci, která může vysvětlit další variabilitu v rámci inkubačních rytmů modelových druhů. Stejně tak by bylo dobré zjistit predanční tlak v jednotlivých lokalitách, který opět může souviset se sezonou. Vliv predace může přímo ovlivnit inkubační rytmy (Bulla et al., 2016; Sládeček et al., 2019b; Brynychová et al., 2020).

Otázkou vlivu na inkubační rytmy zůstává ukrytí hnízda ve vegetaci. Vzhledem k nízkému počtu nalezených hnízd tento faktor nebylo možné hodnotit. Přeci jen pro denní dobu či den v rámci periody bylo v rámci jednoho hnízda nasbíráno více dat než při zjišťování míry ukrytí hnízda ve vegetaci, kde by byla pouze jedna informace na hnízdo. V případě bekasiny otavní navíc byla hnízda nalezena na jedné lokalitě, kde bylo obdobné pokrytí vegetací. I z tohoto důvodu nelze vliv vegetace hodnotit, výsledky by byly hodně zkreslené.

U modelových druhů byly inkubační rytmy v podstatě neznámé. Nejen, že druhy jsou krypticky zbarveny a dokonale tak splynou s okolím (Svensson et al., 2012), ale i chování inkubující samice velmi komplikuje nalezení hnízda. Samice sedí na hnízdě do poslední chvíle, tudíž je potřeba se k hnízdu přiblížit na opravdu krátkou vzdálenost, přibližně 50-100 cm. Nyní stojí za nalezení hnízda spíše náhoda. Do budoucna by bylo potřeba shromáždit, co nejvíce informací o hnízdních populacích a habitatech, zjistit, zda některá stanoviště přímo vyhledávají a nesoustředit

se pouze na obecně popsané biotopy, že sluka lesní hnízdí ve vlhkých lesích a bekasina otavní preferuje mokřady (Svensson et al., 2012).

7. Závěr a přínos práce

Celkem bylo nalezeno 11 hnízd modelových druhů, 6 hnízd bekasiny otavní a 5 hnízd sluky lesní, v rámci 6 lokalit v Evropě. Nicméně i přes malé množství dat bylo bylo vysvětleny některé rozdílnosti inkubačních rytmů mezi druhy a jednotlivými proměnnými.

Celková inkubační přítomnost je u sluky lesní 85,1 % a u bekasiny otavní 80,5 %. Inkubační rytmy byly stejné u modelových druhů v rámci denní doby. Celková inkubační přítomnost byla pozorována převážně v průběhu noci. S čímž pravděpodobně souvisela i teplota, čím vyšší byly okolní teploty, tím menší byla celková inkubační přítomnost na hnízdě. Rovněž hrál roli den v rámci periody, čím se blížila inkubační perioda ke konci, tím se zvyšovala i celková inkubační přítomnost na hnízdě.

Bylo zjištěno, že délky inkubačních sezení i rytmů jsou rozdílné mezi druhy, delší inkubační sezení byla pozorována u sluky lesní. Délka inkubačních sezení nebyla závislá na teplotě, nicméně délka inkubačních přestávek ano. Čím vyšší byly teploty, tím se délka inkubačních přestávek prodlužovala, což platilo pro oba modelové druhy. Jednotlivé délky inkubačních rytmů se v závislosti na dni v rámci periody nelišily. Dále nebyl prokázán vliv sezony a vegetace na inkubační rytmy, a to ani pro celkovou inkubační přítomnost ani pro délky inkubačních rytmů.

Informace získané v této diplomové práci mohou sloužit jako podklad pro další výzkum, který modelové druhy ještě potřebují. Přeci jen data získaná díky této práci jsou pro velké závěry poměrně malá. Je tedy potřeba najít více hnízd těchto druhů. Což platí především pro hnízda sluky lesní, nicméně nalezení hnízd je opravdu velice problematické.

8. Přehled literatury a použitých zdrojů

Aparicio, J. M. (1993). Nordic Society Oikos The Effect of Clutch Size Errors on Fitness: A Hypothesis. *Oikos* 68 (1), P. 186-190.

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. et Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), P. 1-48. Dostupné z: [doi:10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01).

Bertholdt, N. P., Gill, J. A., Laidlaw, R. A. et Smart, J. (2017). Landscape effects on nest site selection and nest success of Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in lowland wet grasslands. *Bird Study*, 64(1), P. 30–36. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/00063657.2016.1262816>.

Bivand, R. et Lewin-Koh, N. (2022). *maptools: Tools for Handling Spatial Objects*. R package version 1.1-3. Dostupné z: <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>.

Blomqvist, D. et Johansson, O. C. (1994). Double Clutches and Uniparental Care in Lapwing *Vanellus vanellus*, with a Comment on the Evolution of Double-Clutching. *Journal of Avian Biology*, 25 (1), P. 77-79. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/3677298>.

Braña, F., Prieto, L. et González-Quirós, P. (2010). Habitat change and timing of dusk flight in the Eurasian woodcock: A trade-off between feeding and predator avoidance? *Annales Zoologici Fennici*, 47(3), P. 206–214. Dostupné z: <https://doi.org/10.5735/086.047.0305>.

Braña, F., González-Quirós, P., Prieto, L. et González, F. (2013). Spatial distribution and scale-dependent habitat selection by eurasian woodcocks *scolopax rusticola* at the south-western limit of its continental breeding range in Northern Spain. *Acta Ornithologica*, 48(1), P. 27–37. Dostupné z: <https://doi.org/10.3161/000164513X669973>.

Brynychová, K., Šálek, M. E., Vozabulová, E. et Sládeček, M. (2020). Daily Rhythms of Female Self-maintenance Correlate with Predation Risk and Male Nest Attendance in a Biparental Wader. *Journal of Biological Rhythms*, 35(5), P. 489–500. Dostupné z: <https://doi.org/10.1177/0748730420940465>.

Bulla, M., Valcu, M., Rutten, A. L. et Kempnaers, B. (2014): Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? *Behavioral Ecology*, 25(1), P. 152-164. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/beheco/art098>.

Bulla, M., Cresswell, W., Rutten, A. L., Valcu, M. et Kempnaers, B. (2015). Biparental incubation-scheduling: No experimental evidence for major energetic constraints. *Behavioral Ecology*, 26(1), P. 30–37. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/beheco/aru156>.

Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A., Helm, B., Sandercock, B. K., Casler, B., Ens, B. J., Spiegel, C. S., Hassell, C. J., Küpper, C., Minton, C., Burgas, D., Lank, D. B., Payer, D. C., Loktionov, E. Y., Nol, E., Kwon, E., Smith, F., Gates, H. R., Vitnerová, H. Prüter, H., Johnson, J. A., St Clair, J. J., Lamarre, J.-F., Rausch, J., Reneerkens, J., Conklin, J. R., Burger, J., Liebezeit, J., Bêty, J., Coleman, J. T., Figuerola, J., Hooijmeijer, J. C. E. W., Alves, J. A., Smith, J. A. M., Weidinger, K., Koivula, K., Gosbell, K., Exo, K.-M., Niles, L., Koloski, L., McKinnon, L., Praus, L., Klaassen, M., Giroux, M.-A., Sládeček, M., Boldenow, M. L., Goldstein, M. I., Šálek, M., Senner, N., Rönkä, N., Lecomte, N., Gilg, O., Vincze, O., Johnson, O. J., Smith, P. A., Woodard, P. F., Tomkovich, P. S., Battley, P. F., Bentzen, R., Lanctot, R. C., Porter, R., Saalfeld, S. T., Freeman, S., Brown, S. C., Yezerinac, S., Székely, T., Montalvo, T., Piersma, T., Loverti, V., Pakanen, V.-M., Tijssen, W. et Kempnaers, B. (2016): Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, 540 (7631), P. 109-113. Dostupné z: <https://doi.org/10.1101/084806>.

Bulla, M., Prüter, H., Vitnerová, H., Tijssen, W., Sládeček, M., Alves, J. A., Gilg, O. et Kempnaers, B. (2017). Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Scientific Reports*, 7(1). Dostupné z: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13005-y>.

Cepáková, E., Šálek, M., Cepák, J. et Albrecht, T. (2007). Breeding of Little Ringed Plovers *Charadrius dubius* in farmland: Do nests in fields suffer from predation? *Bird Study*, 54(2), 284–288. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/00063650709461487>.

- Cervencl, A., Esser, W., Maier, M., Oberdiek, N., Thyen, S., Wellbrock, A. et Exo, K. M. (2011). Can differences in incubation patterns of Common Redshanks *Tringa totanus* be explained by variations in predation risk? *Journal of Ornithology*, 152(4), P. 1033–1043. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0696-z>.
- Cockburn, A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1592), P. 1375–1383. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>.
- Coper, C. B. et Voss, M. A. (2013): Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. *Plos one*, 8(6).
- del Hoyo, J., Elliott, A. et Sargatal, J. (1996): *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Hoatzing to Auks. Lynx Edicions.
- Duriez, O., Fritz, H., Binet, F., Tremblay, Y. et Ferrand, Y. (2005). Individual activity rates in wintering Eurasian woodcocks: Starvation versus predation risk trade-off? *Animal Behaviour*, 69(1), P. 39–49. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.009>.
- Ekanayake, K. B., Weston, M. A., Nimmo, D. G., Maguire, G. S., Endler, J. A. et Küpper, C. (2015). The bright incubate at night: Sexual dichromatism and adaptive incubation division in an open-nesting shorebird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806). Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.3026>.
- Flint, P. L., Grand, J. B. et Sedinger, J. S. (1996). Allocation of Limited Reserves to a Clutch: A Model Explaining the Lack of a Relationship between Clutch Size and Egg Size. In *Source: The Auk*, 113(4), P. 939-942. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/4088875>.
- Fontaine, J. J. et Martin, T. E. (2006). Parent birds assess nest predation risk and adjust their reproductive strategies. *Ecology Letters*, 9(4), 428–434. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00892.x>.
- Galbraith, H. (1988). Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of lapwing *Vanellus vanellus* chicks. *J. Zool., Lond.*, 214, P. 383-398.

Graham, J. L., Cook, N. J., Needham, K. B., Hau, M., & Greives, T. J. (2017). Early to rise, early to breed: a role for daily rhythms in seasonal reproduction. *Behavioral Ecology*, 28(5), P. 1266-1271.

Green, R. E., Hirons, G. J. M. et Cresswell, B. H. (1990). Foraging Habitats of Female Common Snipe *Gallinago gallinago* During the Incubation Period. *Journal of Applied Ecology*, 27(1), P. 325-335.

Hagemeijer, W. J. et Blair, M. J. (1997): The EBCC atlas of European breeding birds. Poyser, London, 479.

Hatch, M. I. et Westneat, D. F. (2007): Age-related patterns of reproductive success in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*, 38(5), P. 603-611.

Hoodless, A. N. et Coulson, J. C. (1998). Breeding biology of the Woodcock *Scolopax rusticola* in Britain. *Bird Study*, 45(2), P. 195–204. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/00063659809461091>.

Hoodless, A. N., Ewald, J. A. et Baines, D. (2007). Habitat use and diet of Common Snipe *Gallinago gallinago* breeding on moorland in northern England. *Bird Study*, 54(2), P. 182–191. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/00063650709461474>.

Chajma, P. et Sládeček, M. (2021): Incub8 documentation & help. Incub8 [online]. [cit. 2022-03-29]. Dostupné z: https://bergfzp.shinyapps.io/incub8/_w_e149c194/help.html.

Incub8: Behavioral Ecology Research Group [online] (2020), dostupné z: <https://bergfzp.shinyapps.io/incub8/>.

Kubelka, V., Sládeček, M., Zámečník, V., Vozabulová, E. et Šálek, M. (2019). Seasonality Predicts Egg Size Better Than Nesting Habitat in a Precocial Shorebird. *Ardea*, 107(3), P. 239–250. Dostupné z: <https://doi.org/10.5253/arde.v107i3.a4>.

Kwon, E., English, W. B., Weiser, E. L., Franks, S. E., Hodkinson, D. J., Lank, D. B. et Sandercock, B. K. (2018). Delayed egg-laying and shortened incubation duration of Arctic-breeding shorebirds coincide with climate cooling. *Ecology and Evolution*, 8(2), P.1339–1351. Dostupné z: <https://doi.org/10.1002/ece3.3733>.

- Liu, J., Yan, H., Li, G. et Li, S. (2021). Nest concealment is associated with reproductive traits across sympatric bird species. *Ecology and Evolution*, 11(20), P. 14079–14087. Dostupné z: <https://doi.org/10.1002/ece3.8117>.
- Machado, A. L., Ferrand, Y., Gossmann, F., Silveira, A. M. et Gonçalves, D. (2008). Application of a roding survey method to the sedentary Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola* population in Pico Island, Azores. *European Journal of Wildlife Research*, 54(2), P. 205–214. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s10344-007-0131-1>.
- Machado, A. L., Brito, J. C., Medeiros, V., Leitão, M., Moutinho, C, Jesus, A., Ferrand, Y. et Gonçalves, D. (2008b): Distribution and habitat preferences of Eurasian woodcock *Scolopax rusticola* in S. Miguel island (Azores) during the breeding season. *Wildlife Biology*, 14(1), P. 129-137.
- Martin, T.E. (1995). Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecol. Monogr.*, 65, P. 101–127.
- Martin, T. E. (2002). A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269(1488), P. 309–316. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1879>.
- Martin, T. E., Auer, S. K., Bassar, R. D., Niklison, A. M. et Lloyd, P. (2007). Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61(11), P. 2558–2569. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00204.x>.
- Mason, C. F. et Macdonald, S. M. (1976). Aspects of the breeding biology of the snipe. *Bird Study*, 23(1), P. 33–38. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/00063657609476482>.
- Mayerová H. (2019): Chráněná krajinná oblast Brdy – péče o divočinu. *Ochrana přírody* 5/2019.
- Melichar, V. et Krása, P. (2009): Krušné hory – smutné pohoří. *Ochrana přírody*, 6/2009.
- Meyer, N., Bollache, L., Dechaume-Moncharmont, F. X., Moreau, J., Afonso, E., Angerbjörn, A., Bêty, J., Ehrich, D., Gilg, V., Giroux, M. A., Hansen, J., Lanctot, R. B., Lang, J., Lecomte, N., McKinnon, L., Reneerkens, J., Saalfeld, S. T., Sabard, B.,

- Schmidt, N. M., Sittler B., Smith P., Sokolov A., Sokolov V., van Bemmelen R. et Gilg, O. (2020). Nest attentiveness drives nest predation in arctic sandpipers. *Oikos*, 129(10), P. 1481–1492. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/oik.07311>.
- Monaghan, P. et Nager, R. G. (1997): Why don't birds lay more eggs? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), P. 270-274).
- Mooney, P., Corcoran, P. et Winstaley, A. (2010): A study of data representation of natural features in openstreetmap. *Proceedings of GIScience*, 150, P. 150-156.
- Moreau, J., Perroud, L., Bollache, L., Yannic, G., Teixeira, M., Schmidt, N. M., Reneerkens, J. et Gilg, O. (2018). Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. *Ibis*, 160(1), P. 13–22. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/ibi.12507>.
- Musters, C. J. M., ter Keurs, W. J. et de Snoo, G. R. (2010). Timing of the breeding season of Black-tailed Godwit *Limosa limosa* and Northern Lapwing *Vanellus vanellus* in the Netherlands. *Ardea*, 98(2), P. 195–202. Dostupné z: <https://doi.org/10.5253/078.098.0209>.
- Nice, M. M. (1954): Incubation periods throughout the ages. *Centaurus* 3(2), P. 311-359.
- Norton, D. W. (1972): Incubation schedules of four species of calidrine sandpipers at Barrow, Alaska. *The Condor*, 74(2), P. 164-176.
- Parra, J. E., Beltrán, M., Zefania, S., dos Remedios, N. et Székely, T. (2014). Experimental assessment of mating opportunities in three shorebird species. *Animal Behaviour*, 90, P. 83–90. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.12.030>.
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rahn et Ar (1974): The avian egg: Incubation time and water loss. *The Condor*, 76(2), P. 147-152.
- Raposerio, P. M., Hernández, A. Pla-Rabes, S., Gonçalves, V., Bao, R., Sáez, A., Shanahan, T., Benavente, M., Boer, E. J., Richter, N., Gordon, V., Marques, H., Sousa, P. M., Souto, M., Matias, M. G., Aguiar, N., Pereira, C., Ritter, C., Rubio, M.

- J., Salcedo, M., Vázquez-Loureiro, D., Margalef, O., Amaral-Zettler, L. A., Costa, A. C., Huang, Y., Leeuwen, J. F. N., Masqué, P., Prego, R., Ruiz-Fernández, A. C., Sanchez-Cabeza, J.A., Trigo, R. et Giralt, S. et al. (2021): Climate change facilitated the early colonization of the Azores archipelago during medieval times. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(41).
- Reid, J. M., Ruxton, G. D., Monaghan, P. et Hilton, G. M. (2002). Energetic consequences of clutch temperature and clutch size for a uniparental intermittent incubator: the starling. *The Auk*, 119(1), P. 54-61. Dostupné z: <https://academic.oup.com/auk/article/119/1/54/5561909>.
- Reneerkens, J., Grond, K., Schekkerman, H., Tulp, I. et Piersma, T. (2011). Do uniparental sanderlings *Calidris alba* increase egg heat input to compensate for low nest attentiveness? *PLoS ONE*, 6(2). Dostupné z: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016834>.
- Ricklefs, R. E. (1969). An analysis of nesting mortality in birds. *Smith. Contr. Zool.*, 9, P. 1–48.
- Ricklefs, R. E. (1980): Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis. *The Auk*, 97 (1), P. 38-49.
- Rodrigues, T. M., Andrade, P., Rodrigues, M. et Gonçalves, D. (2018). Mixed patterns of morphological adaptation to insularity in an aerial displaying bird, the Common Snipe *Gallinago gallinago*. *Ibis*, 160(4), 870–881. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/ibi.12578>.
- Rodrigues, T. M., Rodrigues, M. et Gonçalves, D. (2019). Breeding phenology and success of the Common Snipe *Gallinago gallinago* in the Azores. *Bird Study*, 66(4), P. 441–451. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/00063657.2020.1724873>.
- Ryves, R. B. 1943. An investigation into the roles of males in relation to incubation. *British Birds*, 37, P. 10-16.
- Schally, G. (2019). Assessment of the breeding and wintering sites of eurasian woodcock (*Scolopax rusticola*) occurring in Hungary based on ringing recovery data. *Ornis Hungarica*, 27(1), P. 110–116. Dostupné z: <https://doi.org/10.2478/orhu-2019-0007>.

Skrade, P. D. B. et Dinsmore, S. J. (2013). Egg-size investment in a bird with uniparental incubation by both sexes. *Condor*, 115(3), P. 508–514. Dostupné z: <https://doi.org/10.1525/cond.2013.120014>.

Sládeček, M., Vozabulová, E., Brynychová, K. et Šálek, M. E. (2019). Parental incubation exchange in a territorial bird species involves sex-specific signalling. *Frontiers in Zoology*, 16(1). Dostupné z: <https://doi.org/10.1186/s12983-019-0306-0>.

Sládeček, M., Vozabulová, E., Šálek, M. E. et Bulla, M. (2019b): Diversity rhythms in a facultatively uniparental shorebird—the Northern Lapwing. *Scientific reports*, 9 (1), P. 1-11.

Sládeček, M., Brynychová, K., Elhassan, E., Šálek, M. E., Janatová, V., Vozabulová, E., Chajma, P., Firlová, V., Pešková, L., Almuhery, A. et Bulla, M. (2021). Diel timing of nest predation changes across breeding season in a subtropical shorebird. *Ecology and Evolution*, 11(19), P. 13101–13117. Dostupné z: <https://doi.org/10.1002/ece3.8025>.

Spilka, J., Moravec, P., Pipek, J. et Stodola, J. (2015): Souhrn doporučených opatření pro evropsky významnou lokalitu Padrt'sko. Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky [online]. [cit. 2022-03-30]. Dostupné z: [https://strednicehy.ochranaprirody.cz/res/archive/254/031743.pdf?seek=1446709921](https://strednicechy.ochranaprirody.cz/res/archive/254/031743.pdf?seek=1446709921).

Svensson, L., Mullarney, K. et Zetterstöm, D. (2012): Ptáci Evropy, Severní Afriky a Blízkého východu. Plzeň: Ševčík. ISBN: 978-80-7291-246-9.

Székely, T. et Reynolds, J. D. (1995): Evolutionary transitions in parental care in shorebirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 262(1363), P. 57-64.

Šálek, M. et Cepáková, E. (2006): Do northern lapwings *Vanellus vanellus* and little ringed plovers *Charadrius dubius* rely on egg crypsis during incubation? *Folia Zoologica*, 55(1), P. 43-51.

Šťastný, K. et Krištín, A. (2021): Ptáci Česka a Slovenska: Ottův obrázkový atlas. Praha: Ottovo nakladatelství. ISBN: 978-80-7451-866-9.

Tazawa J. S., Okuda A., Nakazawa S., Whittlow G. C. (1989): Metabolic responses of chicken embryos to graded, prolonged alterations in ambient temperature. *Comp Biochem Physiol A Physiol*, 92(4), P. 613-617.

Tieleman, B. I., Williams, † J. B. et Ricklefs, R. E. (2004). Nest attentiveness and egg temperature do not explain the variation in incubation periods in tropical birds. In *Functional Ecology*, 18(4), P. 571-577.

Tulp, I. et Schekkerman, H. (2006). Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *Journal of Avian Biology*, 37(3), P. 207-218.

Tulp, I., Schekkerman, H., Bruinzeel, L. W., Jukema, J., Visser, G. H. et Piersma, T. (2009): Energetic demands during incubation and chick rearing in a uniparental and a biparental shorebird breeding in the high arctic. *The Auk*, 126(1), P. 155-164.

Turner J. S. (2002): Maintenance of egg temperature. Deeming DC, editor. *Avian Incubation: behaviour, environment, and evolution*. Oxford: Oxford University Press. P 119-142.

Vlček (2014): Moderní pohled na fylogenezi bahňáků. *Vanellus* 9: 69-76.

van Paassen, A. G., Veldman, D. H. et Beintema, A. J. (1984): A simple device for determination of incubation stages in eggs, *Wildfowl*, 35, P. 173-178.

Walters, J. R. (1982). Parental behaviour in lapwings (Charadriidae) and its relationships with clutch sizes and mating systems. *Evolution*, 36, P. 1030-1040.

Weiser, E. L., Brown, S. C., Lanctot, R. B., Gates, H. R., Abraham, K. F., Bentzen, R. L., Bêty, J., Boldenow, M. L., Brook, R. W., Donnelly, T. F., English, W. B., Flemming, S. A., Franks, S. E., Gilchrist, H. G., Giroux, M. A., Johnson, A., Kennedy, L. v., Koloski, L., Kwon, E., Lamare J., Lank D., Lecomte N., Liebezeit J., McKinnon L., Nol E., Perz J., Rausch J., Robards M., Saalfeld S., Senner N., Smith P., Soloviev M., Solovyeva D., Ward D., Woodard P. et Sandercock, B. K. (2018). Life-history tradeoffs revealed by seasonal declines in reproductive traits of Arctic-breeding shorebirds. *Journal of Avian Biology*, 49(2). Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/jav.01531>.

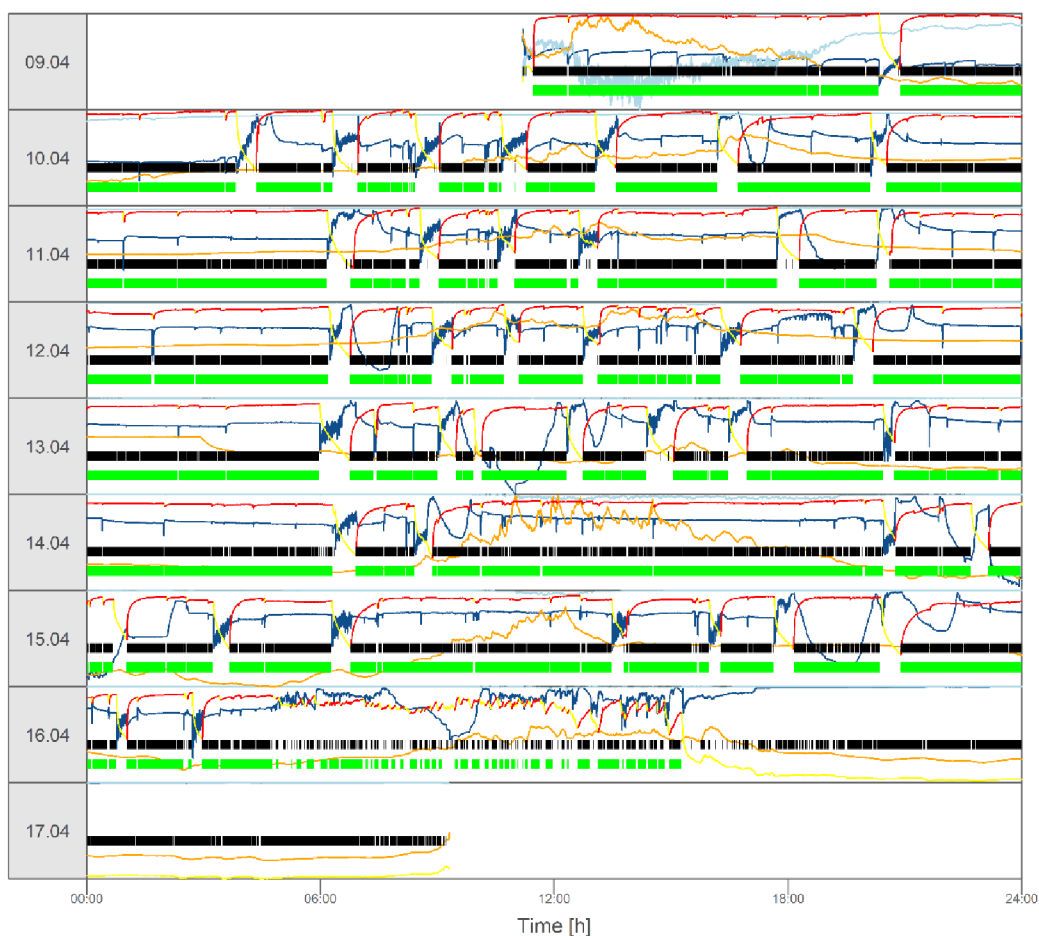
Westneat, D. F., Stewart, I. R. K. et Hatch, M. I. (2009). Complex interactions among temporal variables affect the plasticity of clutch size in a multi-brooded bird. *Ecology* 90(5), P. 1162-1174.

Xiao, H., Hu, Y., Lang, Z., Fang, B., Guo, W., Zhang, Q., Pan, X. et Lu, X. (2017). How much do we know about the breeding biology of bird species in the world? In *Journal of Avian Biology*, 48(4), P. 513–518. Blackwell Publishing Ltd. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/jav.00934>.

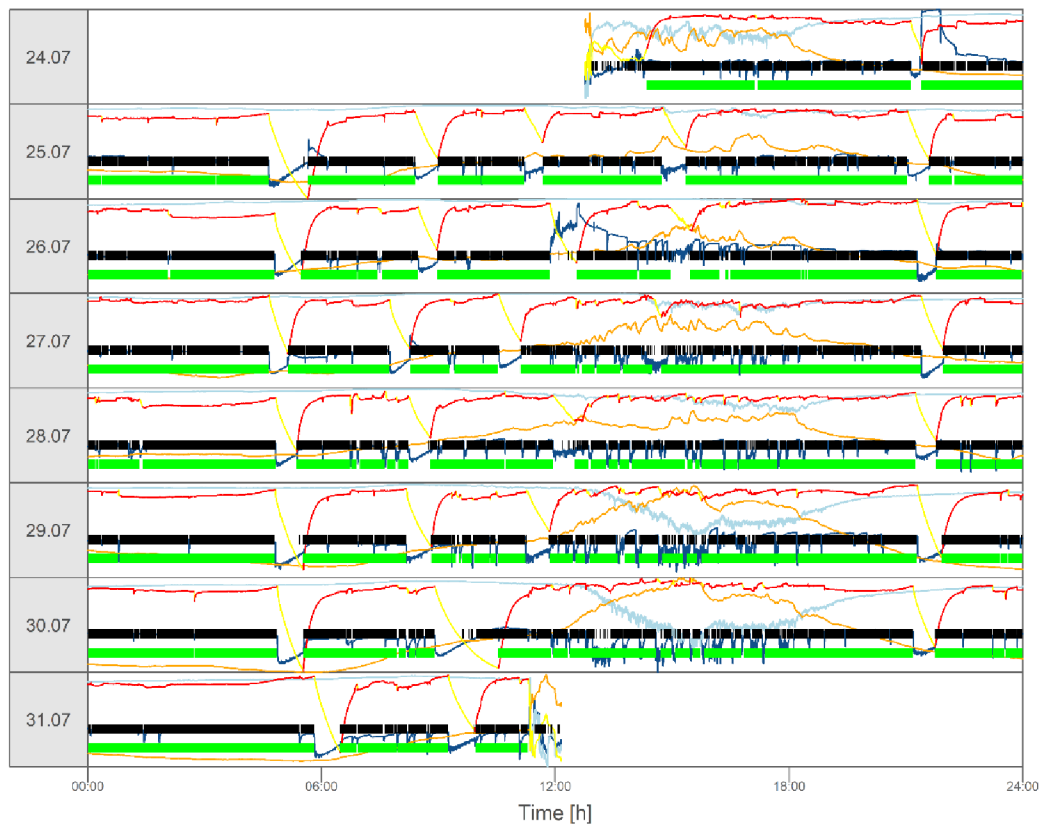
Žďárek, P., Koza, V. et Kubelka, V. (2015): Bahňáci – od běžných druhů po nejvzácnější zatoulance – čím jsou výjimeční a jak je určovat? *Vanellus*, 10, 9–34.

9. Přílohy

0144_EUWO_SAMI_2019_SAMI19EUWO01

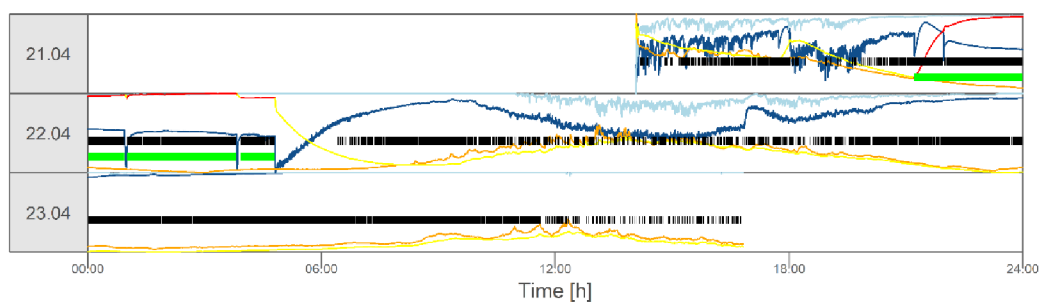


Příloha 1: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 10, sluka lesní, São Miguel. Osa x představuje čas v průběhu dne. Na místo osy y jsou zde jednotlivé dny ve formě datumu záznamu inkubačních rytmů. Oranžová linie představuje okolní teplotu, světle modrá okolní vlhkost, tmavě modrá vlhkost ve hnízdě a červenožlutá teplotu ve hnízdě. Červené úseky linie představovaly zvýšenou teplotu, tedy předpoklad pro inkubační sezení, žluté naopak snížení teploty, což byl předpoklad pro inkubační přestávku. Rovné silnější linie, černá a zelená představují právě inkubační sezení, místo, kde tato linie chybí představuje inkubační přestávku. Černá linie byla vytvořena na základě predikce. Nejdůležitější je právě zelená linie, která představuje konečný čistý již manuálně upravený záznam inkubačního sezení.

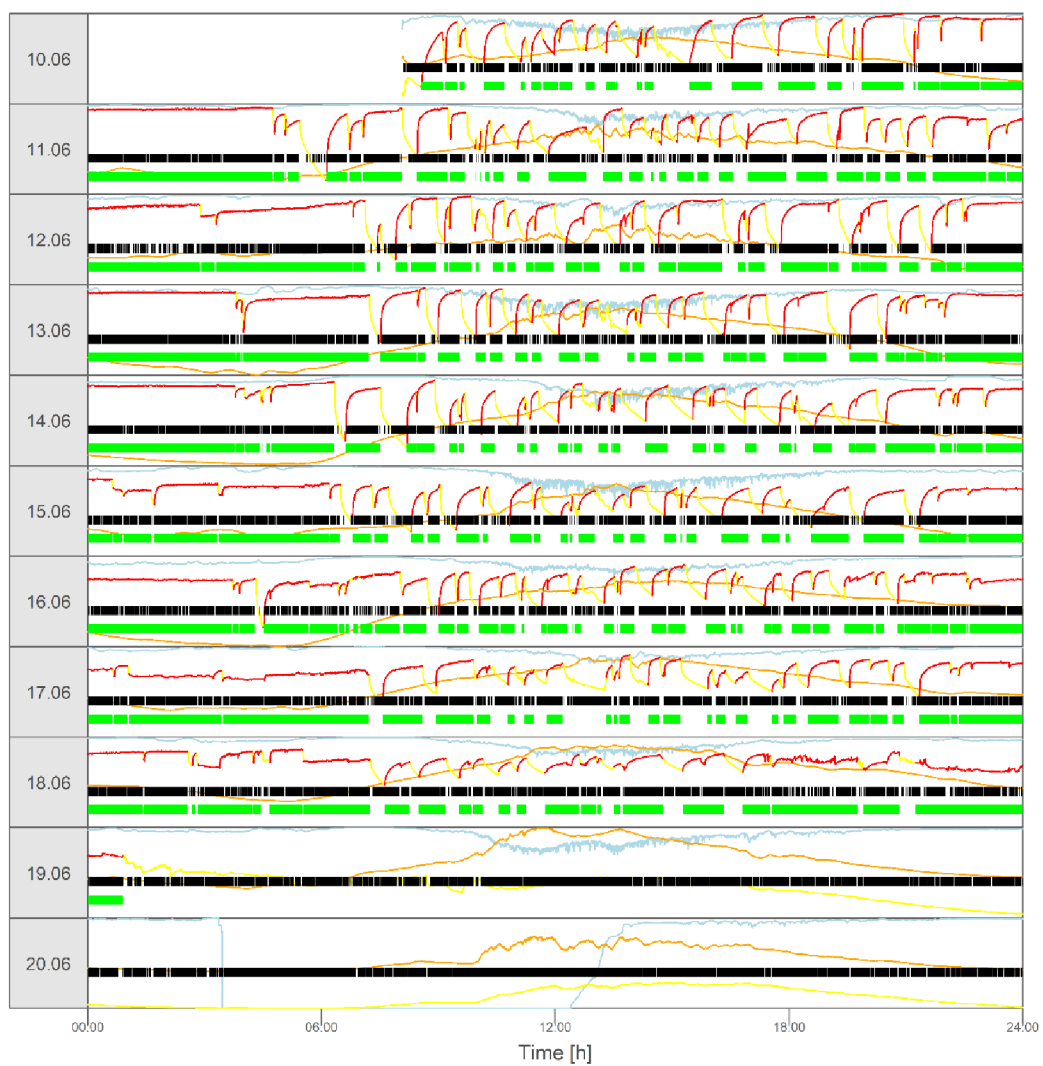


Příloha 2: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 8, sluka lesní, Krušné hory. Popis viz Příloha 1.

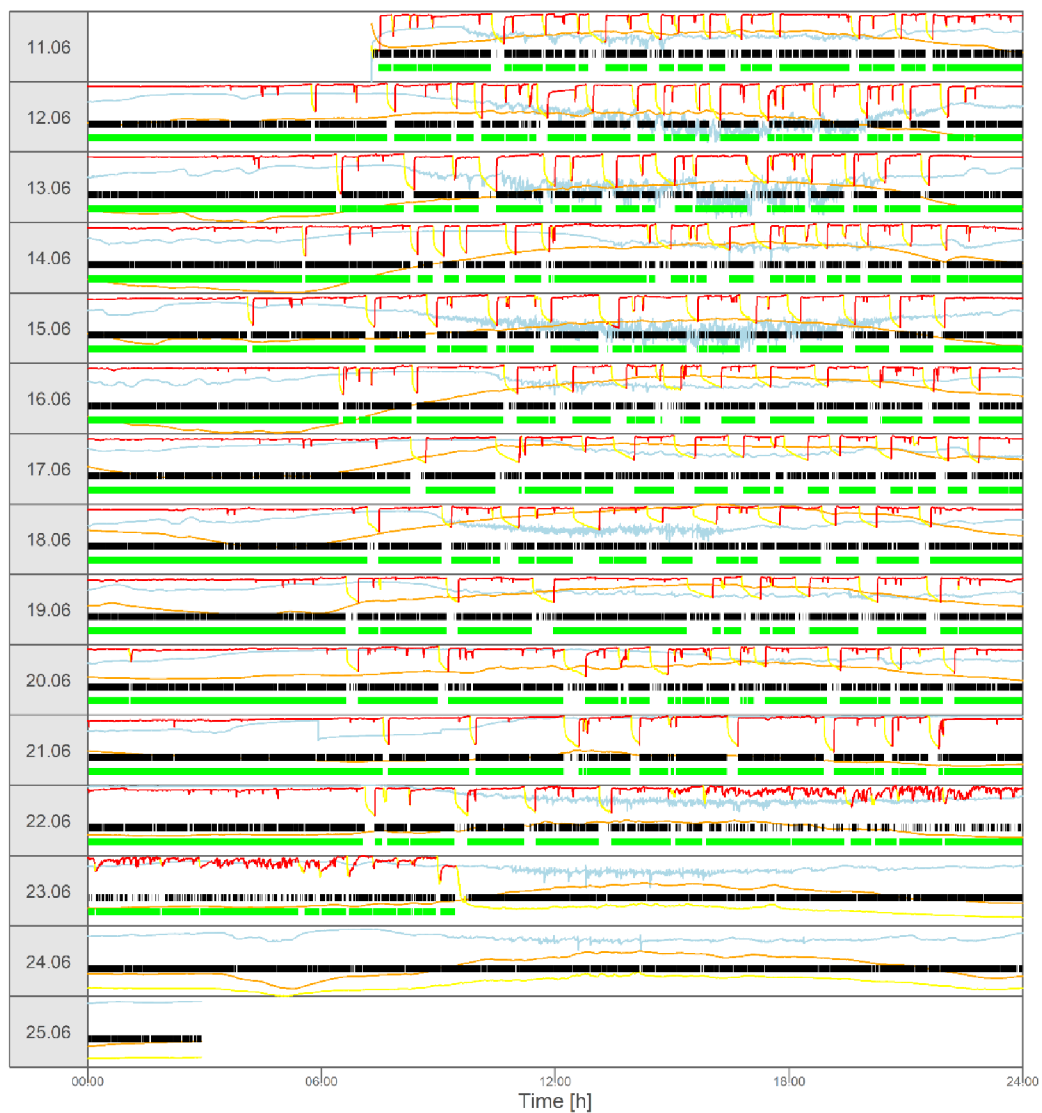
0812_EUWO_WEST_2021_WEST21EUWO01



Příloha 3: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 11, sluka lesní, Západní Estonsko. Popis viz Příloha 1.

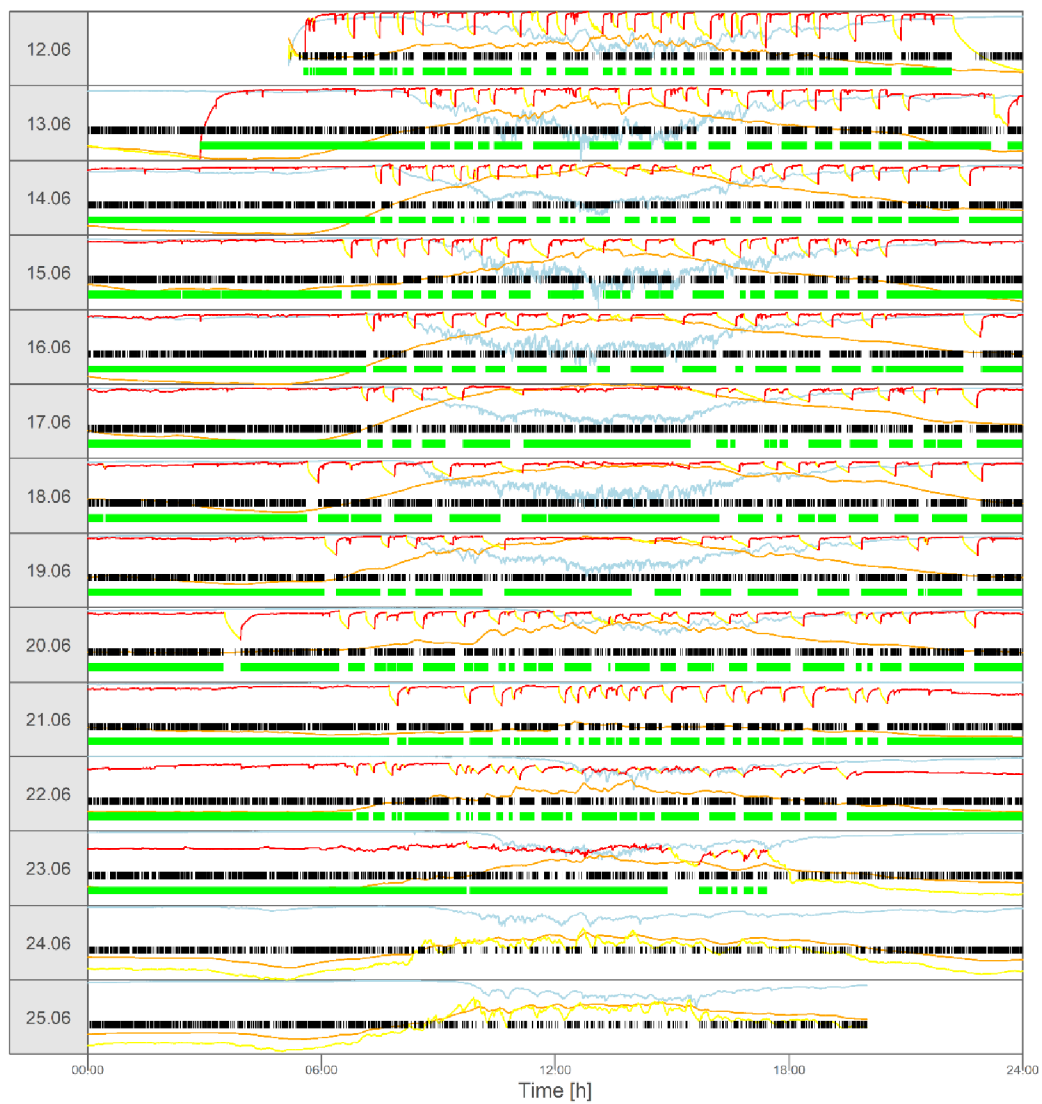


Příloha 4: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 1, bekasina otavní, Dümmer see. Popis viz Příloha 1.

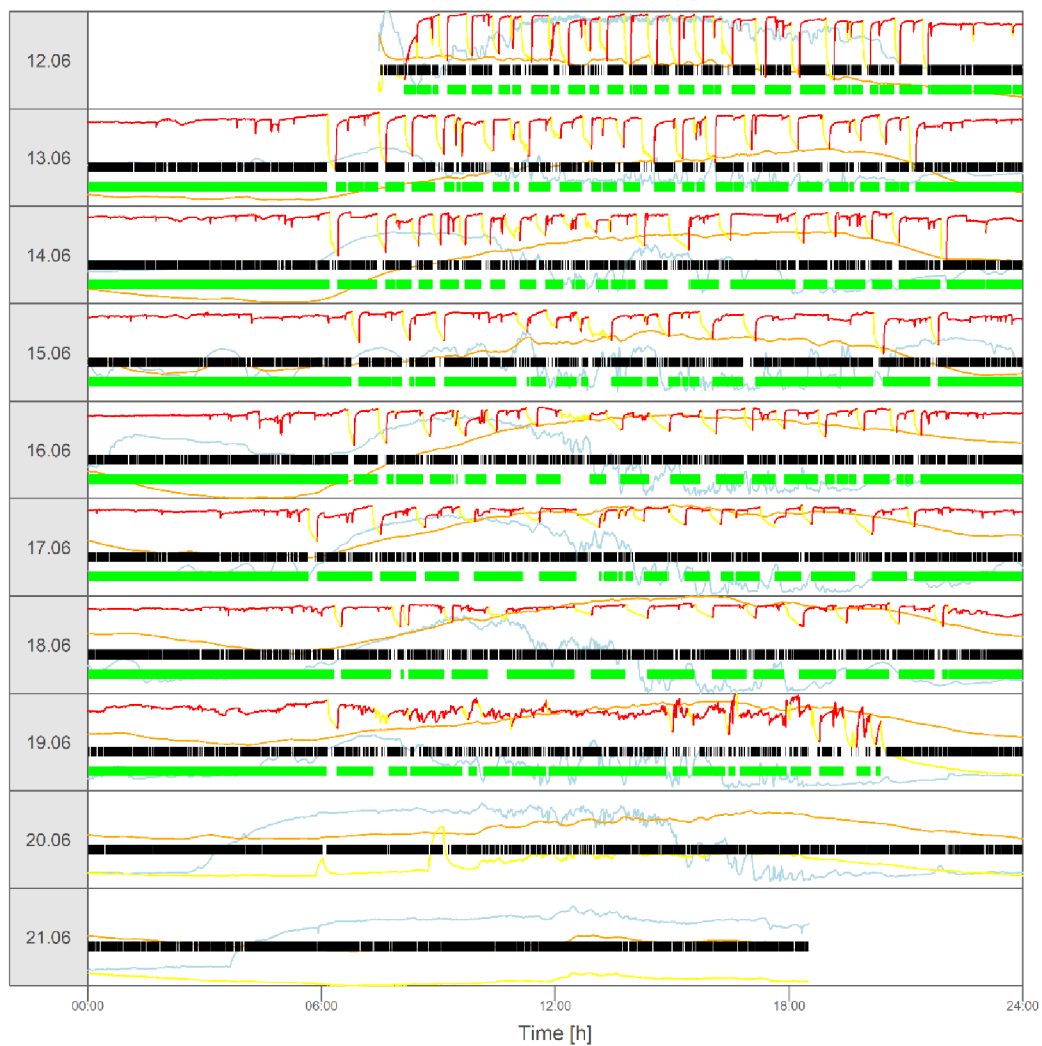


Příloha 5: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 2, bekasina otavní, Dümmer see. Popis viz Příloha 1.

0863_COSN_DUSE_2021_DUSE21COSN18

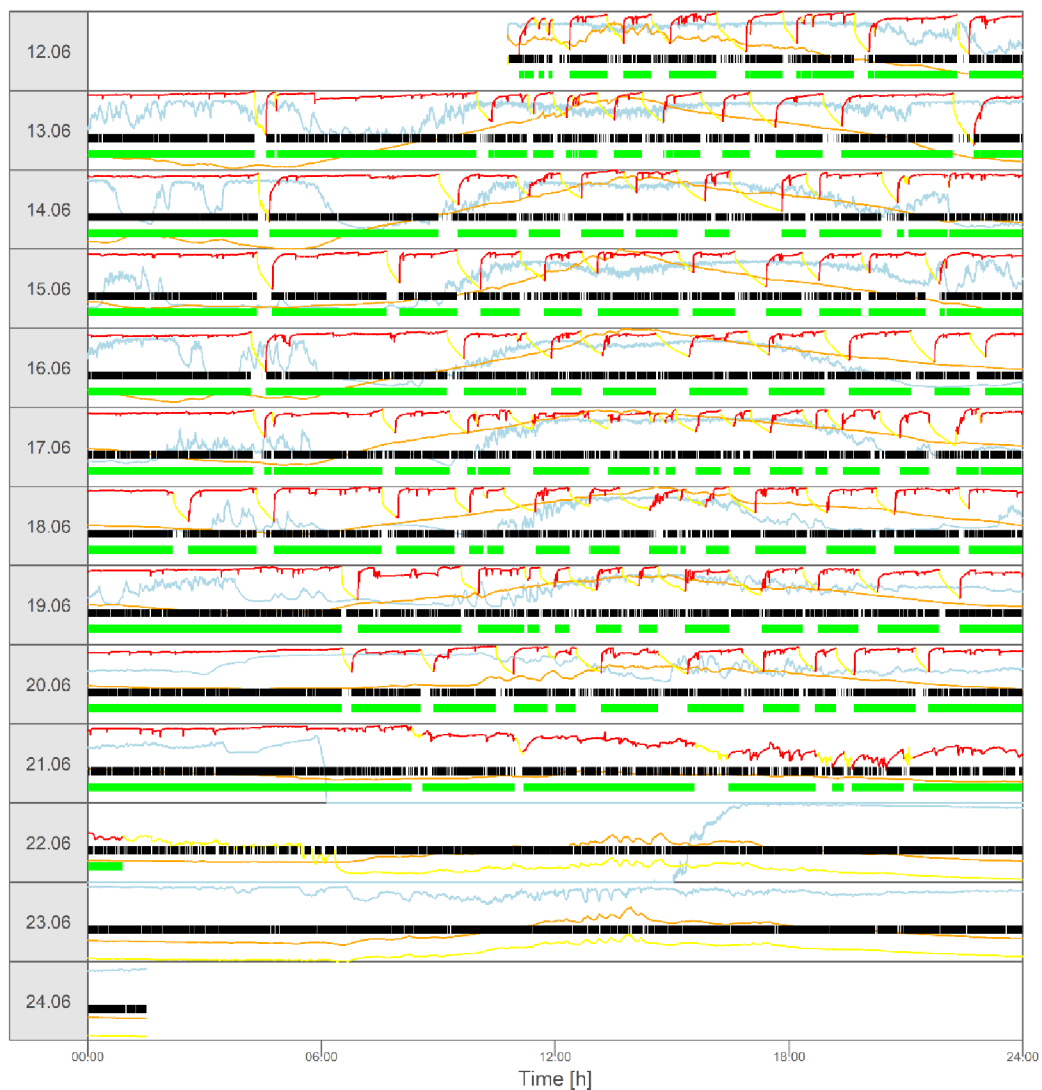


Příloha 6: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 4, bekasina otavní, Dümmer see. Popis viz Příloha 1.



Příloha 7: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 5, bekasina otavní, Dümmer see. Popis viz Příloha 1.

0865_COSN_DUSE_2021_DUSE21COSN20



Příloha 8: Aktogram zobrazující inkubační rytmy na hnízdě 6, bekasina otavní, Dümmer see. Popis viz Příloha 1.