

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Frekvence rodičovského krmení a přítomnost na hnízdě u pěnice černohlavé

Bc. Guzal Azizova

Diplomová práce

předložená

na katedře Ekologie a ochrany životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Mgr. v oboru

Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: Weidinger Karel, doc. Mgr. Dr.

Olomouc 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Doc. Mgr. Karla Weidingera, Dr. a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 13. května 2022

.....

Poděkování

Děkuji panu Doc. Karlu Weidingerovi za cenné rady, věcné připomínky a vstřícnost při konzultacích a vypracování diplomové práce. Děkuji také rodině a příteli za trpělivost a motivaci.

Abstrakt

Péče o mláďata je pro ptáky velmi energeticky náročné období. Zejména mláďata altriciálních druhů, která jsou v prvních dnech života ektotermní a jsou plně závislá na rodičovské péči, vyžadují velké množství investic ve formě zahřívání a krmení. Většina studií zkoumajících péči o mláďata u pěvců je omezená přímým pozorováním, které neumožňuje podchytit variabilitu chování rodičů na hnízdě a je založena na malé velikosti vzorku. V této práci na základě celodenních video záznamů zkoumám chování pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) v období péče o mláďata. Přesto, že hnízdní biologie pěnice černohlavé byla zkoumána již v minulosti, chybí nám informace o sezónní variabilitě chování rodičů a také informace o samčím příspěvku do péče během různých vývojových fází mláďat. Zjistila jsem, že se oba rodiče podílí na péči téměř rovným dílem a že se samec víc podílí na péči o mláďata než na inkubaci. Rodiče také měli různé strategie péče o mláďata, mladší mláďata krmili nejvíce ráno a pak až pozdě večer a starší mláďata krmili nejvíce pouze ráno a pak frekvence krmení v průběhu dne klesala. Variabilita chování během dne byla nevýrazná, zato sezónní variabilita vykazovala určité trendy – frekvence příletů a směn byly nejnižší uprostřed hnízdní sezóny, avšak délky směn v tuto dobu byly naopak nejdelší.

Klíčová slova:

Denní variabilita, krmení mláďat, pěnice černohlavá, péče o mláďata, sezónní variabilita.

Abstract

Parental care of the nestlings is a very energy-intensive period for birds. In particular, altricial species require extensive parental energy investment in the form of feeding and heating, as young altricials are ectothermic in their first days of life. There are a lot of studies about the care of young in songbirds, but they are often limited by direct observation, which does not allow us to capture all the variability of parental behaviour on the nest. Moreover, most of them are also based on small sample sizes. In this work, which is based on all-day video recordings of the nests, I study the behaviour of Blackcap (*Sylvia atricapilla*) during the stage of caring for the nestlings. Although the nesting biology of Blackcap has been studied in the past, there is no information about the seasonal variability of parental behaviour as well as information about the male's contribution to parental care during the various developmental stages of the nestlings. I found that both parents are almost equally involved in the care and that the male is more involved in the care of the nestlings than in the incubation. Also, there were different strategies for feeding nestlings: parents fed the younger nestlings the most in the morning and then late in the evening, while the older ones were fed the most in the morning and then the frequency of feeding decreased during the day. Daily behavioural variability in care was very small, while seasonal variability showed some trends in parental behaviour. The results showed that the frequency of feeding and brooding is the lowest in the middle of the nesting season, but at the same time, the length of brooding sessions is the longest then.

Key words:

Blackcap, daily variation, feeding, parental care, seasonal variation.

Obsah

Seznam obrázků	viii
1. Úvod.....	1
2. Cíle práce	4
3. Metodika	5
4. Výsledky	8
4.1. Variabilita biparentální péče.....	8
4.2. Sezonní variabilita chování	24
4.3. Variabilita denní aktivity	29
5. Diskuse.....	37
5.1. Variabilita biparentální péče.....	37
5.2. Sezonní variabilita chování	39
5.3. Variabilita denní aktivity	40
6. Závěr	41
7. Literatura.....	42
Přílohy	47
Příloha 1	47
Příloha 2	48

Seznam obrázků

Obrázek 1: Frekvence příletů pro samce a samici	9
Obrázek 2: Počet směn pro samce a samici.	9
Obrázek 3: Délky směn pro samce a samici.	10
Obrázek 4: Délky absencí pro samce a samici.....	10
Obrázek 5: Intenzita zahřívání pro samce a samici.....	11
Obrázek 6: Podíl návštěv kdy došlo ke krmení.....	11
Obrázek 7: Vztah mezi počtem příletů samce a samici	13
Obrázek 8: Vztah mezi počtem směn samce a samici	13
Obrázek 9: Vztah mezi délkami směn samce a samici	14
Obrázek 10: Vztah mezi intenzitou zahřívání samcem a samicí.....	14
Obrázek 11: Vztah mezi podílem samce na příletech.....	15
Obrázek 12: Vztah mezi podílem samce na zahřívání	15
Obrázek 13: Vztah frekvence příletů pro samce a samici	17
Obrázek 14: Vztah změny frekvence příletů.....	17
Obrázek 15: Vztah počtu směn pro samce a samici.....	18
Obrázek 16: Vztah změny počtu směn zahřívání mladších a starších mlád'at.....	18
Obrázek 17: Vztah délek směn pro samce a samici	19
Obrázek 18: Vztah změny délek směn mezi samcem a samicí.....	19
Obrázek 19: Vztah intenzity zahřívání pro samce a samici	20
Obrázek 20: Vztah změny intenzity zahřívání mladších a starších mlád'at.	20
Obrázek 21: Vztah počtů směn mezi různými fázemi hnízdění	21
Obrázek 22: Vztah délek směn	22
Obrázek 23: Vztah intenzity inkubace a zahřívání mlád'at.....	22
Obrázek 24: Vztah mezi podílem samce na zahřívání/inkubace	23
Obrázek 25: Vztah mezi podílem samce na inkubaci/příletech.....	23
Obrázek 26: Sezónní variabilita frekvence příletů samce a samice.....	24
Obrázek 27: Sezónní variabilita frekvence příletů samce a samice.....	25
Obrázek 28: Sezónní variabilita frekvence počtu směn samce a samice.....	25
Obrázek 29: Sezónní variabilita počtu směn samce a samice.....	26
Obrázek 30: Sezónní variabilita délek směn samce a samice.....	26
Obrázek 31: Sezónní variabilita délek směn samce.....	27
Obrázek 32: Sezónní variabilita intenzity zahřívání	27

Obrázek 33: Sezónní variabilita intenzity zahřívání	28
Obrázek 34: Variabilita frekvence přiletů samce a samice.....	29
Obrázek 35: Variabilita frekvence přiletů samce a samice.....	30
Obrázek 36: Variabilita frekvence přiletů samice a samce.....	30
Obrázek 37: Variabilita frekvence přiletů samce a samice.....	31
Obrázek 38: Variabilita frekvence přiletů samce a samice.....	31
Obrázek 39: Variabilita frekvence přiletů samice a samce.....	32
Obrázek 40: Variabilita počtu směn samce a samice.....	32
Obrázek 41: Variabilita počtu směn samce a samice.....	33
Obrázek 42: Variabilita počtu směn samice a samce.....	33
Obrázek 43: Variabilita délek směn samce a samice.....	34
Obrázek 44: Variabilita délek směn samce a samice.....	34
Obrázek 45: Variabilita délek směn samice a samce.....	35
Obrázek 46: Variabilita intenzity zahřívání samce a samice.....	35
Obrázek 47: Variabilita intenzity zahřívání samce a samice.....	36
Obrázek 48: Variabilita intenzity zahřívání samice a samce.....	36

1. Úvod

Přestože je biparentální péče u ptáků relativně běžná, málokdy se setkáme s druhem, u kterých se samec a samice podílí na všech fázích rozmnožování (stavba hnízda, inkubace a péče o mláďata). Takový systém rodičovské péče má pouze 17 % ze všech čeledí pěvců (Kendeigh 1952). Pěnice černohlavá (*Sylvia atricapilla*), které se budou věnovat v této práci, se řadí právě mezi tyto druhy. Samec pěnice se podílí, jak na inkubaci vajec, tak na péči o mláďata.

Péče o mláďata je pro ptáky velmi energeticky náročné období (Lack 1968). Zejména mláďata altriciálních druhů, která jsou v prvních dnech života ektotermní a jsou plně závislá na rodičovské péči vyžadují velké množství investic ve formě zahřívání a krmení (Marsh a Wickler 1982). S rostoucím věkem mláďat se mění i jejich potřeby a rodiče musí upravovat strategii péče vzhledem k aktuální vývojové fázi (Seel a Walton 1979). Starší mláďata obecně nepotřebují tolik zahřívání, jako během svých prvních dnů po vylíhnutí, ale na druhou stranu vyžadují častější krmení (Drup 2008). Počet mláďat v hnízdě také napřímo ovlivňuje frekvenci krmení - bylo prokázáno, že frekvence krmení se zvyšuje s počtem mláďat v hnízdě (Klomp 1970). Na druhou stranu se ale snižuje frekvence krmení na jedno mládě. Takže může docházet k tomu, že rodiče s větším počtem mláďat krmí každého jedince méně, než rodiče s menším počtem mláďat, a to především z důvodu vyčerpání energie (Gibb 1950).

Kromě věku a počtu mláďat variabilitu chování rodičů ovlivňuje celá řada dalších faktorů, například denní doba, průměrná okolní teplota, úhrn srážek a světelné podmínky. To vše může ovlivňovat aktivitu hmyzu a tím pádem i dostupnost potravy. Průměrné teploty během období péče o mláďata jsou stejně důležité, jako během inkubace. Nižší teploty podstatně ovlivňují chování rodičů u mladších i starších mláďat. V mladším věku, když jsou mláďata ještě stále ektotermní, způsobují nižší teploty větší přítomnost rodičů na hnízdě z důvodu zahřívání mláďat (Lyon a Montgomerie 1985; Webb 1993). V pozdějším vývojovém stádiu nižší teploty mohou vést ke zvýšení frekvence krmení, aby se vyrovnaly vyšší termoregulační nároky již endotermních mláďat (Lyon et al. 1987).

U druhů s biparentálním typem péče o mláďata často dochází ke konfliktu mezi samicí a samcem ohledně rodičovské investice do péče o mláďata. Každý z nich je totiž ve výhodě, když jeho partner nese větší náklady na reprodukci. Předpokládá se,

že biparentální péče je evolučně stabilní strategie, kdy každý z rodičů pouze částečně kompenzuje jakékoli snížení úsilí ze strany partnera. Plná kompenzace sníženého úsilí partnera by znamenala přechod k uniparentální péči (Houston a Davies 1985). Tento předpoklad, avšak neplatí ve všech případech. Novější studie prokázaly, že pokud samice vynakládají méně úsilí na péči v případech, kde se o péči o mláďata dělí oba rodiče rovným dílem, samec je nucen tuto chybějící péči kompenzovat v plně vyšší. V případě nekompenzování tohoto výpadku aktivity samice by ztratil možnost k rozmnožení. Na druhou stranu však bylo zjištěno, že ani jeden z rodičů není ochoten snížit své úsilí natolik nízko, aby protějšek vzdal snahu o rozmnožení. Takže pokud by se samec rozhodl snížit svoji aktivitu, bude toto snížení kompenzovat samice a obráceně (Jones et al. 2002). V případě pěníce černohlavé bylo zjištěno, že se oba rodiče podílí na péči o mláďata rovným dílem. Tato strategie, kde partneři nesou stejné náklady na péči, pomáhá udržet fitness každého z rodičů, a navíc urychluje vývoj mláďat. U druhů, které čelí vysokému predačnímu tlaku to může hrát zásadní roli v jejich hnízdní úspěšnosti (Leniowski a Węgrzyn 2018).

U většiny živočichů je reprodukční úspěch samců přímo ovlivněn počtem samic se kterými se spáří, zatímco reprodukční úspěch samic je omezen počtem vajec, které vyprodukují, a nikoli počtem samců, se kterými se spáří (Bateman 1948). Nízký samčí příspěvek lze vysvětlit rizikem nízké pravděpodobnosti příbuznosti s potomstvem v důsledku samičích mimo párových kopulací, a to i u monogamních druhů (Westneat a Sherman 1993; Matysioková a Remeš 2013). S tím také souvisí nárůst samčí péče o potomstvo s rostoucím počtem mláďat, protože u většího počtu mláďat je větší pravděpodobnost, že se v hnízdě nachází příbuzní potomci (Smiseth a Moore 2004).

Dalším důležitým faktorem, ovlivňujícím variabilitu chování ptáků během péče o mláďata je predace. Obecně většina pěvců musí čelit velkému predačnímu tlaku a pěníce černohlavá není tomu výjimkou. Jejimi nejčastějšími predátory jsou ptáci z čeledi krkavcovitých (Corvidae), například sojka obecná (*Garrulus glandarius*), straka obecná (*Pica pica*), vrána šedá (*Corvus cornix*) a ze savců pak třeba kuna lesní (*Martes martes*; Weidinger 2009). Řáda studií prokázala, že u tohoto druhu přežívá v průměru pouze 30 % hnízd (Remeš 2003; Weidinger 2000; Węgrzyn 2013). Pro potomstvo pěníce černohlavé je, jako i pro mnohé ostatní druhy s vysokou mírou predace, charakteristický rychlý vývoj mláďat během pobytu v hnízdě. Tato adaptace pomáhá minimalizovat dobu expozice vůči predátorům (Bosque a Bosque 1995; Remeš a Martin 2002). Úspěšnost

rozmnožování se může lišit mezi různými typy stanovišť. Například bylo zjištěno, že hnízda postavená v bezu nebo habru čelila většímu predáčnímu tlaku. Hnízda postavená v ostružiníku byla naopak úspěšnější a měla nižší míru predáčního tlaku. Jedním z důvodů, proč tomu tak je může být to, že hnízda v ostružiníku jsou obecně lépe ukrytá než v habru a bezu. Vzhledem k tomu, že výška umístění hnízda nad zemí se u jednotlivých rostlinných druhů nelišila lze předpokládat, že jedním z hlavních faktorů ovlivňujících přežití potomstva je úkryt hnízda (Węgrzyn a Leniowski 2011). Dobře ukryté hnízdo je bezpečnější z důvodu sníženého přenosu zvukových, zrakových a čichových podnětů z hnízda pro predátory, ale zároveň však omezuje viditelnost z hnízda pro rodiče (Leniowski a Węgrzyn 2018).

Přesto, že hnízdní biologie pěnice černohlavé byla zkoumána již v minulosti, chybí nám informace o sezónní variabilitě chování rodičů a také informace o samčím příspěvku do péče během různých vývojových fází mlád'at (Remeš 2003; Weidinger 2000, 2002; 2009; Drup 2008; Węgrzyn a Leniowski 2011; Leniowski a Węgrzyn 2018). Chybí i údaje o proměnlivosti chování rodičů mezi obdobím inkubace a péče o mlád'ata. Většina předchozích studií byla založena na malé velikosti vzorku a zabývala se spíše hnízdní úspěšnosti nebo krměním mlád'at než variabilitou chování ptáků. Pro zkoumání variability chování rodičů na hnízdě je potřeba se zaměřit na velké vzorky a kontinuálnější zaznamenávání sledovaných dat.

2. Cíle práce

Cílem této diplomové práce je analýza chování pěnice černohlavé na hnízdě během péče o mláďata na základě zpracování celodenních video-záznamů hnízd. Cílem analýzy je vyhodnotit:

1. Variabilitu chování samce a samice během péče o mladší a starší mláďata;
2. Celkový podíl samice a samce na péči a porovnat podíl samce během inkubace a péče o mláďata;
3. Variabilitu chování jedinců během dne a během hnízdní sezóny.

3. Metodika

Modelovým druhem této práce je pěnice černohlavá, která se řadí mezi pěvce s biparentálním typem rodičovské péče. Jedinci staví hnízdo nejčastěji na černém bezu a na smrku, méně často pak na habru a v maliníku (Remeš 2003). Hnízdní cyklus, když nepočítáme stavbu hnízda, trvá v průměru 25-27 dní (Drup 2008). Mláďata se nachází v hnízdě v průměru 12 až 13 dní, mohou ho, ale opouštět při výskytu nebezpečí i dříve, například ve věku 9 dní (Drup 2008; Remeš 2003). Mláďata jsou zahřívána oběma rodiči, ale v noci sedí pouze samice. Nejvyšší počet krmení je udáván 6. den po vylíhnutí. V donášené potravě převládá živočišná složka která je také doplněna o rostlinnou složkou, například bez, malina a moruše. Samice krmí mláďata víc než samec, samec se ale více podílí na zahřívání starších mláďat (Drup 2008).

Veškerá data použitá v této diplomové práci byla získána analýzou nahraných celodenních videozáznamů z 25 hnízd. Videozáznamy byly pořízeny v letech 2014 až 2019 vedoucím práce (K. Weidinger) na pěti lokalitách reprezentujících různé typy prostředí (uvedena je poloha středu území a nadmořská výška): lužní les Království u Grygova (49.5122292N, 17.2962986E; 200–210 m), urbánní prostředí města Olomouce (49.5923642N, 17.2610867E; 200–240 m), fragmenty lužní vegetace v okolí Luže (49.9398117N, 15.9849131E; 250–370 m), podhorské smrkovo-bukové lesy Hostýnských vrchů (49.3767542N, 17.7685606E; 450–700 m) a smrkové monokultury ve středních polohách Krkonoš (50.6929753 N, 15.6504736 E; 900–1100 m). Jelikož velikost vzorku nebyla dostatečně velká pro porovnávání lokalit, jsou data hodnocena společně.

Od každého hnízda jsem vždy prohlédla dva dny záznamu, aby bylo možné vyhodnotit stav a chování ptáků při různém věku mláďat. Mladší věková kategorie zahrnovala mláďata ve věku 3 až 4 dny, starší pak 8 až 11 dní. Během prohlížení záznamů jsem si zapisovala následující údaje:

- Přesný čas přiletu a odletu (odchylka v rámci jedné sekundy)
- Čas začátku a konce sezení (odchylka v rámci jedné sekundy)
- Údaje o krmení

Začátek nové směny se počítal jako zasednutí jednoho z rodičů na hnízdo. Začátek směny ne vždy navazoval na přilet, ale čas konce sezení se většinou shodoval s časem odletu jedince. Z těchto údajů jsem pak vypočítala délku jednotlivých směn (minuty)

a délku absencí (minuty). Dále na základě výše zmíněných údajů jsem vypracovala souhrnnou tabulku, ve které byly vypočítané následné proměnné:

- Délka aktivního dne – doba od prvního ranního odletu po poslední večerní zasednutí (minuty)
- Celkový počet příletů pro každé hnízdo
- Frekvence příletů za hodinu
- Podíl krmení – podíl návštěv, kdy došlo ke krmení
- Počet směn
- Průměrná délka směny (minuty)
- Celková doba zahřívání mláďat – součet všech směn pro dané hnízdo (minuty)
- Průměrná délka absence mezi jednotlivými přílety (minuty)
- Intenzita zahřívání mláďat pro délku aktivního dne (%)
- Intenzita zahřívání mláďat pro 24 hodin (%)
- Podíl zasednutí na hnízdo (%)
- Podíl samce na počtu příletů, počtu směn a celkové době zahřívání mláďat (%)

Všechny tyto proměnné kromě podílu samce na péči, byly vypočítány, jak pro oba rodiče dohromady, tak pro samce a samici zvlášť. Z těchto hodnot, pak byly následně vypočítány základní popisné statistiky pro samici, samce a pro oba (Příloha 1).

Byly také zaznamenávány údaje o krmení, které byly vyjádřeny jako podíl příletů kdy došlo ke krmení. U 56 % případů se také podařilo zaznamenat i velikost donášené potravy, která byla rozdělena do třech skupin – menší, střední a větší velikosti (Příloha 2). Jedná se o velmi subjektivní posouzení velikosti potravy vůči velikosti zobáku. U některých hnízd to ale nebylo možné zaznamenat, buď z důvodu větší vzdálenosti kamery od hnízda nebo zakrytím hnízda listem nebo rodičem samotným.

Pouze u jednoho z 25 hnízd došlo k predaci. U dalšího hnízda byla zaznamenána jediná návštěva cizího druhu která, ale nijak neovlivnila chování rodičů. Tato hnízda jsou zahrnutá v analýze.

Statistická analýza spočívala ve zkoumání vzájemného vztahu mezi chováním samce a samice a mezi chováním obou rodičů během různých vývojových období mláďat. Formální statistické testy nebyly v analýze použité, neboť cílem práce nebylo testování apriorních hypotéz, ale popis trendů v datech. Hlavně jsem hodnotila počty a délky

jednotlivých směn pro samici a samce zvlášť. Pro vyhodnocení změny chování samice v reakci na změnu chování samce jsem také hodnotila rozdíly hodnot chování mezi jedinci u starších a mladších mlád'at. Tyto změny se hodnotily pro frekvenci přiletů, počty a délky směn, a také pro intenzitu zahřívání mlád'at. Dále se také hodnotila intenzita a podíl samce na péči během inkubace a péče o mlád'ata. Data chování jedinců během inkubace byly použité z diplomové práce založené na stejném materiálu (Brázdil 2020). Data byla vizualizována pomocí bodových grafů v prostředí Excel. Míra korelace pak byla vyjádřena Pearsonovým lineárním korelačním koeficientem (r). Vizuální porovnávání hodnot mezi různými věkovými skupiny a mezi chováním samice a samce bylo znázorněno pomocí krabicových grafů typu box-plot.

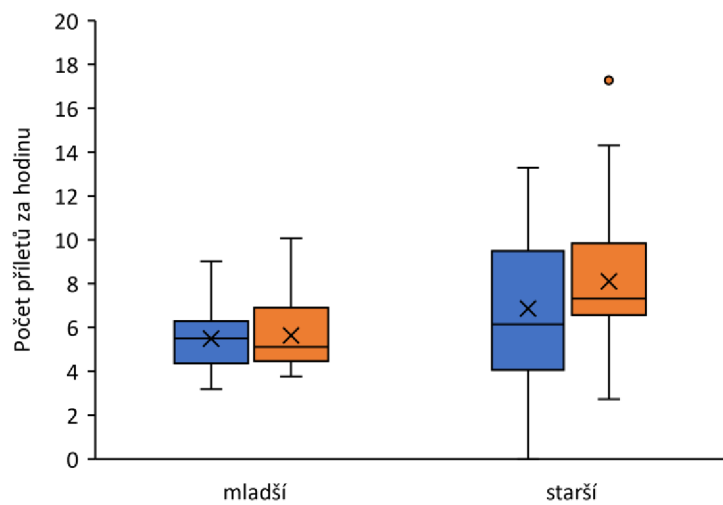
Variabilita chování během sezóny byla vizualizována jako bodový graf, kde na ose X byly dny roku a na ose Y hodnoty chování samce a samici. Variabilitu chování ptáků během dne jsem hodnotila pro počet přiletů (respektive počet krmení), počet směn, délky směn a intenzitu sezení. Variabilitu počtu a délek směn jsem hodnotila pouze u mladších mlád'at. Každé hnízdo mělo různý čas začátku a konce aktivity, a proto pro analýzu variability během dne bylo potřeba synchronizovat načasování jednotlivých hnízd. Pro synchronizaci začátku aktivity byly všechny časy přiletů, odletů, začátků a konců směn přepočítány jako rozdíl od začátku aktivity (první odlet samice z hnízda nebo pokud samice v noci neseděla, první přilet) toho daného hnízda. Následně tyto hodnoty byly rozděleny na hodinové intervaly 1 až 15 hodin, což je minimální doba aktivity pro všechna hnízda. Celý tento postup se musel zopakovat i pro synchronizaci konců aktivity všech hnízd, kde časy byly přepočítány jako rozdíl od konce aktivity (poslední zasednutí nebo poslední odlet ptáku z hnízda). Výsledky pak byly znázorněny pomocí krabicových grafů.

4. Výsledky

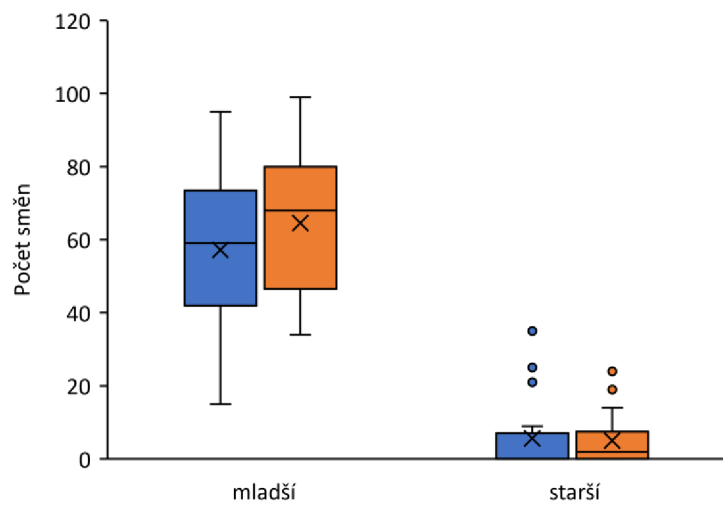
4.1. Variabilita biparentální péče

Obecně lze říct, že se samice na počtu příletů ke hnízdu podílela víc jak samec. Rodiče krmili mláďata v průměru v 97 % případů, takže z toho lze usoudit, že se samice podílela víc i na krmení. Průměrná frekvence příletů u mladších mláďat byla 5,64 příletů/h pro samici a 5,49 příletů/h pro samce. Pro starší mláďata pak samice měla průměrnou frekvenci příletů 8,10 příletů/h a samec 6,87 příletů/h. U mladších mláďat se na příletech podíleli všichni samci. U starších mláďat pouze u jednoho hnízda se samec na péči nepodílel. Samci pečující o starší potomstvo také vykazovali větší variabilitu v chování než samice. Výsledky také ukázaly, že s věkem mláďat oba rodiče museli zvýšit frekvenci příletů, respektive krmení (Obrázek 1).

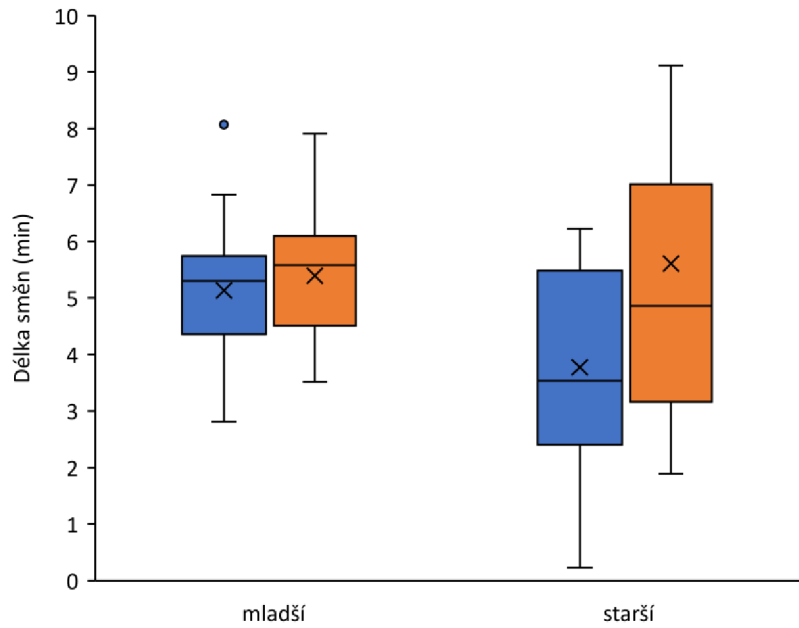
Variabilita počtu směn se mezi rodiči téměř nelišila (Obrázek 2). V průměru samice měly větší počet směn než samci. U starších mláďat byl pozorován velký pokles v počtu směn a jejich variability. Důležité je také zmínit, že z 25 hnízd ve starším věku pouze u pěti hnízd (20 %) nebyla zaznamenána žádná směna během dne. Stejně jako počet směn měly samice i delší délky směn, a to hlavně u starších mláďat (Obrázek 3). S věkem také rostla i variabilita délek směn u obou rodičů. U mladších mláďat samice měla v průměru delší délky absencí než samec, ale u starších mláďat se jejich délky absencí skoro nelišily. (Obrázek 4). Větší intenzitu zahřívání mladších mláďat měla samice. S věkem mláďat intenzita hodně poklesla a samec se samicí měli v průměru stejné hodnoty. Vyšší variabilita intenzity zahřívání během aktivního dne byla u mladších mláďat, která se však mezi samcem a samicí nelišila (Obrázek 5). Oba rodiče většinou donášeli potravu menší velikosti, méně pak větší, což to platí jak pro mladší, tak starší mláďata (Obrázek 6). Většinou rodiče přinášeli potravu živočišného původu (například housenky, kobylky, motýli). Na záznamech bylo v zhruba 10 % případů vidět, že rodiče krmili mláďata i rostlinnou složkou, často to byly bobule střední velikosti, pravděpodobně se jednalo o lesní plody.



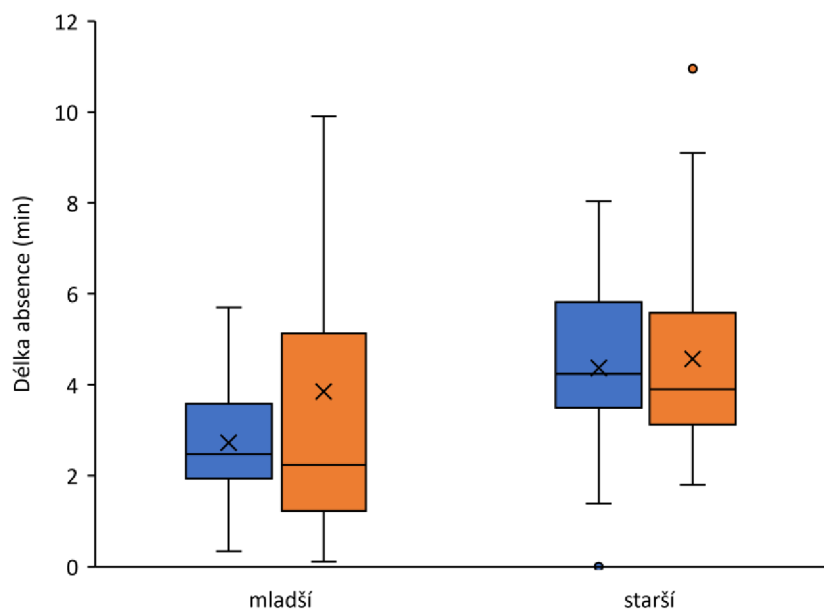
Obrázek 1: Frekvence příletů pro samce (modrá) a samici (oranžová) zvlášť pro mladší a starší mláděta. Zobrazen je medián (horizontální čára), průměr (křížek), mezikvartilové rozpětí (box), medián $\pm 1,5$ násobek mezikvartilového rozpětí (svislé úsečky) a odlehlé hodnoty (body). N pro mladší = 25, N pro starší = 25.



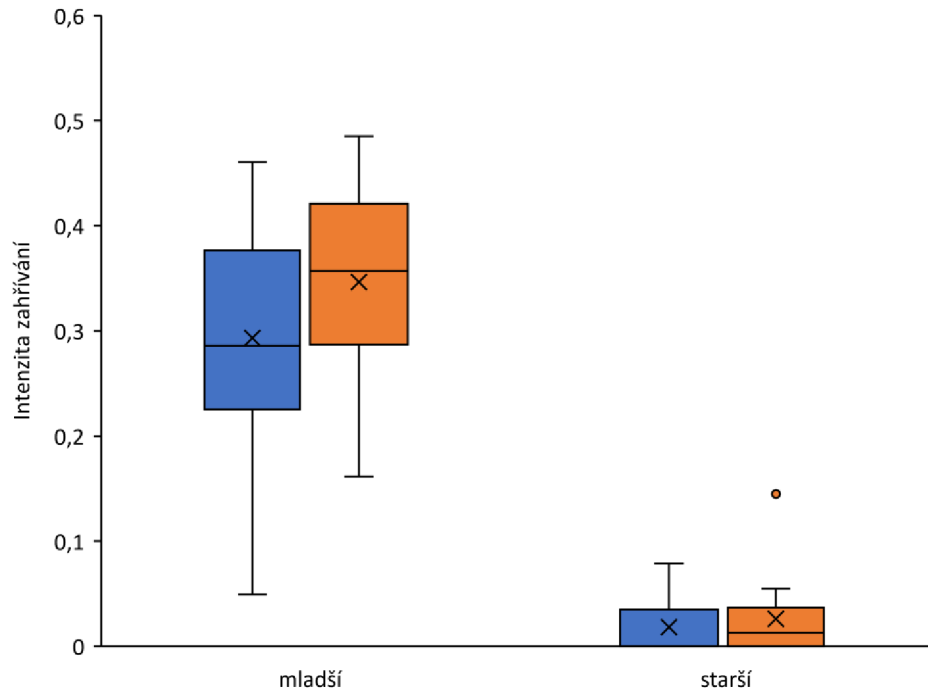
Obrázek 2: Počet směn za den pro samce (modrá) a samici (oranžová) zvlášť pro mladší a starší mláděta. N pro mladší = 25, N pro starší = 20.



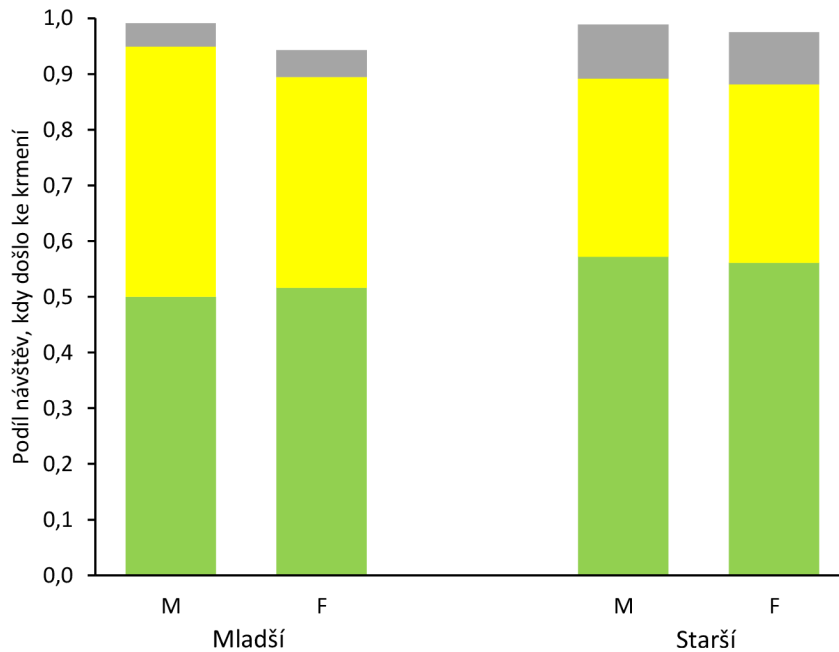
Obrázek 3: Délky směn pro samce (modrá) a samice (oranžová) zvlášt' pro mladší a starší mlád'ata. N pro mladší = 25, N pro starší = 20 (jedná se o hnízda, kde ptáci stále zahřívají mlád'ata). V grafu není zobrazen jeden odlehlý bod pro samice u starších mlád'at s hodnotou 16.



Obrázek 4: Délky absencí pro samce (modrá) a samice (oranžová) zvlášt' pro mladší a starší mlád'ata ($N = 25$). V grafu nejsou zobrazeny odlehlé body pro samice u mladších mlád'at s hodnotou 13 a 16.



Obrázek 5: Intenzita zahřívání pro samce (modrá) a samici (oranžová) zvláště pro mladší a starší mláďata. N pro mladší = 25, N pro starší = 25.

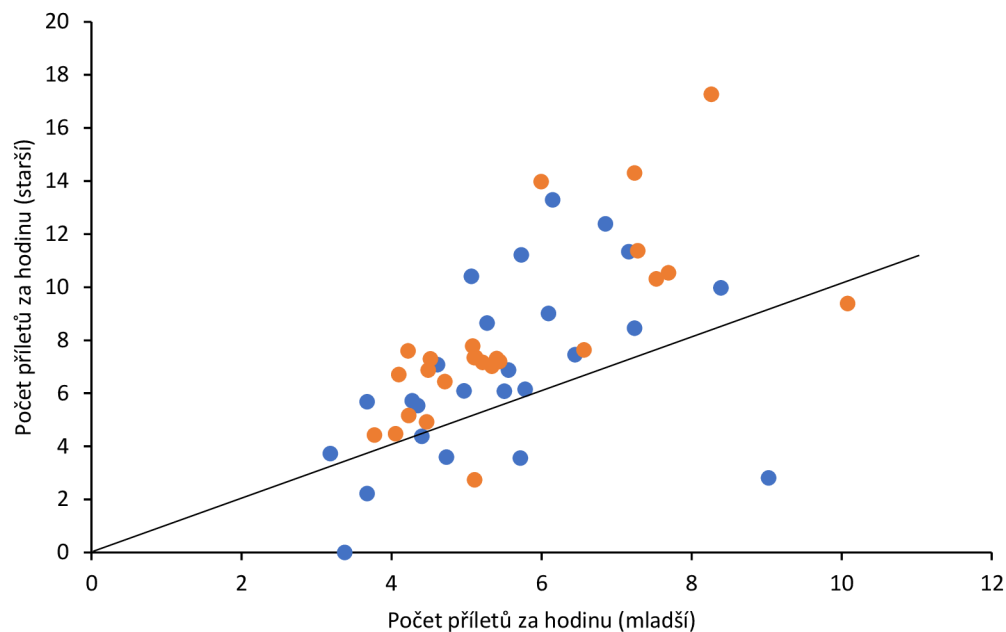


Obrázek 6: Podíl návštěv kdy došlo ke krmení rozdělený podle velikosti donášené potravy (menší - zeleně, střední - žlutě, větší - šedě). N pro M (mladší) = 2232 přiletů; N pro F (mladší) = 2294 přiletů; N pro M (starší) = 2793 přiletů; N pro F (starší) = 3281 přiletů; vždy celkem 25 hnízd.

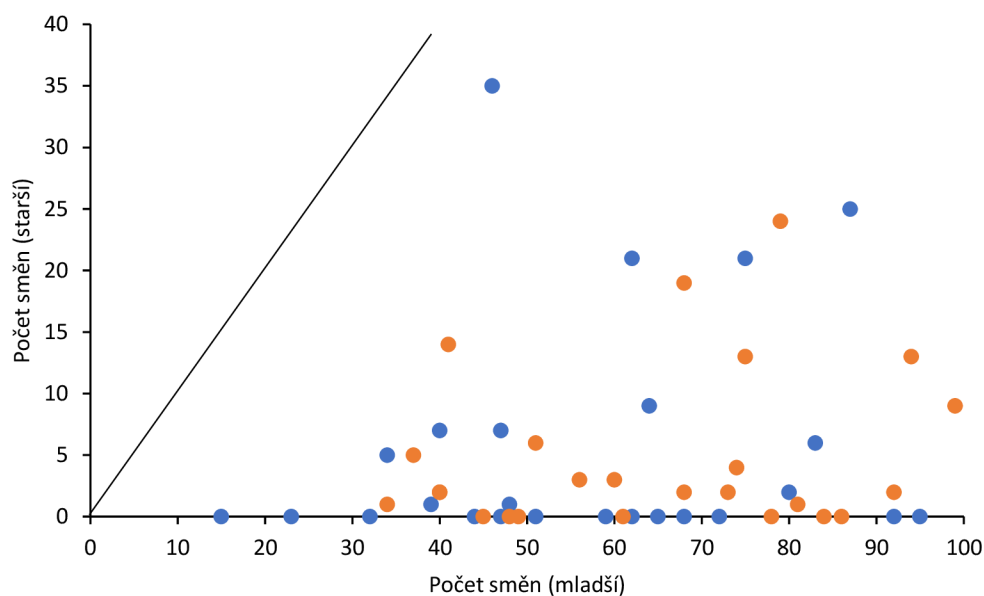
Korelace chování jedinců mezi různými obdobími

Při porovnávání chování rodičů mezi mladšími a staršími mláděty bylo zjištěno, že pro přílety existuje pozitivní vztah, který může znamenat to, že aktivní jedinec zůstal aktivním i u starších mláděat, absolutní hodnota ale při tom obecně vzrostla (Obrázek 7). S rostoucím věkem mláděat se počet směn značně snížil (Obrázek 8). Vztah mezi počtem směn u mladších a starších mláděat je velmi slabý. Jedinci s malým počtem směn u mladších mláděat měli opět malý počet směn i u starších, ale jedinci, kteří původně měli větší počet směn se chovali různě, což znamená, že mohli, ale nemuseli mít větší počet směn. Korelace mezi délkami směn u hnízd v různém věku také není patrná – oba rodiče mohli ale nemuseli navýšit délky směn u starších mláděat. Většinou se délky směn zkrátily nebo zůstaly v průměru stejné (Obrázek 9). Intenzita sezení má podobný charakter jako počet směn. Je patrné, že rodiče, kteří měli vyšší intenzitu u mladších mláděat ji značně snížili u starších (Obrázek 10).

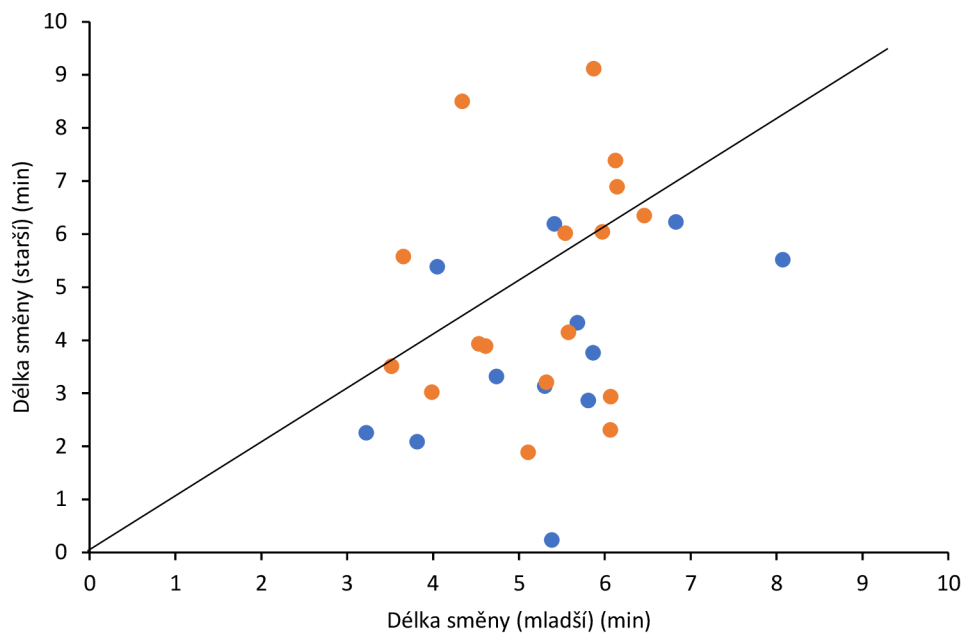
Většina samců snížila podíl příletů ke starším mláděatům (Obrázek 11). U tohoto podílu existuje značná závislost mezi různými věkovými obdobími. Samci mohli jak navýšit aktivitu, tak ji snížit. Podíl samce na celkové době zahřívání mladších mláděat velmi slabě koreluje s jeho podílem na zahřívání starších mláděat (Obrázek 12). Samci se chovali různě: ti samci, kteří se více podíleli na zahřívání mladších mláděat se často vůbec nepodíleli na zahřívání starších anebo mohli naopak navýšit intenzitu zahřívání



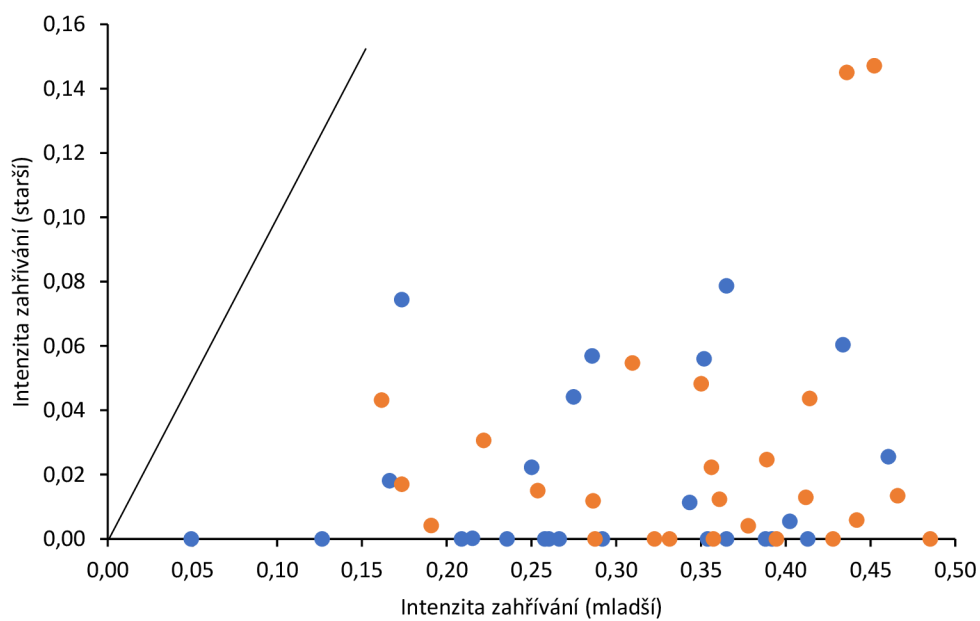
Obrázek 7: Vztah mezi frekvencí přiletů samce (modrá) a samice (oranžová) k mladším a starším mládětům. Referenční linie znázorňuje 1:1 poměr mezi počtem přiletů (F: N = 25 hnízd, $r = 0,69$; M: N = 25 hnízd, $r = 0,47$)



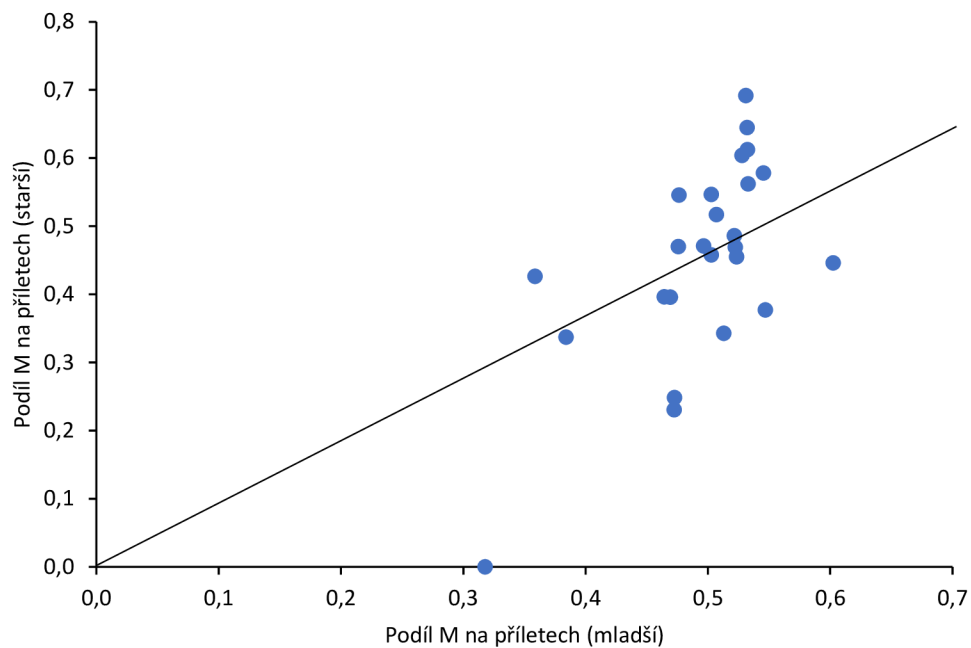
Obrázek 8: Vztah mezi počtem směn samce (modrá) a samice (oranžová) u mladších a starších mládět. Referenční linie znázorňuje 1:1 poměr mezi počtem směn (F: N = 18 hnízd (jedná se j hnízda, kde mláděta byla zahřívána v průběhu dne), $r = 0,21$; N = 12 hnízd, $r = 0,15$).



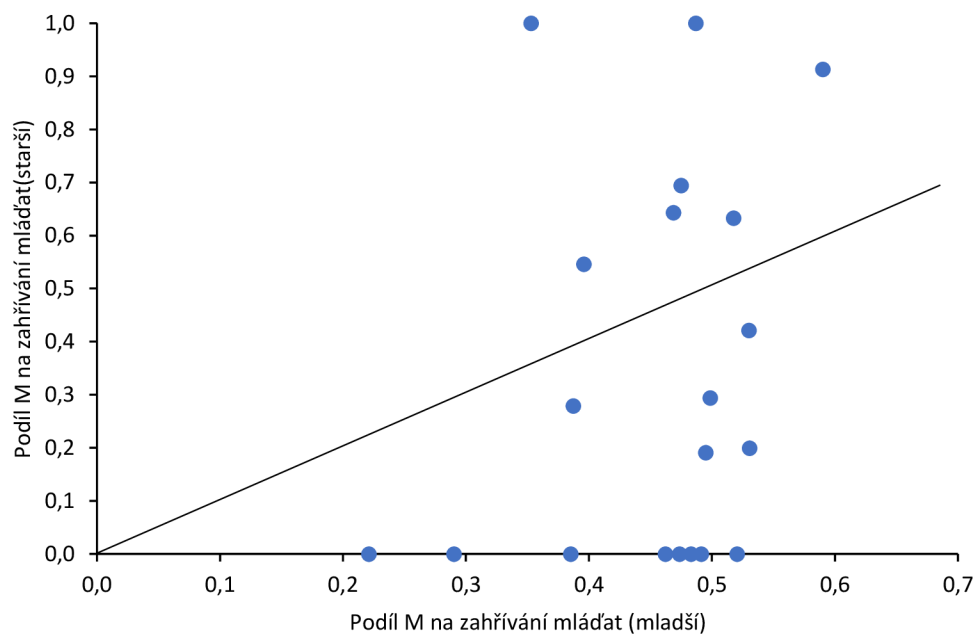
Obrázek 9: Vztah mezi délkami směn samce (modrá) a samici (oranžová) u mladších a starších mláďat. Referenční linie znázorňuje 1:1 poměr mezi průměrnými délkami směn. (F: N = 25 hnízd, $r = -0,006$; M: N = 25 hnízd, $r = 0,46$)



Obrázek 10: Vztah mezi intenzitou zahřívání samcem (modrá) a samici (oranžová) u mladších a starších mláďat. Referenční linie znázorňuje 1:1 poměr mezi průměrnými délkami směn. (F: N = 25 hnízd, $r = 0,19$; M: N = 25 hnízd, $r = 0,14$)



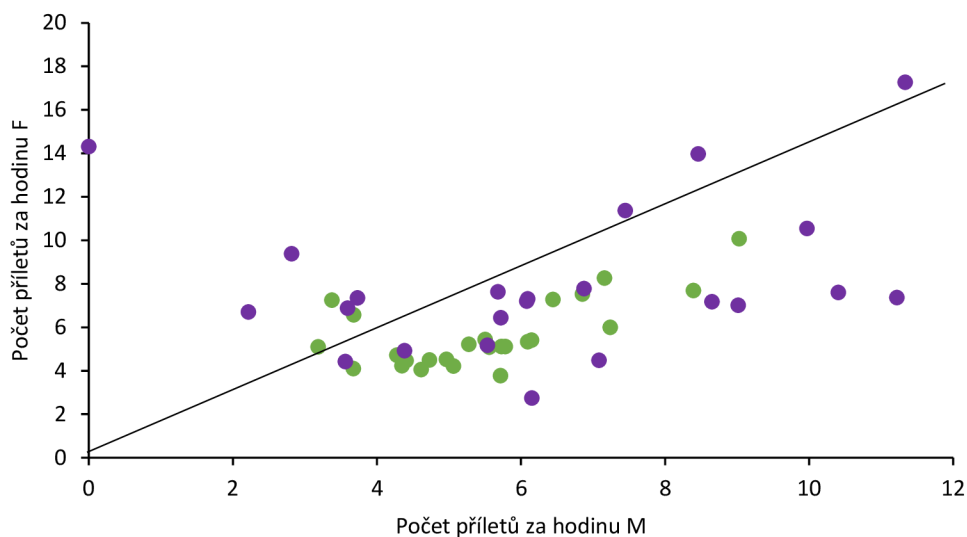
Obrázek 11: Vztah mezi podílem samce na příletech k mladším a starším mládětům. Referenční linie znázorňuje 1:1 poměr mezi podílem samce na počtu přiletů. ($N = 25$ hnízd, $r = 0,64$)



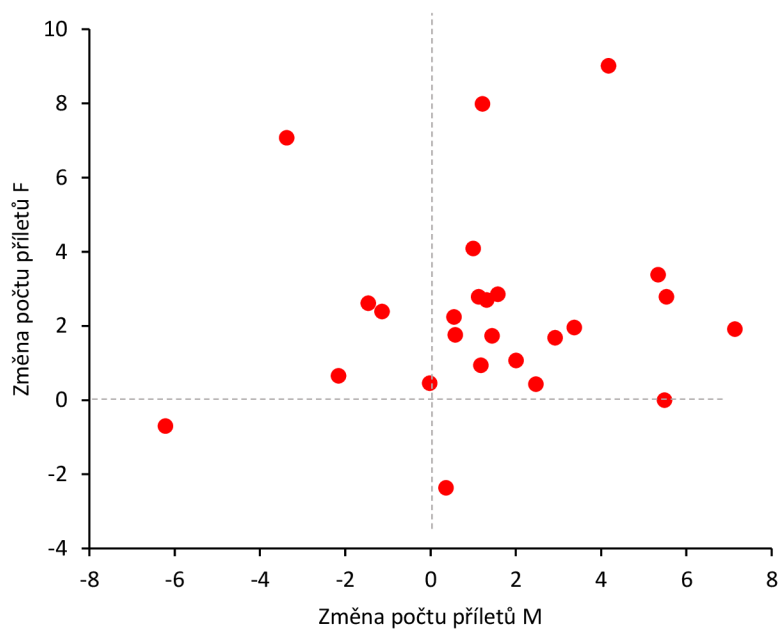
Obrázek 12: Vztah mezi podílem samce na zahřívání mladších a starších mláděť. Referenční linie znázorňuje 1:1 poměr mezi podílem samce na směnách. ($N = 25$ hnízd, $r = 0,24$)

Korelace mezi chováním partnerů

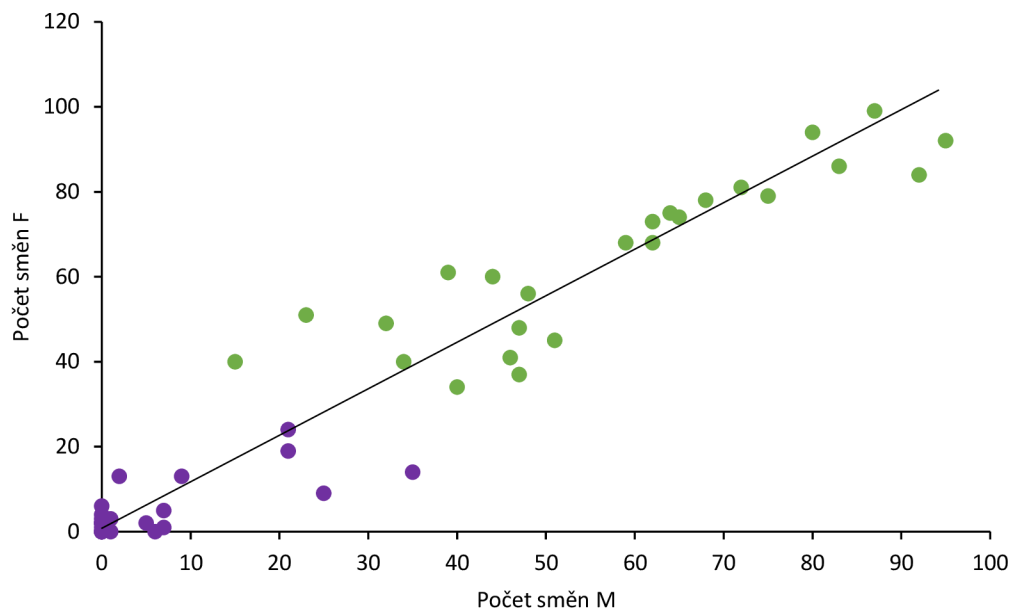
U mladších mlád'at je patrný pozitivní vztah mezi frekvencí příletů samce a samice. U starších mlád'at je větší variabilita chování a menší vztah mezi frekvencí příletů obou rodičů (Obrázek 13). Při porovnávání vztahu mezi změnou frekvence příletů u samice a samce je vidět, že oba rodiče změnili chování pozitivně, což znamená, že navýšili aktivitu. Avšak mezi změnou chování obou partnerů není vztah (Obrázek 14). Existuje také pozitivní korelace chování rodičů i mezi počtem směn, a to jak u mladších, tak u starších mlád'at (Obrázek 15). Je nutno zmínit, že chování partnerů koreluje nejen v daném čase, ale koreluje také i změna v počtu směn u mladších a starších mlád'at u obou rodičů v čase – to znamená, že s rostoucím věkem oba rodiče navýšili počet směn (Obrázek 16). Délky směn obou rodičů korelují pouze u mladších mlád'at. U starších mlád'at je patrná větší variabilita v délkách směn a mezi chováním partnerů není vztah (Obrázek 17). U změny délek směn lze pozorovat náznak pozitivního vztahu mezi dvěma proměnnými, který je ale velmi slabý (Obrázek 18). Mezi intenzitou zahřívání obou partnerů také existuje pozitivní vztah. Je vidět, že u mladších mlád'at byla intenzita vyšší než u starších, u kterých je ve většině případů téměř nulová. Ve většině případů, kde se samec méně podílel na intenzitě zahřívání, musela samice kompenzovat výpadek navýšením svého podílu (Obrázek 19). Mezi změnou intenzity zahřívání obou partnerů existuje pozitivní vztah, ale všechny hodnoty leží pod nulou, což znamená, že oba rodiče snížili intenzitu zahřívání u starších mlád'at (Obrázek 20).



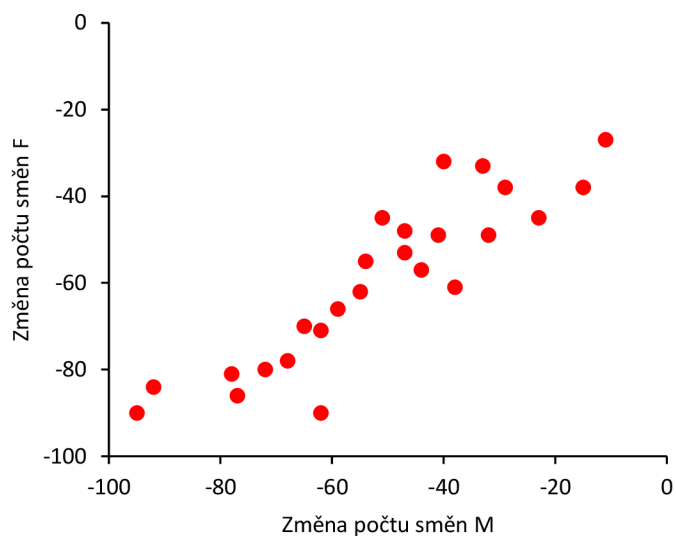
Obrázek 13: Vztah frekvence příletů pro samce (M) a samici (F) u mladších (zelená) a starších (fialová) mládat. Referenční linie znázorňuje poměr 1:1 frekvence příletů. ($N = 25$ hnízd, r pro mladší = 0,65, r pro starší = 0,20).



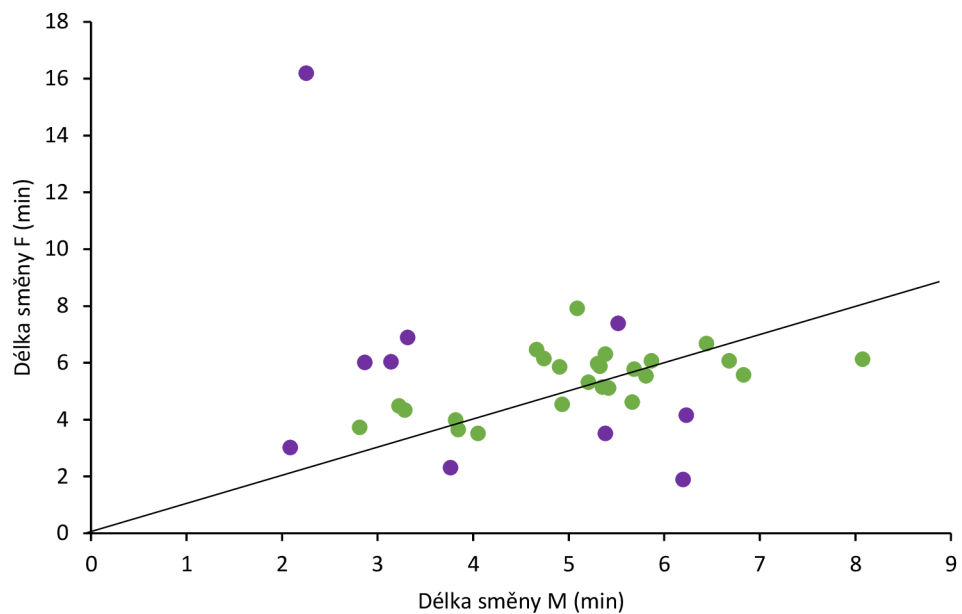
Obrázek 14: Vztah změny frekvence příletů k mladším a starším mládatům mezi samcem a samici ($N = 25$ hnízd, $r = 0,11$).



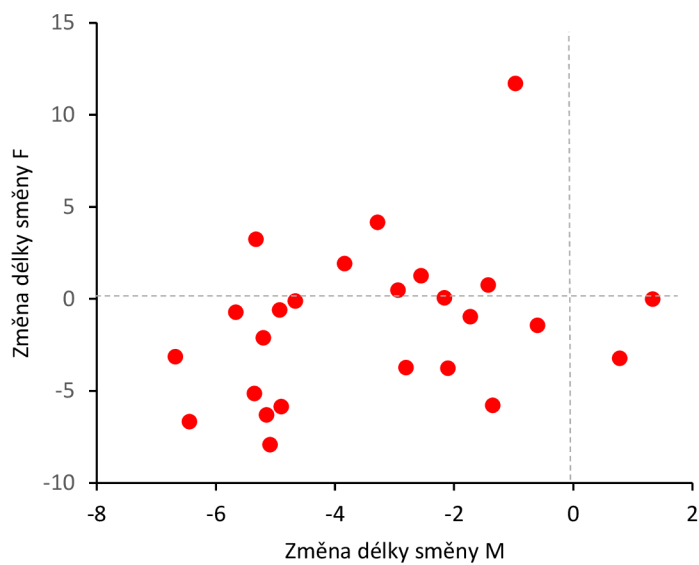
Obrázek 15: Vztah počtu směn pro samce (M) a samici (F) u mladších (zelená) a starších (fialová) mláďat. Referenční linie znázorňuje poměr 1:1 počtu směn ($N = 25$ hnízd, r pro mladší = 0,88, r pro starší = 0,74).



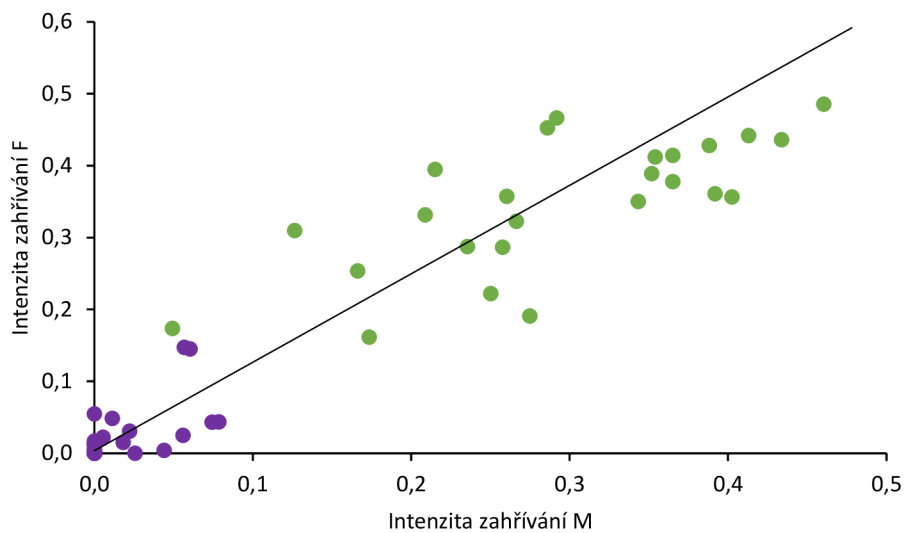
Obrázek 16: Vztah změny počtu směn zahřívání mladších a starších mláďat mezi samcem a samici ($N = 25$ hnízd, $r = 0,90$).



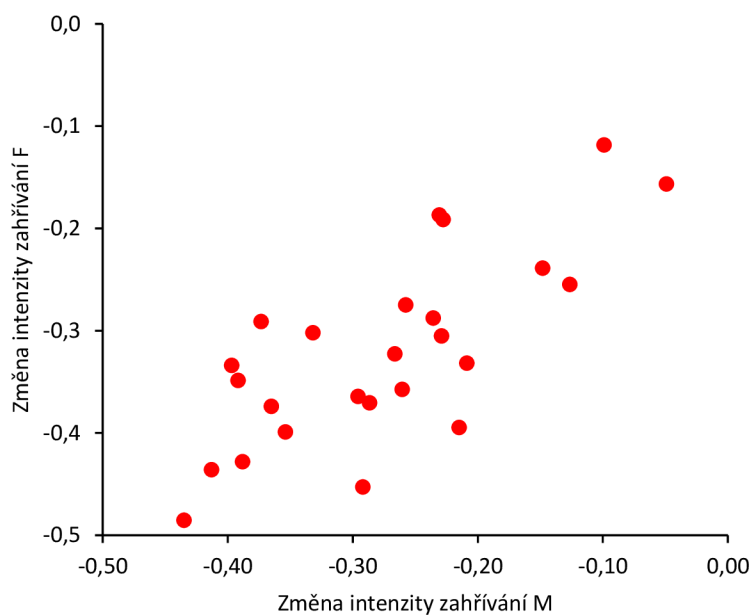
Obrázek 17: Vztah délek směn pro samce (M) a samici (F) u mladších (zelená) a starších (fialová) mláďat. Referenční linie znázorňuje poměr 1:1 délek směn. ($N = 25$ hnízd, r pro mladší = 0,60, r pro starší = -0,44).



Obrázek 18: Vztah změny délek směn mezi samcem a samicí. ($N = 25$ hnízd, $r = 0,31$).



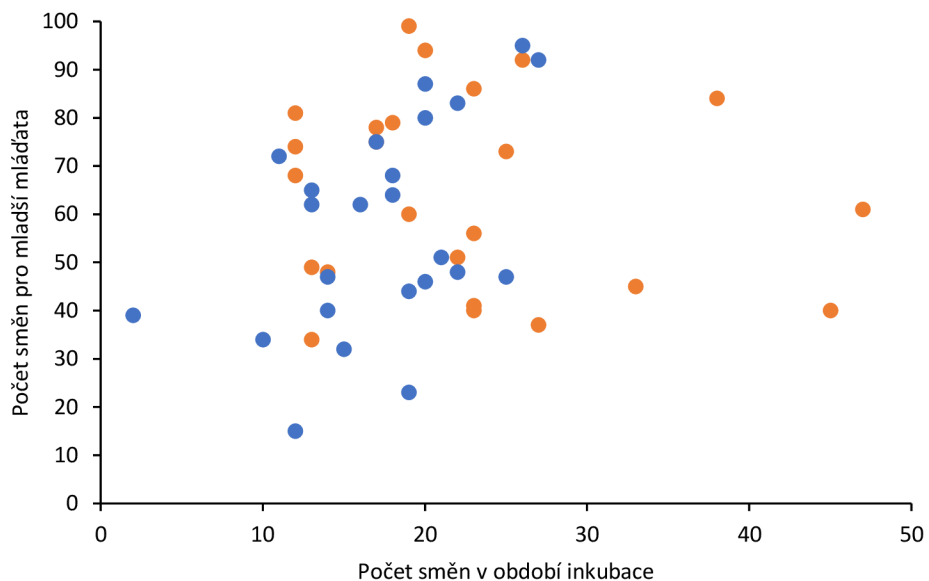
Obrázek 19: Vztah intenzity zahřívání pro samce (M) a samici (F) u mladších (zelená) a starších (fialová) mláďat. Referenční linie znázorňuje poměr 1:1 intenzity zahřívání. ($N = 25$ hnízd, r pro mladší = 0,72, r pro starší = 0,59).



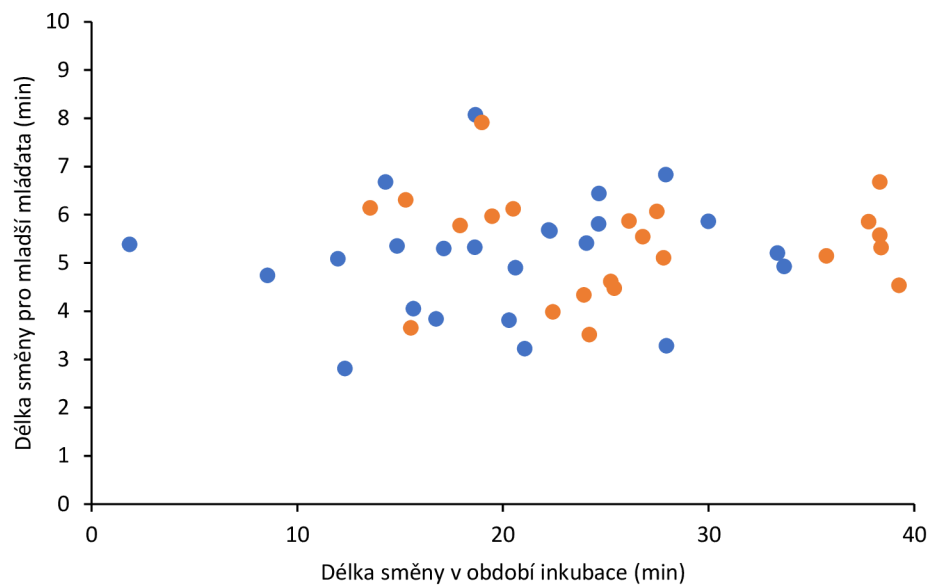
Obrázek 20: Vztah změny intenzity zahřívání mladších a starších mláďat mezi samcem a samici. ($N = 25$ hnízd, $r = 0,75$).

Korelace chování mezi období inkubace a péče o mlád'ata

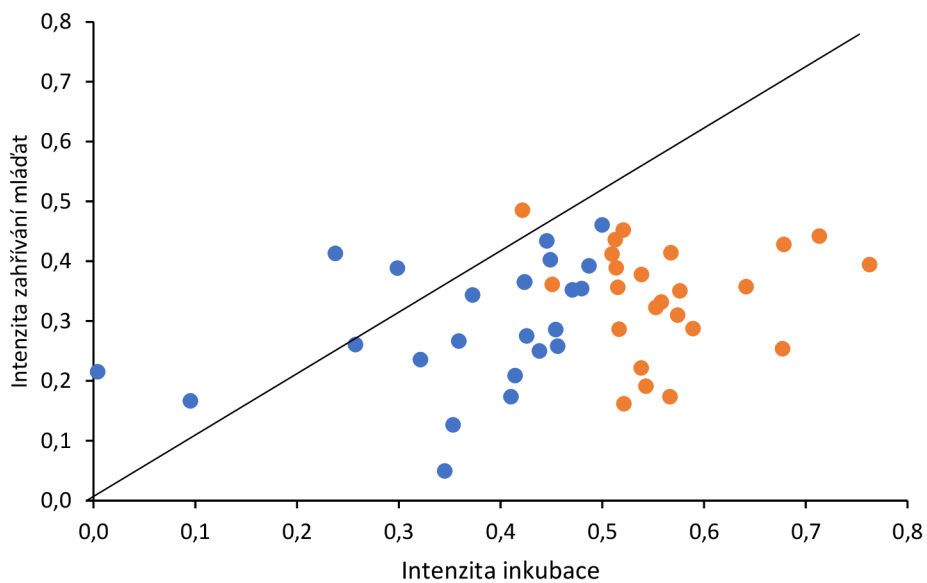
Existuje slabý pozitivní vztah mezi počty směn u samců, to znamená, že samci, kteří se víc podíleli na směnách v období inkubace pak měli víc směn i u mladších mlád'at. Během péče o mlád'ata se počty směn jak u samic, tak u samců zvýšily (Obrázek 21) a délky směn se oproti inkubaci naopak zkrátily (Obrázek 22). Celkově se intenzita zahřívání u mlád'at oproti inkubaci snížila. Korelace mezi intenzitou inkubace a zahříváním mlád'at u samice je zanedbatelně malá, avšak u samců je patrný náznak pozitivního vztahu (Obrázek 23). Existuje také velmi slabý vztah mezi podílem samce na inkubaci a jeho podílem na zahřívání mlád'at. Absolutní hodnota ale s věkem obecně vzrostla a samci kteří se málo podíleli na zahřívání během inkubačního období se víc zapojili do péče o mlád'ata (Obrázek 24). Také nebyl zjištěn vztah mezi podílem samce na inkubaci a jeho podílem na následném krmení mlád'at, ale absolutní hodnota stejně jako v předchozím případě s věkem vzrostla (Obrázek 25).



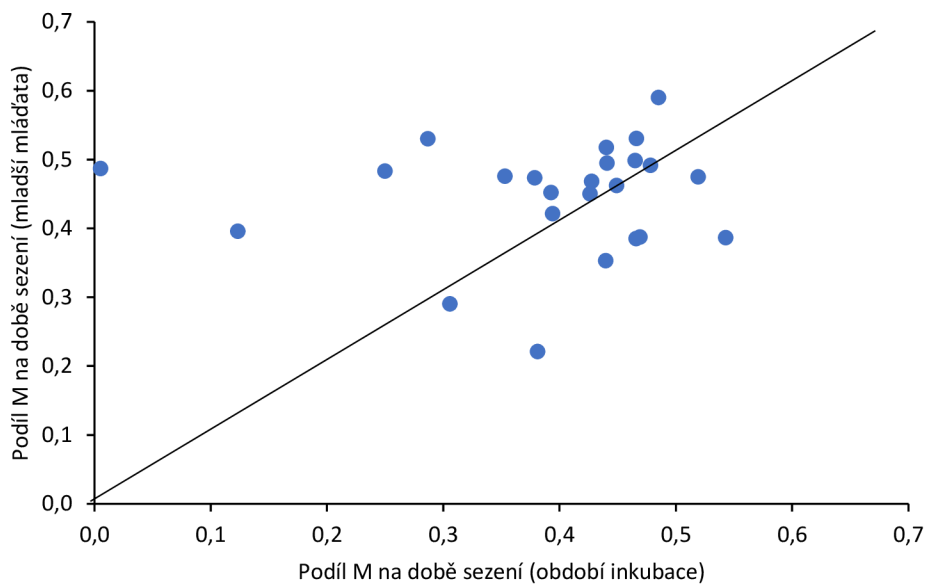
Obrázek 21: Vztah počtů směn mezi různými fázemi hnízdění. Samec (modrá) $N=25$ hnízd, $r=0,47$. Samice (oranžová) $N=25$ hnízd, $r=-0,2$.



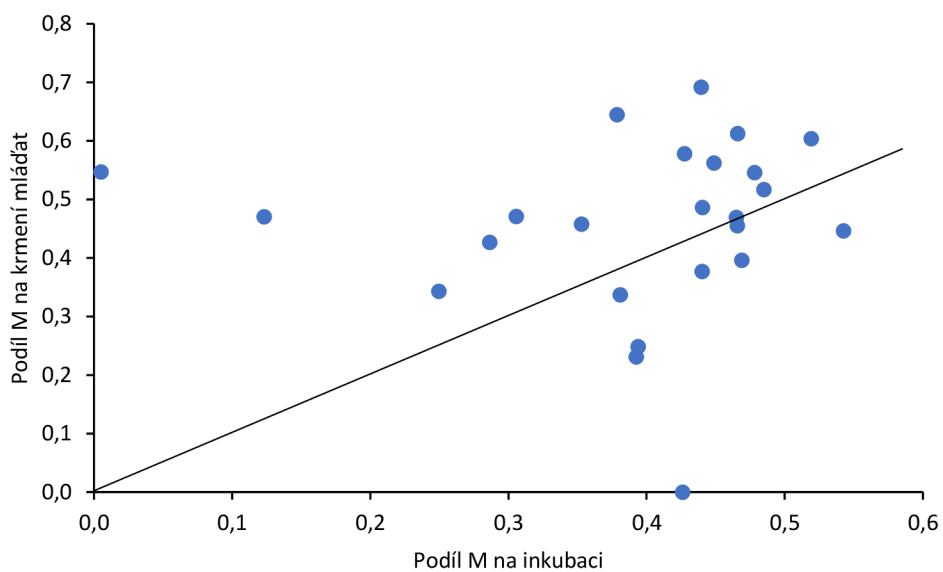
Obrázek 22: Vztah délek směň. Samec (modrá): $N = 25$ hnízd, $r = 0,15$. Samice (oranžová): $N = 25$ hnízd, $r = -0,01$.



Obrázek 23: Vztah intenzity inkubace a zahřívání mláďat v mladším věku. Samec (modrá): $N = 25$ hnízd, $r = 0,38$. Samice (oranžová): $N = 25$ hnízd, $r = 0,01$. Referenční linie znázorňuje poměr 1:1 intenzity zahřívání.



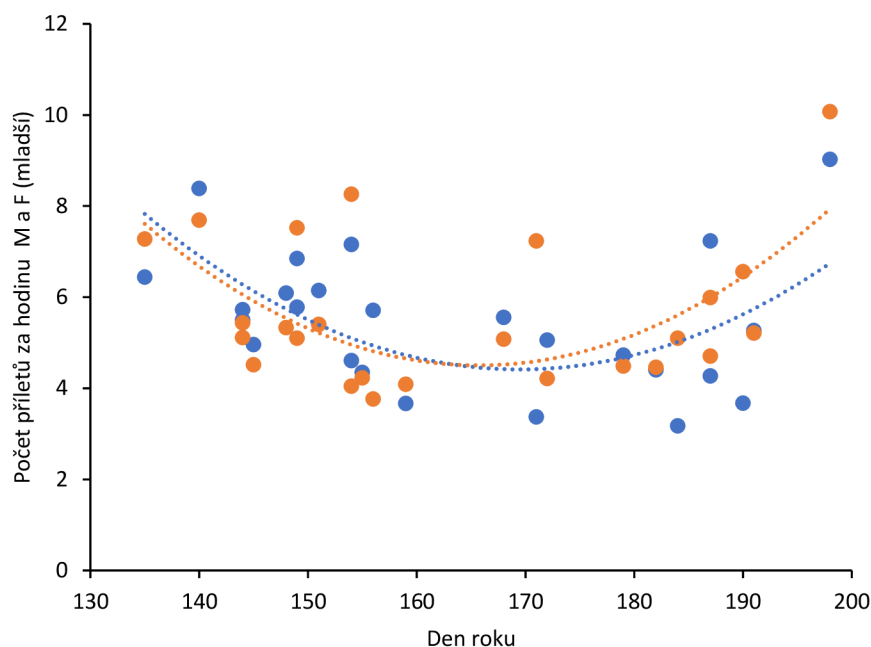
Obrázek 24: Vztah mezi podílem samce na době sezení během inkubace a u mladších mláděť. $N = 25$ hnízd, $r = 0,06$. Referenční linie znázorňuje poměr 1:1 podílu M.



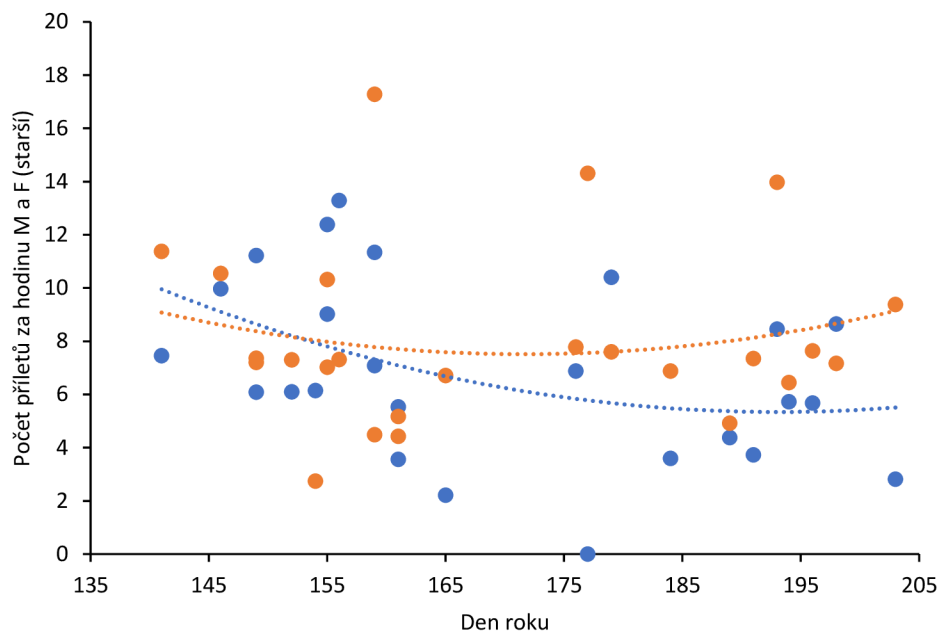
Obrázek 25: Vztah mezi podílem samce inkubaci a podílem samce na příletech, respektive krmení mladších mláděť. $N = 25$ hnízd, $r = 0,04$. Referenční linie znázorňuje poměr 1:1 podílu M.

4.2. Sezonní variabilita chování

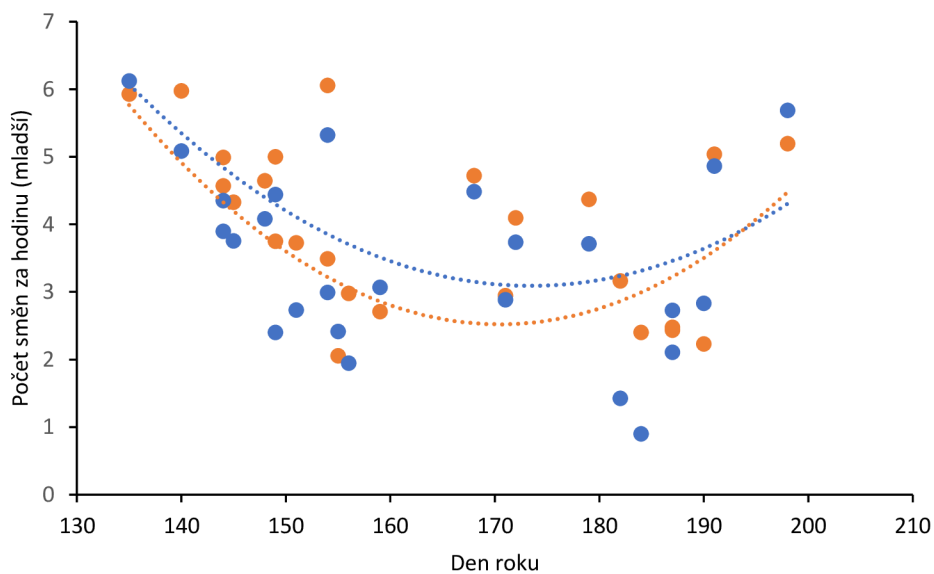
Výsledky ukázaly, že frekvence přiletů, a tedy i krmení je nejnižší uprostřed sezóny (Obrázek 26, Obrázek 27). Tento trend je nejvíc patrný hlavně u mladších mláďat. Ten samý trend u mladších mláďat můžeme pozorovat i u frekvence směn za hodinu. U starších mláďat je to naopak, a nejvyšší frekvence směn je uprostřed sezóny (Obrázek 28, Obrázek 29). Rodiče mladších mláďat měli nejdelší délky směn uprostřed sezóny (Obrázek 30). U starších mláďat měla uprostřed sezóny nejdelší směny pouze samice, zatímco samec je měl v tuto dobu nejkratší (Obrázek 31). Intenzita zahřívání mladších mláďat klesá ke konci sezóny, a to u obou rodičů (Obrázek 32). Intenzita zahřívání starších mláďat byla nejvyšší uprostřed sezóny a nejnižší pak na začátku a na konci sezóny (Obrázek 33).



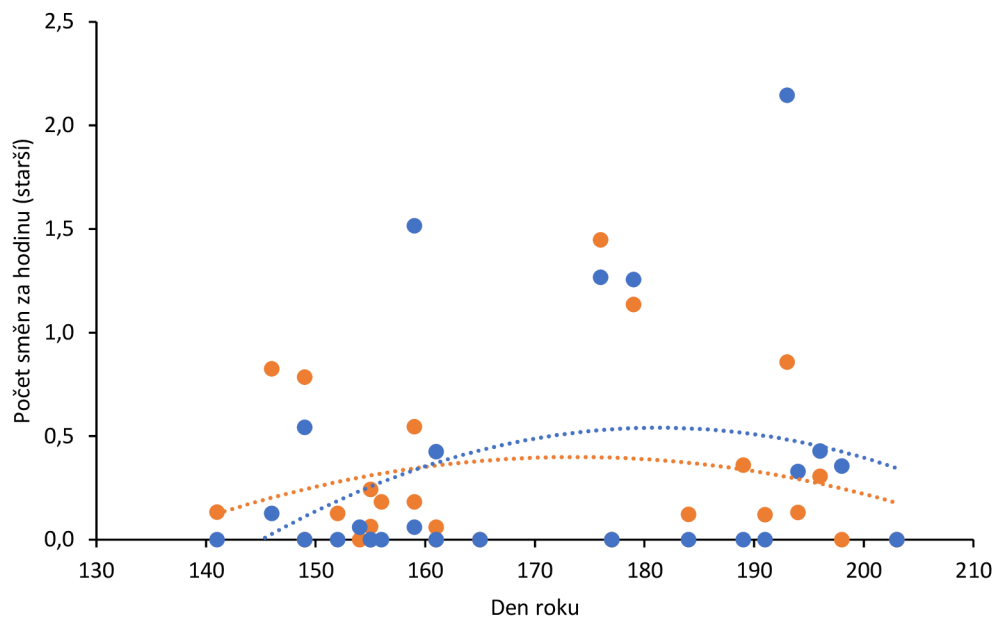
Obrázek 26: Sezonní variabilita frekvence přiletů samce (modrá, $R^2 = 0,32$; $y = 86,85 - 0,9728x + 0,0029x^2$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,33$; $y = 94,974 - 1,092x + 0,0033x^2$) k mladším mláďatům ($N = 25$ hnízd).



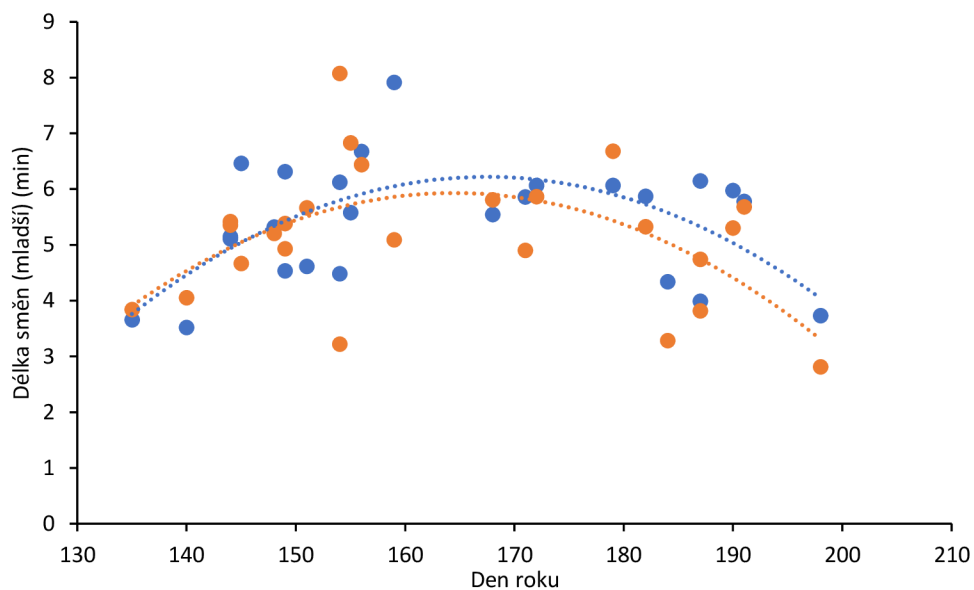
Obrázek 27: Sezónní variabilita frekvence přiletů samce (modrá, $R^2 = 0,17$; $y = 68,78 - 0,6573x + 0,0017x^2$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,02$; $y = 56,598 - 0,5717x + 0,0017x^2$) ke starším mláďatům ($N = 25$ hnízd).



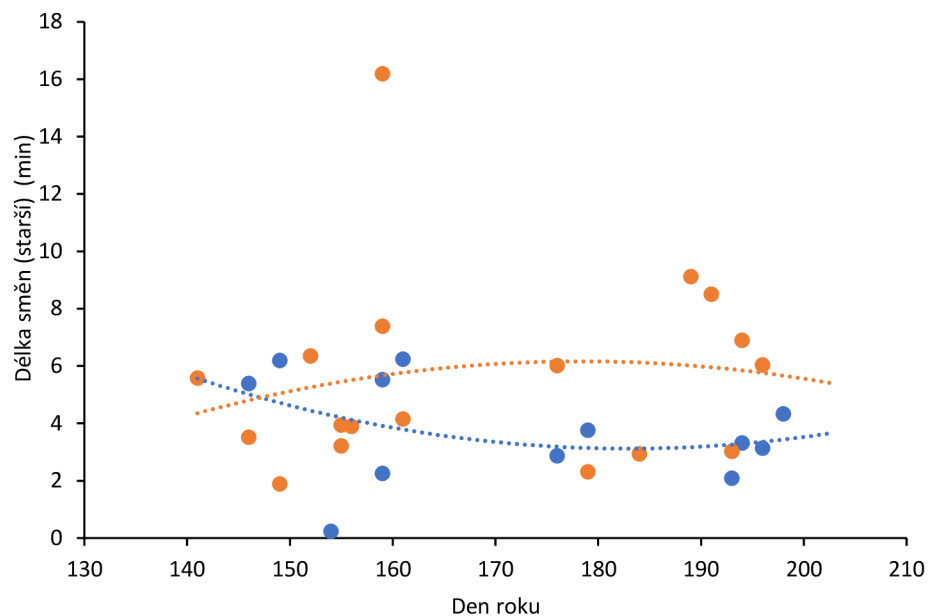
Obrázek 28: Sezónní variabilita frekvence počtu směn samce (modrá, $R^2 = 0,37$; $y = 63,774 - 0,6996x + 0,002x^2$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,36$; $y = 77,45 - 0,8791x - 0,0026x^2$) u mladších mláďat ($N = 25$ hnízd).



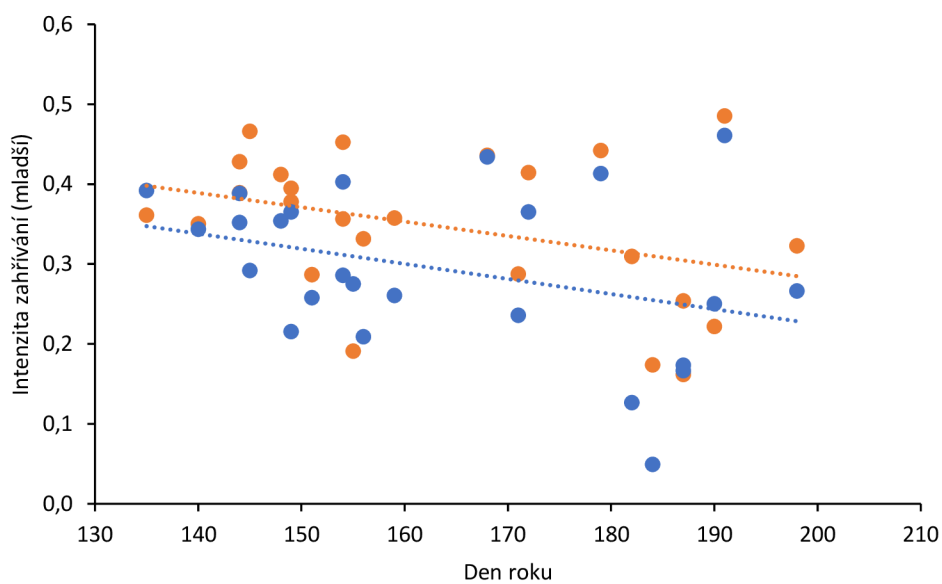
Obrázek 29: Sezónní variabilita počtu směn samce (modrá, $R^2 = 0,09$; $y = 13,016 + 0,1496x - 0,0004x^2$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,03$; $y = 7,3416 + 0,0892x - 0,0003x^2$) u starších mláďat ($N = 25$ hnízd).



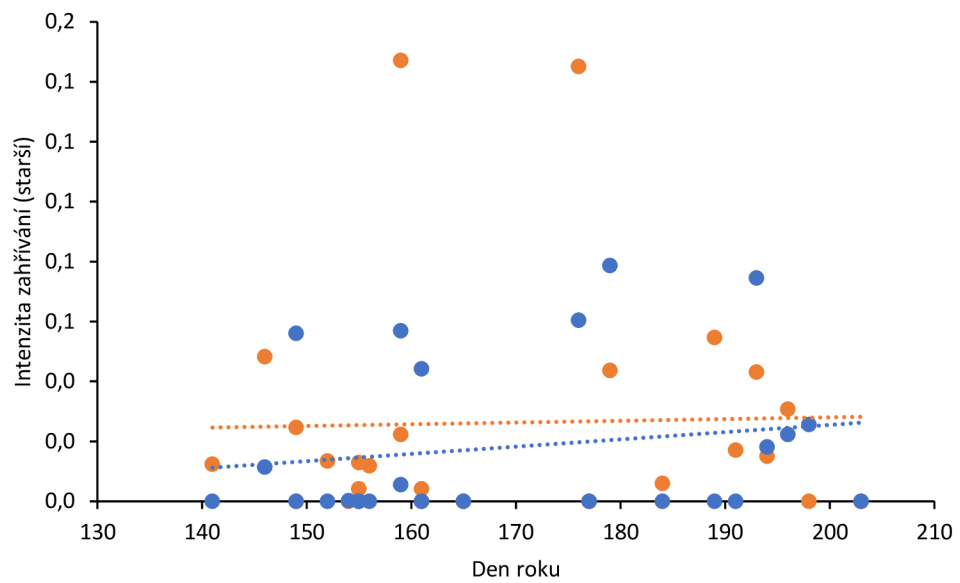
Obrázek 30: Sezónní variabilita délek směn samce (modrá, $R^2 = 0,35$; $y = - 59,241 + 0,7818x - 0,0023x^2$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,3$; $y = - 57,135 + 0,7669x - 0,0023x^2$) u mladších mláďat ($N = 25$ hnízd).



Obrázek 31: Sezónní variabilita délek směn samce (modrá, $R^2 = 0,11$; $y = 49,58 - 0,508x + 0,0014x^2$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,02$; $y = -34,988 + 0,4613x - 0,0013x^2$) u starších mláďat ($N = 12$ hnízd)



Obrázek 32: Sezónní variabilita intenzity zahřívání (počítaná pro aktivní délku dne) samce (modrá, $R^2 = 0,12$; $y = 0,6024 - 0,0019x$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,13$; $y = 0,6406 - 0,0018x$) u mladších mláďat ($N = 25$ hnízd)

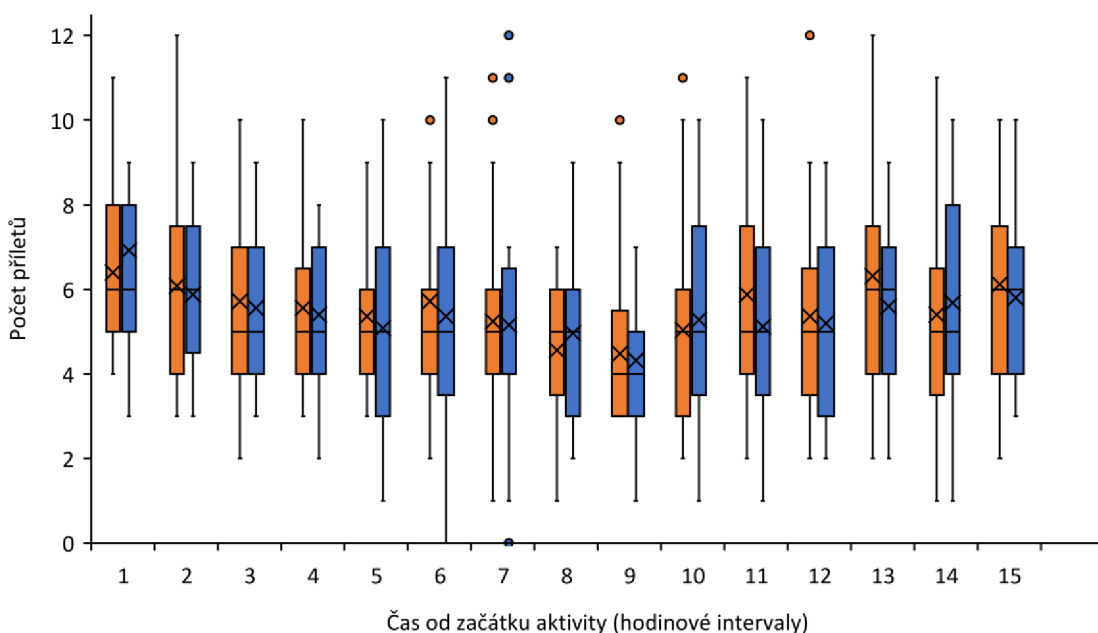


Obrázek 33: Sezónní variabilita intenzity zahřívání (počítaná pro aktivní délku dne) samce (modrá, $R^2 = 0,0301$, $y = -0,0229 + 0,0002x$) a samice (oranžová, $R^2 = 0,0008$; $y = 0,0165 + 6E-05x$, u starších mláďat ($N = 25$ hnízd).

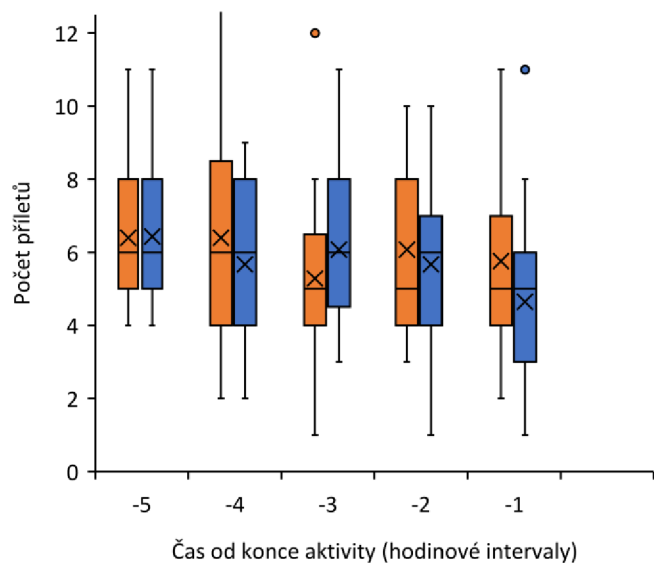
4.3. Variabilita denní aktivity

Celkově variabilita během dne není příliš velká. U počtu přiletů k mladším mládřatům byla zaznamenána nejnižší aktivita uprostřed aktivního dne, to znamená během 9 hodiny od začátku aktivity (Obrázek 34-Obrázek 36). Jedinci také měli patrně větší variabilitu chování během dne na rozdíl od starších mládřat. U starších mládřat počet přiletů od začátku aktivity během dne mírně klesá (Obrázek 37-39).

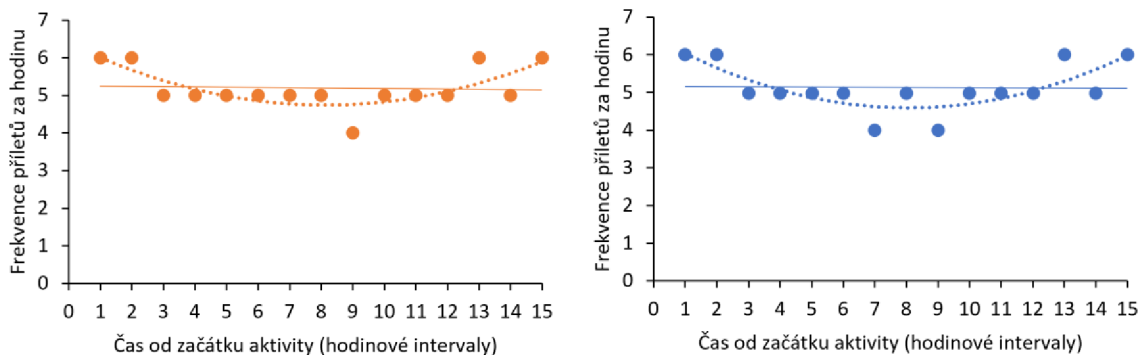
Dále jsem zjistila, že nejvyšší počet směn byl zaznamenán během druhé hodiny od začátku aktivity, a to jak u samice, tak u samce (Obrázek 40-42). Délky směn byly nejdelší uprostřed aktivního dne, to znamená během 8 až 10 hodiny od začátku aktivity (Obrázek 43-45). Během poslední aktivní hodiny večer měla samice v průměru značně delší směny (Obrázek 44). Intenzita zahřívání mládřat byla po celou dobu aktivního dne víceméně stejná (Obrázek 46-48).



Obrázek 34: Variabilita frekvence přiletů samce (modře) a samice (oranžově) u mladších mládřat během aktivního dne ($n = 25$ hnízd). Nejsou zobrazeny odlehlé body u samice (13 a 15) a u samce (13 a 15).



Obrázek 35: Variabilita frekvence přiletů samce (modře) a samice (oranžově) u mladších mláďat pro poslední 5 hodin denní aktivity. Není zobrazen odlehlý bod u samice (15).



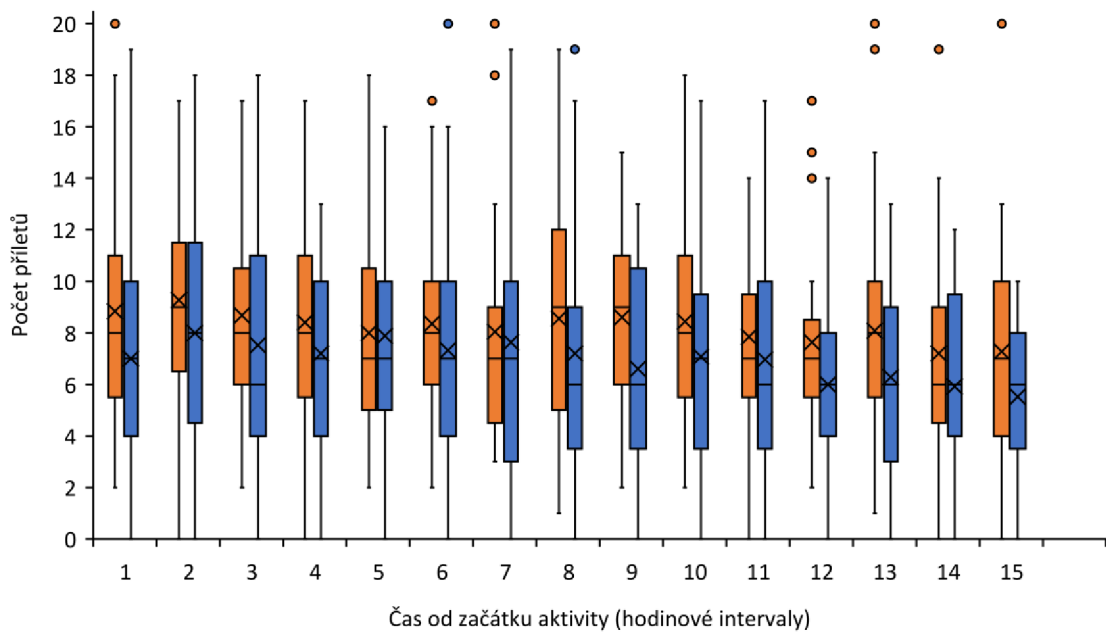
Obrázek 36: Variabilita frekvence přiletů samice (oranžově) a samce (modře) u mladších mláďat během aktivního dne (zobrazeny mediány), $n = 25$ hnízd.

F: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,0032$; $y = 5,2571 - 0,0071x$.

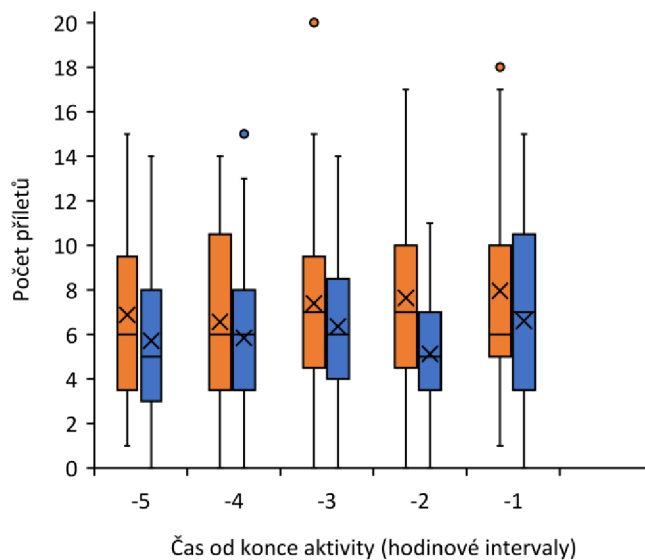
Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,58$; $y = 6,378 - 0,4027x + 0,0247x^2$.

M: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,0006$; $y = 5,1619 - 0,0036x$.

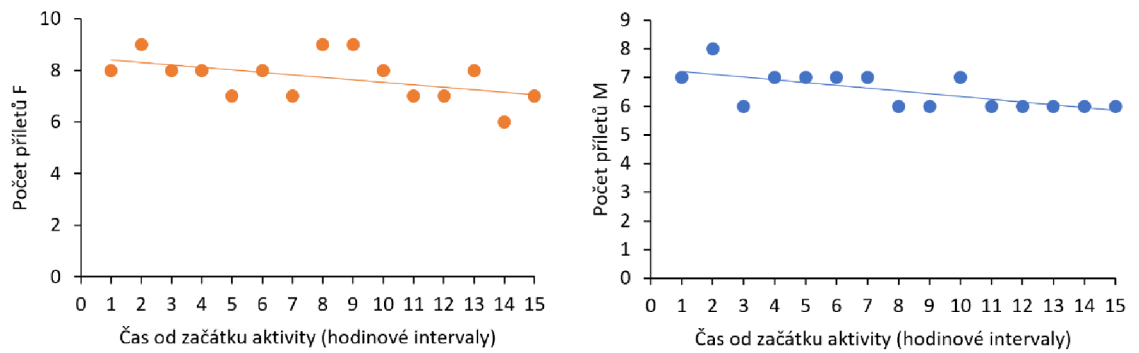
Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,6$; $y = 6,4769 - 0,4677x + 0,029x^2$.



Obrázek 37: Variabilita frekvence příletů samce (modře) a samice (oranžově) u starších mlád'at během aktivního dne. Nejsou zobrazeny odlehlé body u samce (21 a 25).



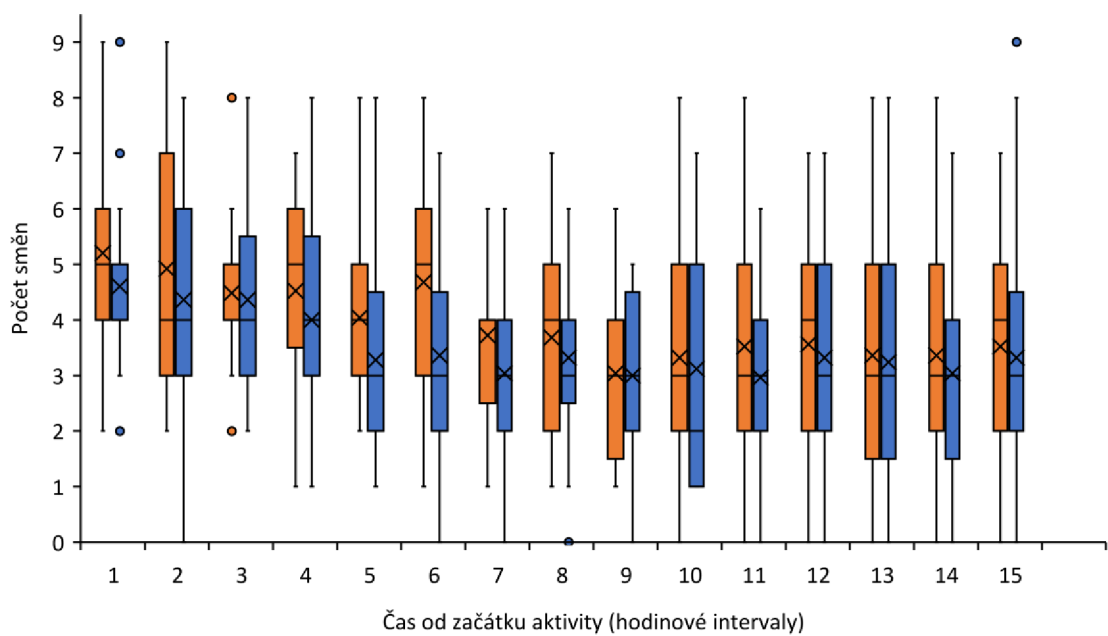
Obrázek 38: Variabilita frekvence příletů samce (modře) a samice (oranžově) u starších mlád'at pro poslední 5 hodin denní aktivity. Není zobrazen odlehlý bod u samice (21).



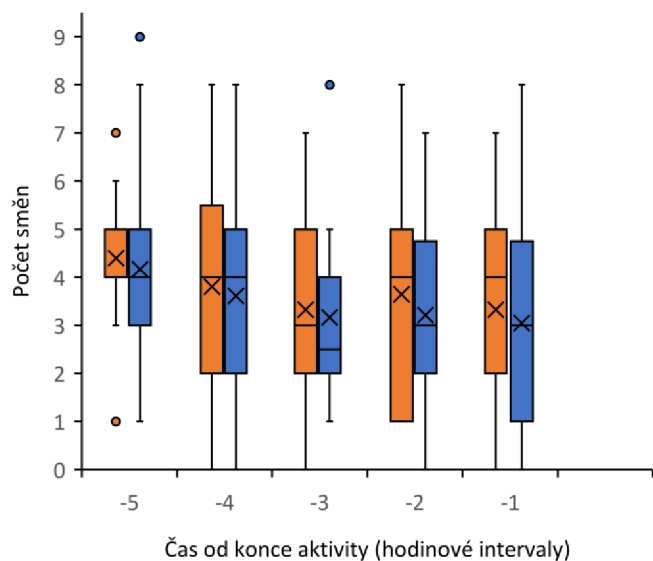
Obrázek 39: Variabilita frekvence příletů samice (oranžově) a samce (modře) u starších mláďat během aktivního dne (zobrazeny mediány), $n = 25$ hnízd.

F: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,238$; $y = 8,5048 - 0,0964x$

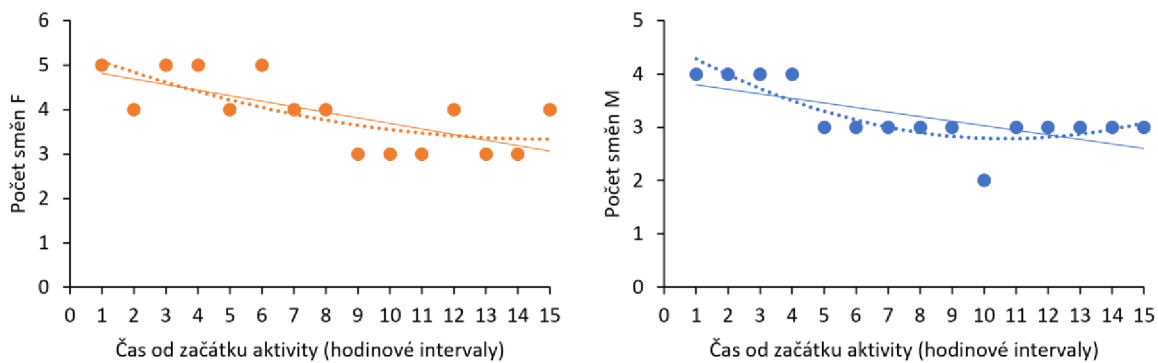
M: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,45$; $y = 7,3048 - 0,0964x$



Obrázek 40: Variabilita počtu směn samce (modře) a samice (oranžově) u mladších mláďat během aktivního dne. Není zobrazen odlehlý bod u samice (10).



Obrázek 41: Variabilita počtu směn samce (modře) a samice (oranžově) u mladších mlád'at pro poslední 5 hodin denní aktivity.



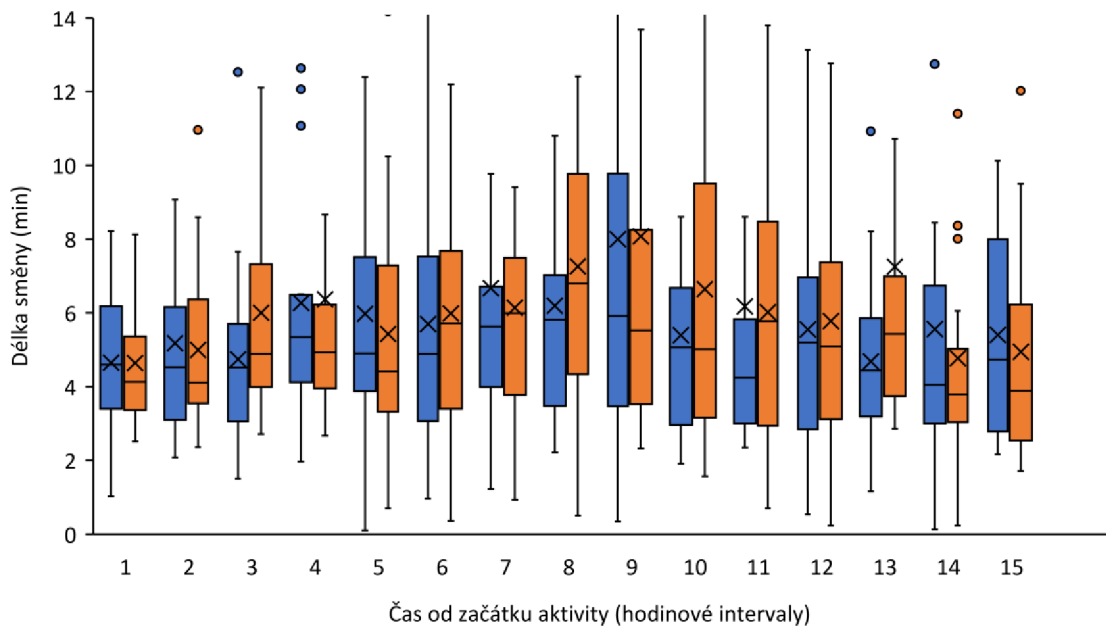
Obrázek 42: Variabilita počtu směn samice (oranžově) a samce (modře) u mladších mlád'at během aktivního dne (zobrazeny mediány, $n = 25$ hnízd).

F: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,49$; $y = 4,9333 - 0,125x$.

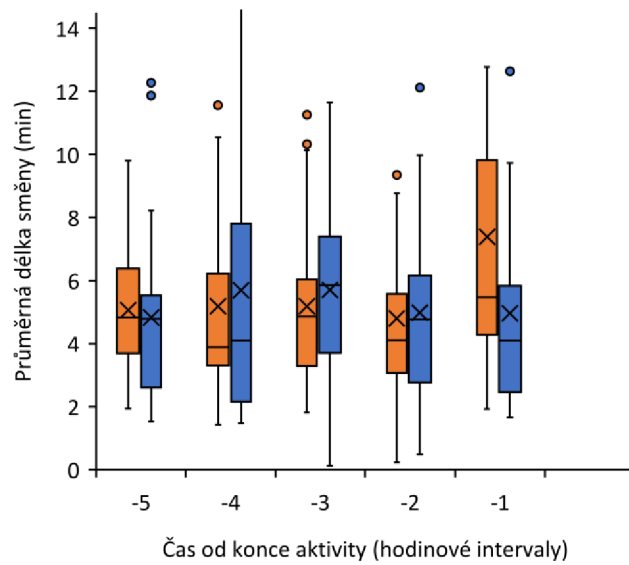
Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,53$; $y = 5,3473 - 0,2711x + 0,0091x^2$.

M: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,47$; $y = 3,8857 - 0,0857x$.

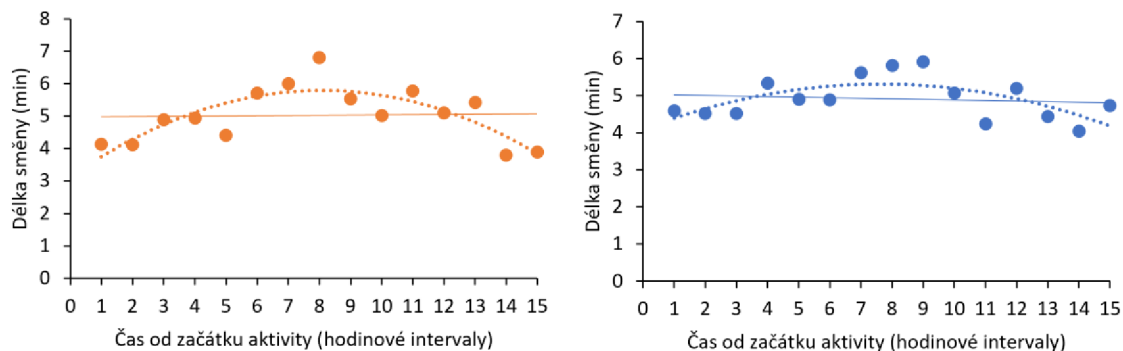
Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,70$; $y = 4,611 - 0,3417x + 0,016x^2$.



Obrázek 43: Variabilita délek směn samce (modře) a samice (oranžově) u mladších mláďat během aktivního dne. Není zobrazeno 28 odlehlých bodů u samice a u samce.



Obrázek 44: Variabilita délek směn samce (modře) a samice (oranžově) u mladších mláďat pro poslední 5 hodin denní aktivity. Nejsou zobrazeny odlehlé body u samice (14,88; 15,55; 18,28; 22,01) a u samce (15,12; 15,50; 16,43).



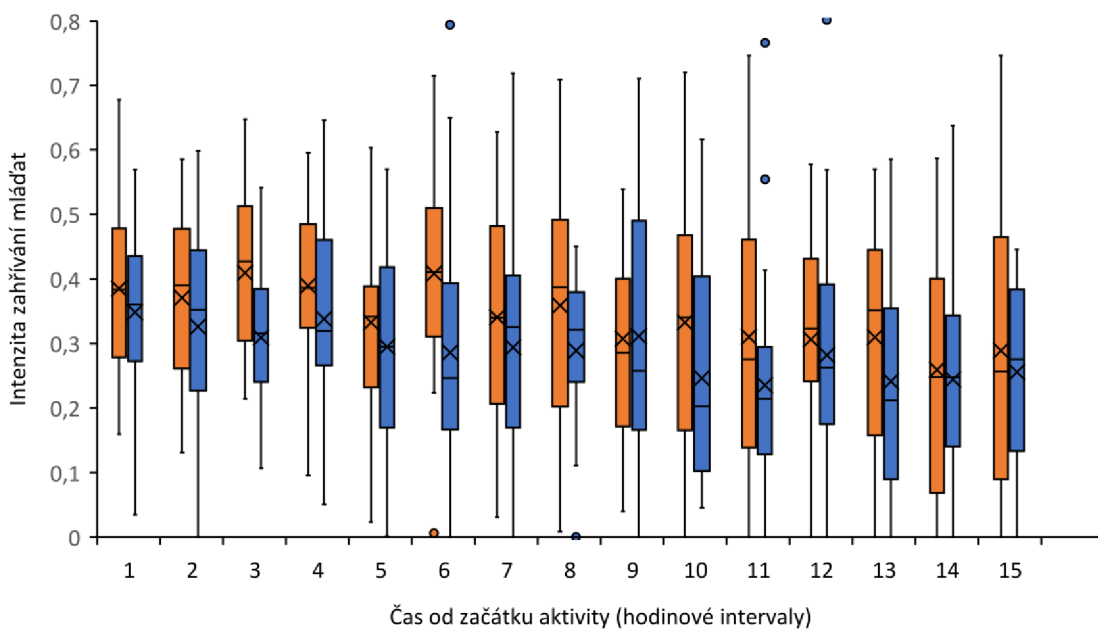
Obrázek 45: Variabilita délek směn samice (oranžově) a samce (modře) u mladších mláďat během aktivního dne (zobrazeny mediány), $n = 25$ hnízd.

F: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,001$; $y = 4,9782 + 0,0068x$.

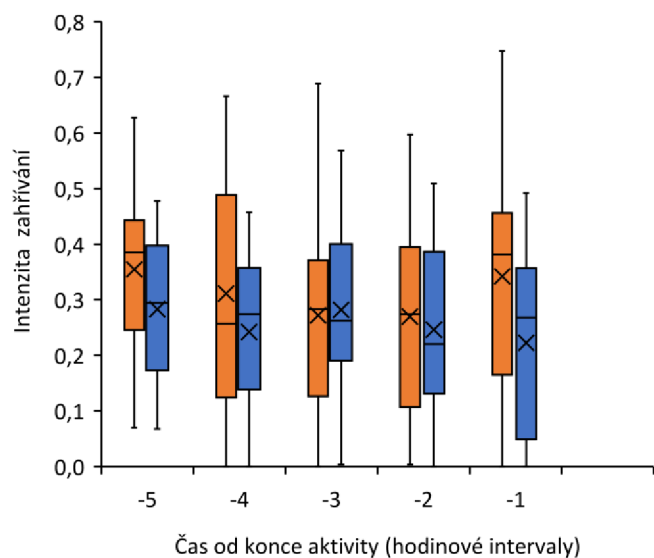
Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,66$; $y = 3,1341 + 0,6577x - 0,0407x^2$.

M: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,14$; $y = 5,0445 - 0,151x$

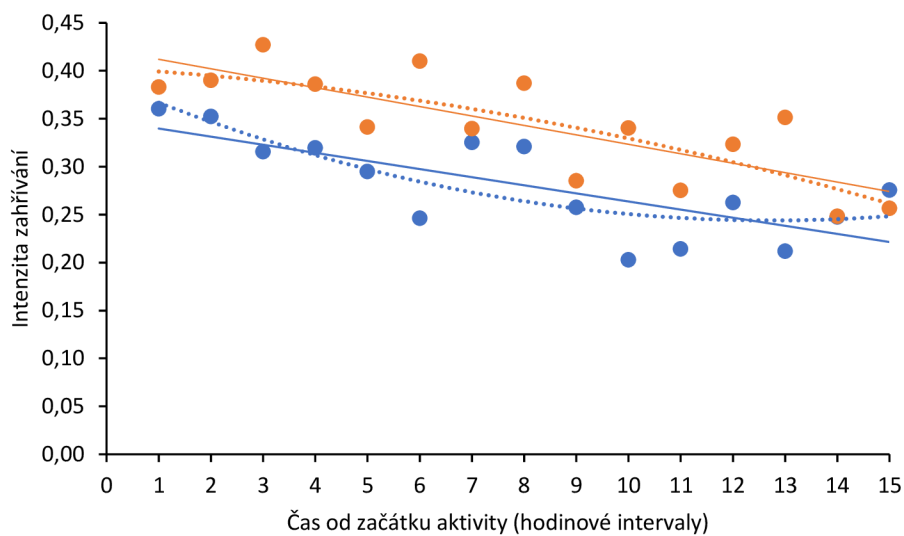
Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,42$; $y = 4,0926 + 0,3209x - 0,021x^2$.



Obrázek 46: Variabilita intenzity zahřívání samce (modře) a samice (oranžově) mladších mláďat během aktivního dne. Nejsou zobrazeny odlehlé body u samice (0,97) a u samce (0,8).



Obrázek 47: Variabilita intenzity zahřívání samce (modře) a samice (oranžově) mladších mláďat pro poslední 5 hodin denní aktivity.



Obrázek 48: Variabilita intenzity zahřívání samice (oranžově) a samce (modře) u mladších mláďat během aktivního dne (zobrazeny mediány), $n = 25$ hnízd.

F: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,61$; $y = 0,4218 - 0,0098x$.

Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,63$; $y = 0,4028 - 0,0031x - 0,0004x^2$.

M: Lineární vztah – plná čára $R^2 = 0,54$; $y = 0,3482 - 0,0085x$

Kvadratický vztah – přerušovaná čára $R^2 = 0,64$; $y = 0,3886 - 0,0227x + 0,0009x^2$.

5. Diskuse

5.1. Variabilita biparentální péče

Z výsledků je patrné, že se samice na péči o mláďata podílí více než samec. Z celkem 25 hodnocených hnízd se na péči podíleli všichni samci kromě jednoho, který se nezúčastnil péče o starší mláďata, a samice se o potomstvo musela postarat sama. Přesto, že samice měla vyšší aktivitu než samec, tak tento rozdíl nebyl zvláště velký, což potvrzuje výsledky předchozích studií, které uvádí, že se samec a samice pěníce černohlavé dělí o péči rovným dílem (Leniowski a Węgrzyn 2018).

S věkem mláďat roste počet příletů, respektive počet krmení a klesá počet směn a jejich délka. To lze objasnit tím, že s rostoucím věkem mláďat roste také jejich potřeba je krmit, a rodiče proto musí opouštět hnízdo častěji (Kovařík 2001). Někteří autoři uvádí, že frekvence krmení rapidně vzrostla sedmý den po vylíhnutí, což se shodovalo s přechodem mláďat od ektotermie k endotermii. Ve stejné studii bylo také zjištěno, že během následujících tří dnů po přechodu mláďat k endotermii rodiče pěníce černohlavé zvýšili počty příletů o více než 100 % (Węgrzyn 2013). Vyšší počet krmení starších mláďat může také úzce souviset s intenzivním vývojem opeření (Drup 2008). Frekvence příletů, a tedy i krmení, ale mohla být ovlivněna i jinými faktory, jako například počet mláďat v hnízdě. Uvádí se, že nejvyšší frekvenci krmení měla hnízda se čtyřmi až pěti mláďaty (Węgrzyn 2012). Je tedy logické, že s větším počtem mláďat rodiče musí zvýšit frekvenci krmení. Zvýšení počtu krmení starších mláďat lze také vysvětlit teorií rodičovských investic, která tvrdí, že rodiče jsou ochotní investovat do staršího potomstva více, protože má větší pravděpodobnost na přežití a rozmnožení se a tím pádem má i vyšší reprodukční hodnotu (Clutton-Brock 1997). Z výsledků pozorování je patrné, že samec měl v průměru nižší frekvenci krmení než samice. Mohlo to být způsobeno polygynií samce, který se musel věnovat více potomstvům s cílem zvýšit svůj reprodukční úspěch (Sandell et al. 1996). Při zkoumání velikosti donášené potravy jsem zjistila, že rodiče donášeli potravu primárně střední velikosti a variabilita v zastoupení velikostních kategorií potravy byla obecně dosti nízká. Ne u všech hnízd se podařilo zaznamenat velikosti donášené potravy, navíc posouzení rozměru potravy bylo dost subjektivní, a proto mohlo dojít k větší chybovosti. Z těchto důvodů jsem se rozhodla nehodnotit detailně variabilitu potravy.

Zjistila jsem také, že existuje pozitivní vztah mezi změnou intenzity zahřívání samce a samice. Z toho lze usoudit, že pokud klesala intenzita zahřívání u jednoho z rodičů, tak s ní klesala i intenzita zahřívání toho druhého. Stejně tak se s věkem snížily i počty směn. Všechno se odvozuje od toho, že u starších mláďat již není potřeba zahřívání tak velká, protože jsou schopna sama udržovat stálou teplotu (Morton a Carey 1971).

Pouze u jednoho hnízda s mláďaty ve starším věku se samec na péči nepodílel vůbec. Jako nejpravděpodobnější příčina přichází do úvahy úhyn samce. Vzhledem k tomu, že se počet mláďat od prvního dne záznamu mladších mláďat nezměnil, musela to samice kompenzovat zvýšením frekvence příletů, respektive krmení. Taková kompenzace pro samici, ale může znamenat snížení její kondice a ohrozit její budoucí schopnost se rozmnožovat (Tulp a Schekkerman 2007). U hnízd, kde se samec na péči podílel málo, musela samice toto snížení péče opět kompenzovat zvýšením svojí aktivity. V kontextu biparentální péče, tak dochází k sexuálnímu konfliktu, kdy se reprodukční strategie sledovaná jedním rodičem zvyšuje jeho vlastní zdatnost a zároveň snižuje zdatnost jeho partnera (Parker 1979; Stearns 1992).

Při porovnávání péče obou rodičů mezi obdobím inkubace a obdobím péče o mláďata je vidět, že většina samců, kteří se málo podíleli na inkubaci se víc zapojili do péče o mláďata. Tato změna v chování samců může opět souviset s teorií rodičovských investic, kdy vylíhlé potomstvo má větší potenciál přežít a rozmnožovat se (Clutton-Brock 1997). Celkově se počty příletů a počty směn zvýšily. Taková změna chování pravděpodobně souvisí s tím, že na mláďatech rodiče nemohou sedět dlouho, protože je musí současně i krmit. V důsledku potřeby krmení mláďat se zkrátily i délky směn. Intenzita zahřívání mláďat oproti inkubaci dost poklesla, protože mláďata již nepotřebují tolik zahřívání. Porovnávání intenzity inkubace a intenzity zahřívání mláďat ukázalo, že u samců je patrný náznak pozitivního vztahu, který je ale důsledkem korelace počtů směn, které se u mláďat pochopitelně zvýšily, nikoli jejich délky.

5.2. Sezónní variabilita chování

Variabilita frekvence přiletů, respektive krmení mlád'at může být ovlivněna řadou faktorů, jako například aktuální počet mlád'at v hnízdě, dostupnost potravy v okolí hnízda a také kondicí samotného rodiče (Naef-Daenzer et al. 2000). Nižší frekvence krmení uprostřed sezóny může souviset s kvalitou potravy. Větší či nutričně vydatnější potrava mlád'ata více zasytí a nemusí se krmít, tak často (Gibb 1950). Například u sýkor (*Paridae*) bylo zjištěno, že u mlád'at, která se vylíhla později během sezóny, měli rodiče nižší frekvenci krmení a to z důvodu nárůstu dostupnosti potravy větší velikosti, zejména housenek (Gibb a Betts 1963; Royama 1966).

Ptáci využívají různé strategie krmení u různě starých mlád'at. Například mladší mlád'ata krmí rodiče častěji během teplého počasí, a to hned ze dvou důvodů. Zaprvé se během vyšších teplot zvyšuje aktivita hmyzu a tím i dostupnost potravy a zadruhé se snižuje potřeba zahřívání mladších mlád'at (Geiser et al. 2008; Low et al. 2008). U starších mlád'at se naopak frekvence krmení zvyšuje při nižších teplotách a během dešťů. Takové podmínky způsobují zvýšenou dostupnost určitých druhů potravy, jako jsou například žížaly (*Opisthopora*), které jsou během teplejších a sušších dnů z důvodu větší vlhkosti zahrabané do hlubších vrstev půdy (Edwards a Bohlen 1996). Starší mlád'ata jsou navíc již schopna vlastní termoregulace a proto vyžadují vydatnější a častější potravu (Rauter et al. 2000). Frekvenci krmení může ovlivňovat i náročnost hledání potravy a také vzdálenost zdroje od hnízda. Pochopitelně čím déle rodič musí hledat potravu, tím má pak delší absence. Uvádí se, že nejrychleji rodiče přináší potravu rostlinného původu. Na druhou stranu krmení mlád'at pouze rostlinnou složkou nutí rodiče zvyšovat frekvenci krmení a to z důvodu její rychlé stravitelnosti (Drup 2008).

Nízké počty směn u mladších mlád'at uprostřed sezóny souvisí s jejich delší délkou. Jako jedno z možných vysvětlení tohoto trendu, lze teoreticky vzít v potaz stavy hnízd během chladnějších dní, které se mohly vyskytovat během několika let pozorování hnízd. Lze předpokládat, že chladnější podmínky donutily rodiče snížit frekvenci krmení ve prospěch zahřívání mlád'at, která ještě nebyla schopna samostatné termoregulace (Heagy a Louis 1983). Intenzita zahřívání mlád'at v průběhu sezóny mírně klesá – průměrné teploty stoupají a mlád'ata už není třeba tolik zahřívát jak během chladnějších jarních dnů (Kluijver 2002; Whitehouse a Armstrong 1953).

5.3. Variabilita denní aktivity

Ve frekvenci přiletů u mladších i starších mládřat je patrný trend, který ukazuje na odlišnost strategií krmení mládřat v různém věku. V případě mladších mládřat vrchol krmení připadá na ráno a pozdní večer. U starších mládřat intenzita krmení v průběhu dne mírně klesá. Podobné výsledky byly i u lindušky luční (*Anthus pratensis*), kde ranní vrchol intenzity krmení mladších mládřat byl objasněn nutností „dokrmení“ mládřat po noci a večerní vrchol zřejmě souvisel s jejich „předzásobením“ na noc (Kovařík 2001).

Nejvyšší počet směn u mladších mládřat byl na začátku aktivního dne, což pravděpodobně souviselo s nižšími ranními teplotami (Donaghey a Donaghey 2017). Ráno se rodiče při zahřívání mládřat většinou střídali, a proto lze ve výsledcích pozorovat víc krátkých směn na začátku aktivity (Obrázek 40 a 43). Nejnižší počet směn zahřívání mládřat byl zaznamenán uprostřed aktivního dne, to znamená během poledne a odpoledne. Bylo to způsobeno tím, že v tuto dobu oba rodiče měli také i delší délky směn. Z toho lze usoudit, že během poledne a odpoledne rodiče měli méně směn za to byly delší. S delšími směnami uprostřed aktivního dne také byla spojena i nízká frekvence přiletů u mladších mládřat. Nízkou frekvenci krmení uprostřed aktivního dne, lze také vysvětlit tím, že tato doba bývá nejteplejší, a proto je vhodná pro odpočinek rodičů (Kovařík 2001). V některých případech má samice během poledne delší absence kvůli doplnění energie vyčerpané po noční směně a vyšší aktivitě během ranních hodin (Heagy a Louis 1983). Počty směn mohou být ovlivňovány i řadou dalších faktorů, jako je například denní teplota, energetické potřeby rodičů, dostupnosti potravy a v neposlední řadě i riziko predace hnízda (Conway a Martin 2000).

Pokles intenzity zahřívání mládřat od začátku aktivity může souviset se stoupaním teploty okolí v průběhu dne. Tak například u drozdce hnědého (*Toxostoma rufum*) byl zaznamenán pokles intenzity se stoupaním teploty od 10 do 30°C (Heagy a Louis 1983). Taková negativní závislost intenzity zahřívání mládřat a okolní teploty byla dokládána i řadou dalších autorů (Best 1977; Johnson a Best 1982).

6. Závěr

U pěnice černošedé se na péči o mláďata podílí jak samice, tak samec a dělí se o tu péči skoro rovným dílem. Samice do potomstva investovala o něco málo víc, jak samec – krmila mláďata častěji a měla v průměru víc delších směn. V případech, kde se samec na péči z nějakého důvodu podílel méně, samice to musela kompenzovat zvýšením svojí aktivity. Z celkem 25 hodnocených hnízd se na péči podíleli všichni samci kromě jednoho, který se nezúčastnil péče o starší mláďata vůbec, a samice se o potomstvo musela postarat sama. Výsledky také ukázaly, že se samci víc podílí na péči o mláďata než na inkubaci.

S věkem mláďat oba rodiče navýšili aktivitu, a to hlavně frekvenci krmení. Intenzita zahřívání u starších mláďat výrazně poklesla. Zajímavým zjištěním bylo to, že rodiče používali různé strategie krmení mladších a starších mláďat. Mladší mláďata rodiče krmili nejvíce ráno a pozdě večer, starší krmili více také ráno, ale dále v průběhu dne frekvence krmení mírně klesala. Variabilita ve velikostech donášené potravy byla velmi mála, nejčastěji rodiče donášeli potravu střední velikosti.

Nejnižší frekvenci přiletů a frekvenci směn měli ptáci uprostřed hnízdní sezóny, zároveň ale v tuto dobu měli nejdelší délky směn. Intenzita zahřívání mladších mláďat v průběhu sezóny klesala. Intenzita zahřívání starších mláďat byla nejvyšší uprostřed sezóny, avšak tato evidence není dostatečně průkazná, aby šlo potvrdit jakýkoliv trend.

Do budoucna by bylo potřeba se více zaměřit na zkoumání denní a sezónní variability ve vztahu k proměnlivosti počasí během roku a také ve vztahu k různým typům habitatů, ve kterých ptáci hnízdí.

7. Literatura

- BATEMAN, A. J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* **2**, 349–368.
- BEST, L. B., 1977. Nestling Biology of the Field Sparrow. *Auk* **94**, 308–319.
- BOSQUE, C. & M. T. BOSQUE, 1995. Nest Predation as a Selective Factor in the Evolution of Developmental Rates in Altricial Birds. *American Naturalist* **145**, 234–260.
- BRÁZDIL, T. 2020. Inkubační chování pěnice černohlavé. Diplomová práce. Univerzita Palackého v Olomouci. CLUTTON-BROCK, T. H., 1997. The evolution of parental care. *Princeton University Press*, Princeton.
- CONWAY, C. J. & T. E. MARTIN, 2000. Evolution of passerine incubation behavior: Influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* **54**, 670–685.
- DONAGHEY, R. H. & C. A. DONAGHEY, 2017. Parental care and breeding strategies of the Jacky Winter and its life-history traits compared with other Australasian robins, and northern temperate and tropical songbirds. *Australian Field Ornithology* **34**, 98–110.
- DRUP, V. D., 2008. Nekotorye osobennosti povedenija chernogolovojj slavki *Sylvia atricapilla* v reprodukativnyjj period na territorii Centralnogo Predkavkazja. *The Russian Journal of Ornithology* **9**, 163–166.
- EDWARDS, C. A. & P. J. BOHLEN, 1996. Biology and Ecology of Earthworms. *Chapman & Hall*, London.
- GEISER, S., R. ARLETTAZ & M. SCHAUB, 2008. Impact of weather variation on feeding behaviour, nestling growth and brood survival in Wrynecks *Jynx torquilla*. *Journal of Ornithology* **149**, 597–606.
- GIBB, J. A. & M. BETTS, 1963. Food and Food Supply of Nestling Tits (*Paridae*) in Breckland Pine. *Journal of Animal Ecology* **32**, 489–533.
- GIBB, J., 1950. The Breeding Biology of the Great and Blue Titmice. *Ibis* **111**, 507–539.

- HEAGY, A. & B. B. LOUIS, 1983. Factors Affecting Feeding and Brooding of Brown Thrasher Nestlings. *The Wilson Bulletin* **95**, 297–303.
- HOUSTON, A. I. & N. B. DAVIES, 1985. The evolution of cooperation and life history in the dunnock *Prunella modularis*. *Behavioral Ecology*, 471–487.
- JOHNSON, E. J. & L. B. BEST, 1982. Factors Affecting Feeding and Brooding of Gray Catbird Nestlings. *Auk* **99**, 148–156.
- JONES, K. M., G. D. RUXTON & P. MONAGHAN, 2002. Model parents: is full compensation for reduced partner nest attendance compatible with stable biparental care? *Behavioral Ecology* **13**, 838–843.
- KENDEIGH, C. S., 1952. Parental Care and Its Evolution in Birds. *Illinois Biological Monographs* **22**, 1–3.
- KLOMP, H., 1970. The Determination of Clutch-Size in Birds. A review. *Ardea* **58**, 38–90.
- KLUIJVER, H. N., 2002. Daily Routines of the Great Tit, *Parus major*. *Ardea* **38**, 99–135.
- KOVAŘÍK, P., 2001. Metodické aspekty studia rodičovské péče u ptáků: příklad lindušky luční (*Anthus pratensis*). *Sylvia* **37**, 115–122.
- LACK, D., 1968. The Evolution of Reproductive Rates: Ecological Adaptations for Breeding in Birds. *Science* **163**, 1185–1187.
- LENIOWSKI, K. & E. WĘGRZYN, 2018. Synchronisation of parental behaviours reduces the risk of nest predation in a socially monogamous passerine bird. *Scientific Reports* **8**, 1–9.
- LENIOWSKI, K. & E. WĘGRZYN, 2018. Equal division of parental care enhances nestling development in the Blackcap. *PLoS ONE* **13**, 1–11.
- LOW, M., S. EGGERS, D. ARLT & T. PÄRT, 2008. Daily patterns of nest visits are correlated with ambient temperature in the Northern Wheatear. *Journal of Ornithology* **149**, 515–519.

- LYON, B. E. & R. D. MONTGOMERIE, 1985. Incubation feeding in snow buntings: female manipulation or indirect male parental care? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 279–284.
- LYON, B. E., R. D. MONTGOMERIE & L. D. HAMILTON, 1987. Male parental care and monogamy in snow buntings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**, 377–382.
- MARSH, R. L. & S. J. WICKLER, 1982. The role of muscle development in the transition to endothermy in nestling bank swallows, *Riparia riparia*. *Journal of Comparative Physiology* **149**, 99–105.
- MATYSIOKOVÁ, B. & V. REMEŠ, 2013. Faithful females receive more help: The extent of male parental care during incubation in relation to extra-pair paternity in songbirds. *Journal of Evolutionary Biology* **26**, 155–162.
- MORTON, L. M. & C. CAREY, 1971. Growth and the development of endothermy in the Mountain White-crowned Sparrow. *Physiological Zoology* **44**, 177–189.
- NAEF-DAENZER, L., B. NAEF-DAENZER & R. G. NAGER, 2000. Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *Journal of Avian Biology* **31**, 206–214.
- PARKER, G. A., 1979. Sexual selection and sexual conflict. *Sexual selection and reproductive competition in insects*, 123–166.
- RAUTER, C. M., P. A. BRODMANN & H. U. REYER, 2000. Provisioning behaviour in relation to food availability and nestling food demand in the water pipit. *Water* **2**, 81–90.
- REMEŠ, V., 2003. Hnízdní biologie pěnice černohlavé (*Sylvia atricapilla*) v České republice: analýza hnízdních karet. *Sylvia* **39**, 25–34.
- REMEŠ, V. & T. E. MARTIN, 2002. Environmental influences on the evolution of growth and developmental rates in passerines. *Evolution* **56**, 2505–2518.
- ROYAMA, T. R., 1966. Factors Governing Feeding Rate, Food Requirement and Brood Size of Nestling Great Tits *Parus Major*. *Ibis* **108**, 313–347.

- SANDELL, M. I., H. G. SMITH & M. BRUUN, 1996. Paternal Care in the European Starling, *Sturnus vulgaris*: Nestling Provisioning. *Springer* **39**, 301–309.
- SEEL, D. C. & K. C. WALTON, 1979. Numbers of Meadow Pipits *Anthus Pratensis* on Mountain Farm Grassland in North Wales in the Breeding Season. *Ibis* **121**, 147–164.
- SMISETH, P. T. & A. J. MOORE, 2004. Behavioral dynamics between caring males and females in a beetle with facultative biparental care. *Behavioral Ecology* **15**, 621–628.
- STEARNS, S. C., 1992. Evolution of Life Histories. *Oxford University Press*, Oxford.
- TULP, I. & H. SCHEKKERMAN, 2007. Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *Journal of Avian Biology* **37**, 207–218.
- WEBB, D. R., 1993. Maternal-nestling contact geometry and heat transfer in an altricial bird. *Journal of Thermal Biology* **18**, 117–124.
- WEGRZYN, E. & K. LENIOWSKI, 2011. Nest Site Preference and Nest Success in Blackcaps *Sylvia atricapilla* in Poland. *Ardeola* **58**, 113–124.
- WEGRZYN, E., 2012. In the Blackcap *Sylvia atricapilla* last-hatched nestlings can catch up with older siblings. *Ardea* **100**, 179–186.
- WEGRZYN, E., 2013. Resource allocation between growth and endothermy allows rapid nestling development at low feeding rates in a species under high nest predation. *Journal of Avian Biology* **44**, 383–389.
- WEIDINGER, K., 2000. The breeding performance of Blackcap *Sylvia atricapilla* in two types of forest habitat. *Ardea* **88**, 225–233.
- WEIDINGER, K., 2002. Interactive effects of concealment, parental behaviour, and predators on the survival of open passerine nests. *Journal of Animal Ecology* **71**, 424–437.
- WEIDINGER, K., 2009. Nest predators of woodland open-nesting songbirds in central Europe. *Ibis* **151**, 352–360.

WESTNEAT, D. F. & P. W. SHERMAN, 1993. Parentage and the evolution of parental behavior. *Behavioral Ecology* **4**, 66–77.

WHITEHOUSE, H. L. K. & E. A. ARMSTRONG, 1953. Rhythms in the Breeding Behaviour of the European Wren. *Brill* **5**, 261–288.

Přílohy

Příloha 1

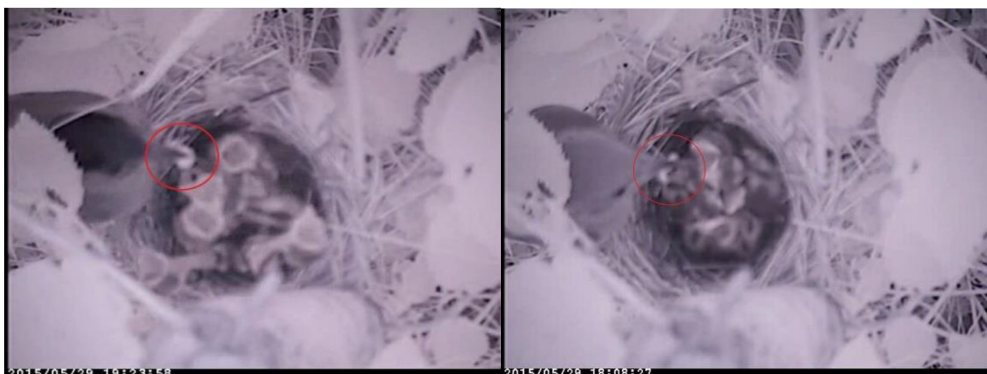
Základní popisné statistiky vypočítané z dat získaných prohlížením videozáznamů.

Proměnná	Statistika	Mladší mláďata			Starší mláďata		
		Samice	Samec	Oba rodiče	Samice	Samec	Oba rodiče
Frekvence přiletů za hodinu	Průměr	5,64	5,49	11,13	8,10	6,87	14,97
	Medián	5,12	5,50	10,61	7,31	6,15	13,39
	SD	1,54	1,45	2,72	3,26	3,30	5,09
	Min	3,77	3,18	7,77	2,74	0,00	7,98
	Max	10,08	9,03	19,10	17,27	13,29	28,61
	N	25	25	25	25	25	25
Počet směn	Průměr	64,52	57,20	121,72	5,00	5,60	10,60
	Medián	68	59	127	2,00	0,00	4,00
	SD	19,23	20,88	38,90	6,46	9,37	14,79
	Min	34	15	55	0,00	0,00	0,00
	Max	99	95	187	24,00	35,00	49,00
	N	25	25	25	25	25	25
Délka směny (min)	Průměr	5,39	5,13	5,28	5,61	3,78	4,65
	Medián	5,58	5,30	5,50	4,86	3,54	4,33
	SD	1,05	1,18	0,99	3,29	1,76	2,03
	Min	3,52	2,81	3,25	1,89	0,23	0,23
	Max	7,91	8,07	7,02	16,19	6,23	9,12
	N	25	25	25	18	12	20
Délka absence (min)	Průměr	3,85	2,73	3,31	4,56	4,55	4,56
	Medián	2,24	2,47	2,55	3,90	4,40	4,19
	SD	3,97	1,30	1,72	2,11	1,58	1,66
	Min	0,11	0,34	0,68	1,80	1,39	1,64
	Max	16,15	5,70	7,16	10,95	8,03	8,58
	N	25	25	25	25	24	25
Intenzita	Průměr	0,35	0,29	0,64	0,03	0,02	0,04
	Medián	0,36	0,29	0,69	0,01	0,00	0,02
	SD	0,09	0,10	0,18	0,04	0,03	0,06
	Min	0,16	0,05	0,22	0,00	0,00	0,00
	Max	0,49	0,46	0,95	0,15	0,08	0,21
	N	25	25	25	25	25	25
Celodenní intenzita (včetně nočního sezení)	Průměr	0,56	0,20	0,75	0,25	0,01	0,26
	Medián	0,57	0,19	0,80	0,32	0,00	0,33
	SD	0,07	0,07	0,12	0,15	0,02	0,16
	Min	0,41	0,03	0,46	0,00	0,00	0,00
	Max	0,65	0,33	0,96	0,41	0,05	0,45
	N	25	25	25	25	25	25

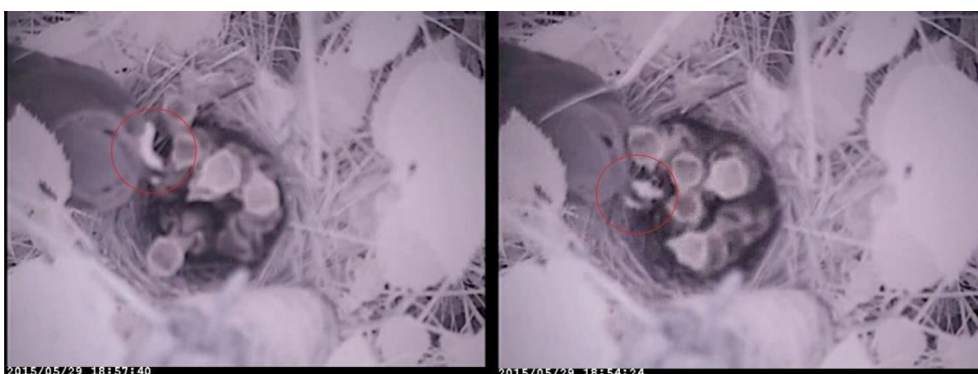
Příloha 2

Příklady velikostí potravy donášené rodiči:

- (a) Potrava menší velikosti. Do menší velikosti jsem zařazovala i případy, kdy v zobáku nebylo nic vidět, ale pták se nakláněl k mláďatům a zjevně je krmil.



- (b) Potrava střední velikosti. Často se jednalo o housenky a larvy různých druhů hmyzu.



- (c) Potrava větší velikosti. Patřili sem motýli, můry, kobyly a další hmyz podobné velikosti.

