



**UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI**

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

**Evoluce inkubačních strategií u pěvců  
(Passeriformes)**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

**Barbora Březinová**

B1501 Biologie a ekologie

Vedoucí práce: Doc. Mgr. Vladimír Remeš, Ph.D.

Olomouc 2016

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně podle pokynů vedoucího práce Doc. Mgr. Vladimíra Remeše, Ph.D. a s použitím literárních zdrojů uvedených v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne 29. 4. 2016

Podpis:

## Poděkování

Děkuji svému školiteli Vladimíru Remešovi za cenné rady a nezbytné opravy a připomínky, které mi poskytoval během tvorby této práce. Děkuji také Beatě Matysiokové za konzultace v rámci tohoto projektu.

## ABSTRAKT

Březinová, B.: Evoluce inkubačních strategií u pěvců (Passeriformes)

Rodičovská péče je pro většinu ptáků nezbytná k úspěšné produkci potomků. Péče o snůšku je nákladná a omezující, postihuje jedince i z hlediska budoucích hnízdních pokusů. Na inkubaci bylo dlouho nahlíženo jako na méně náročnou fázi hnízdění, nicméně je to část nákladná energeticky i časově a pro samici je přínosem, když obdrží od samce pomoc. V rámci této práce i) shrnuji známé informace zejména o samčích inkubačních strategiích, jejich nákladech a přínosech a ii) prezentuji dostupná data o inkubačních strategiích severoamerických pěvců. Na základě informací o sociálním systému a přispívání samce během inkubace definuji pět inkubačních strategií. Nejméně zastoupenými strategiemi jsou mezi pěvci Severní Ameriky skupinová inkubace a pouze samičí péče. Třikrát častěji než inkubací vajec pomáhají samci během inkubační periody krmením samice. Nejvíce pomoci od samce dostávají samice nejmenších druhů tvořících monogamní páry, které se navíc živí rostlinnou stravou. Podle předběžné analýzy se zdá, že velikost snůšky, ani inkubační nebo mláděcí perioda nebudou mít vliv na typ inkubační strategie. Výsledky mohou být zkresleny z toho důvodu, že u celé čtvrtiny severoamerických pěvců není známa inkubační strategie. Ve své diplomové práci rozšířím soubor na pěvce celého světa a také provedu rigorózní statistickou analýzu.

Klíčová slova: inkubační strategie, pěvci, *Passeriformes*, evoluce, konflikt pohlaví

## ABSTRACT

Březinová, B.: Evolution of incubation strategies in songbirds (Passerines)

Parental care is essential for successful offspring production for most birds. Caring for clutch is costly and limiting; it has impact on caring individuals also in terms of future breeding attempts. Incubation was considered to be a less demanding phase of breeding period for a long time, but in fact, this phase is energy- and time-consuming, and breeding female benefits from the help from her mate. In this thesis, i) known information on male incubation strategies, its costs and benefits are summarized and ii) available data on incubation strategies of the North American passerines are presented. According to the information on social system and male help during incubation, five incubation strategies are defined. The least common strategies among the North American passerines are group incubation and female-only care. Three times more frequent than incubating eggs, males help during incubation period by feeding the female. The more help females of the species with lowest body masses receive from their males forms monogamous pairs and feed plant diet. According to the results of preliminary analysis, neither clutch size nor incubation or nestling period seems to influence the type of incubation strategy. The results may be skewed as the incubation strategy of about one fourth of the North American passerines is not known. In my future master's thesis, I will extend the dataset with passerines of the world and perform rigorous statistical analysis.

Keywords: incubation strategies, songbirds, passerines, evolution, sexual conflict

# OBSAH

1	ÚVOD	7
2	INKUBAČNÍ STRATEGIE PTÁKŮ- LITERÁRNÍ REŠERŠE	8
	2.1 Evoluce rodičovské péče u ptáků a konflikt pohlaví nad rodičovskou péčí	8
	2.1.1 Evoluce rodičovské péče u ptáků	8
	2.1.2 Konflikt pohlaví nad rodičovskou péčí	9
	2.2 Inkubace	10
	2.2.1 Vývoj embrya	10
	2.2.2 Inkubační perioda	11
	2.2.3 Hnízdní nažina	12
	2.2.4 Metabolismus rodičů a velikost snůšky	12
	2.3 Role samce	13
	2.3.1 Nepřímá péče	13
	Stavba hnízda	13
	Doprovázení ( <i>mate guarding</i> )	14
	Inkubační krmení	14
	2.3.2 Přímá péče	15
	Inkubace vajec	15
	2.4 Samčí inkubace	16
	2.4.1 Faktory ovlivňující samčí inkubaci	16
	2.4.2 Přínosy samčí inkubace	17
	2.4.3 Zápory samčí inkubace	19
3	METODIKA	20
4	VÝSLEDKY	22
5	DISKUZE A ZÁVĚR	31
6	LITERATURA	33

# 1 ÚVOD

Produkce potomků je kritická komponenta tvorby biologické zdatnosti (*fitness*) jedince. Péče o potomky je ale velmi nákladná, snižuje jedinci šanci na budoucí hnízdní pokusy. Náročnost takové aktivity a nejistota úspěchu, například z důvodu predace, může při neúspěchu snůšky v konečném důsledku vést ke snížení *fitness* jedince. Koncept konfliktu pohlaví nad rodičovskou péčí říká, že pro jedince může být právě z důvodu náročnosti péče výhodnější snížit energii vkládanou do potomstva. Pokud mluvíme o samcích, ti mohou pomáhat samici při péči o snůšku jen v některých fázích hnízdění nebo mohou vložit energii do mimopárové kopulace, či snůšku úplně opustí. Faktory, které rozhodují o vnitro- i mezidruhovém různorodosti přispívání samců při péči o potomky, nejsou dostatečně objasněny; a to ani v rámci přispění do aktuálního hnízdního pokusu nebo na evoluční škále v rámci taxonomicky širších skupin.

Cílem této práce je shrnutí dostupné literatury o rodičovské péči v literární rešerši. Speciálně se zaměřuji na faktory, které ovlivňují pomoc samce během inkubace u ptáků, na přínosy, ale také zápory, které s sebou tato pomoc nese. Dále v datovém souboru shrnuji charakteristiky inkubačního chování severoamerických pěvců (*Passeriformes*) a sleduji pomoc samců. Součástí práce je prezentace výsledků předběžné analýzy vzorového datového souboru.

## 2 INKUBAČNÍ STRATEGIE PTÁKŮ- LITERÁRNÍ REŠERŠE

### 2.1 Evoluce rodičovské péče u ptáků a konflikt pohlaví nad rodičovskou péčí

Evoluce rodičovské péče je pod vlivem vnějších a vnitřních faktorů. Péče o potomky má své zisky (zvýšení biologické zdatnosti- *fitness*) a náklady (časová a energetická náročnost). Rozmnožující se jedinci se zároveň snaží, aby pro ně péče o aktuální potomky byla co nejméně nákladná, a oni tak měli vyšší šanci přežít do dalšího hnízdního pokusu. Tento rozpor vede ke konfliktu pohlaví nad rodičovskou péčí.

#### 2.1.1 Evoluce rodičovské péče u ptáků

Rekonstrukcí původního stavu rodičovské péče u ptáků se zabývali Tullberg et al. (2002). Autoři určili stav rodičovské péče u předka ptáků analýzou 48 taxonů včetně savců a plazů. Rodičovská péče zahrnovala jak inkubaci, tak následnou péči o mláďata. Byla kódována jako vícestavový znak uspořádaný nebo neuspořádaný. Autoři našli největší podporu pro fylogenetické stromy se skupinou Palaeognathae jako bazální skupinou. Tyto stromy měly 2 možná uspořádání; pokud byla péče znakem neuspořádaným, společný předek ptáků a krokodýlů měl jen samičí péči, ale není jasné, zda předek dnes žijících ptáků měl péči samičí, biparentální nebo samčí. Když byla péče znakem uspořádaným, péče předka ptáků a krokodýlů byla jen samičí a předek žijících ptáků přešel na biparentální péči. Ve všech případech byla samičí péče výchozím stavem společného předka ptáků a krokodýlů.

Evoluci dělení rodičovské péče během inkubace, péče o mláďata na hnízdě a následně mimo hnízdo hodnotí Webb et al. (2010). Ve všech čeledích ptáků patřících různým řádům přispívají samci v průměru 40 procenty; nicméně v rámci jedné čeledě může tento podíl kolísat od 0 do 100 %. V pěti ze šesti studovaných čeledí pěvců platil vztah, že samci pomáhají samicím více tam, kde je péče o potomky delší. Na úrovni čeledí autoři nenalezli podporu pro tvrzení, že pravděpodobnost opuštění snůšky jedním z partnerů je vyšší u druhů s rychlým vývojem.

Náklady a zisky rodičovské péče mohou být modifikovány ekologickými a jinými faktory prostředí, ve kterém druh žije. Například mezi rody rákosník (*Acrocephalus*) a sedmihlásek (*Chloropeta* a *Hippolais*) z čeledi rákosníkovití (*Acrocephalidae*) převažuje monogamie v prostředí chudém na zdroje potravy, polygynie je běžná pro středně kvalitní prostředí a promiskuita je spojena s bohatým prostředím. Samci těchto rodů pomáhají nejvíce



při inkubaci a krmení mláďat v prostředí chudém na zdroje potravy. Přechod do kvalitnějšího prostředí byl doprovázen snížením pomoci samce. Data naznačují, že monogamie podmíněna chudým prostředím je znak sdílený se společným předkem rodů *Acrocephalus* a *Chloropeta* (Leisler et al. 2002).

### 2.1.2 Konflikt pohlaví nad rodičovskou péčí

Mezi ptáky existuje několik odpovědí na změněnou úroveň péče druhého partnera, případně odpovědi na jeho předchozí úsilí. Model „zalepené obálky“ (*sealed bid*) předpokládá nulovou odpověď partnera; přírodní výběr odstraní jedince, kteří pečují o potomstvo nedostatečně a produkují méně zdatné potomky. Model vyjednávání (*negotiation rule*) říká, že partner je ochoten a schopen kompenzovat nižší péči druhého rodiče; méně péče jednoho rodiče vyvolá částečné zvýšení péče toho druhého.

Harrison et al. (2009) sjednotili výsledky 54 studií, které pracovaly s projevy konfliktu pohlaví u ptáků. Zaměřili se na to, jaká část studií zaznamenala kompenzaci snížené pomoci partnera a zda byly identifikovány některé proměnné, které by odpověď partnera ovlivňovaly. Odpověď rodičů byla jiná na snížení pomoci a na úplné odstranění pomoci. Celková kompenzace při krmení mláďat, ať samčí nebo samičí, byla pouze částečná. Manipulace samčí atraktivity neměla žádný vliv na úroveň krmení mláďat samci i samicemi. Samice, které úplně přišly o pomoc samce, zvýšily úroveň krmení mláďat více než jakýkoliv z partnerů po snížení pomoci druhého rodiče. Pohlaví odstraněného rodiče, pozdní doba hnízdního období a typ manipulace při znevýhodnění rodiče měly vliv na odpověď partnera. Výsledky této metaanalýzy tedy podporují model vyjednávání.

V americké populaci vrabce domácího (*Passer domesticus*) nebyla odpovědí na snížené úsilí partnera kompenzace druhým rodičem. Samci překvapivě zvýšili péči během doby, kdy samice sice byly znevýhodněny, i když znevýhodnění nemělo na samičí péči žádný vliv (Schwagmeyer et al. 2002). V evropské populaci vrabce domácího musely samice krmit mláďata bez pomoci samce. Samice významně zvýšily své úsilí v krmení mláďat podle pravidla vyjednávání; krmení těmito samicemi dosáhlo úrovně krmení jako na hnízdech s oběma partnery (Lendvai et al. 2009). Oba partneři kulíka mořského (*Charadrius alexandrinus*) kompenzovali okamžitý pokles podílu druhého rodiče během inkubace (Kosztolányi et al. 2009).

Výsledkem silného konfliktu u moudivláčka lužního (*Remiz pendulinus*) je často opuštění snůšky oběma partnery. V maďarské populaci tohoto druhu byla během šesti

hnízdních sezón opuštěna v průměru třetina hnízd (Pogány et al. 2012). Jiný výsledek konfliktu pohlaví nabízí Hanley (2013); samice rodů *Toxostoma* a *Oreoscoptes* z čeledi drozdcovití (*Mimidae*) podle autora produkují nápadná vejce, aby donutily samce k přítomnosti na hnízdě.

## 2.2 Inkubace

Inkubace je důležitá část hnízdění, pro inkubujícího jedince omezující a nákladná, svými vlastnostmi a významností je vhodná ke studiu rodičovské péče i konfliktu pohlaví. Většina ptáků musí inkubovat vejce, aby zajistila vývoj embryí. Embrya bez zahřívání nedosáhnou rozmezí teplot, ve kterém jsou schopna se vyvíjet. Známe pouze 92 druhy z celkových téměř 10 000 druhů ptáků, které se vyhnuly péči o potomky, a to užitím hnízdního parazitismu a geotermální energie (Cockburn 2006).

### 2.2.1 Vývoj embrya

Na vývoj embrya má důležitý vliv jeho teplota, která je u většiny ptáků pod kontrolou inkubujících rodičů.

Průměrná teplota vajec pěvců byla druhá nejnižší mezi 16 studovanými řády, i když jen mírným rozdílem. Udržování teploty vajec v určitém rozmezí může být důležitější než její udržování kolem teplotního optima, protože extrémní teploty mohou mít řadu následků: od zpomalení vývoje embrya až po ty nejvážnější, kterými jsou vývojové vady nebo smrt embrya. Přehřátí má vážnější následky než podchlazení, například enzymy jsou jako proteiny více náchylné právě k vysokým teplotám (Webb 1987). Data naznačují, že zpomalení vývoje embrya může být prostředek zvýšení přežívání (Webb 1987), třeba dokonalejším vyvinutím imunitního systému (Ricklefs 1992). Úroveň metabolismu, specifická pro danou váhu embrya, se mezi populacemi dlouhodobě sledovaných pěvců nelišila pro stejně stará embrya; rozdílná rychlost vývoje embryí těchto pěvců tedy nebyla příčinou rozdílných délek inkubační periody. Úroveň metabolismu embryí negativně korelovala s délkou inkubační periody, ale jen v kombinaci s teplotou embrya, která je pod kontrolou rodičů (Martin et al. 2013).

### 2.2.2 Inkubační perioda

Inkubační perioda je doba nutná k vývoji embrya. Ovlivněna může být jak faktory ekologickými, tak genetickými vlastnostmi inkubujících rodičů.

Dlouhodobá studie populace lejska bělokrkého (*Ficedula albicollis*) ukázala, že délka inkubační periody není podmíněna genetickou výbavou samic, které inkubují většinu času, a že dědivost tohoto znaku je velmi nízká. Výsledky této práce naznačují, že ekologické faktory tvoří hlavní část proměnlivosti v délce inkubační periody, alespoň mezi samicemi tohoto druhu (Husby et al. 2012). Martin et al. (2015) srovnali vztah úmrtnosti a rodičovských investic do inkubace mezi 63 druhy pěvců žijících na 4 kontinentech. Věkově specifická úmrtnost druhů byla v pozitivním vztahu s průměrnou teplotou embryí, která je měřítkem investic rodičů. Jinak řečeno druhy, které dříve umírají, inkubují intenzivněji.

Rozdílné riziko predace hnízda nezpůsobilo mezidruhové rozdíly v délce inkubační periody při srovnání regionů severního a jižního mírného pásu a tropů (Martin & Schwabl 2008). Mezi 80 druhy pěvců tří kontinentů měly druhy s vyšším rizikem predace hnízda kratší inkubační periody. Menší druhy měly delší inkubační periody, zčásti proto, že inkubaci strávily méně času. Druhy tropů a jižní polokoule inkubovaly také menší procento času. Nižší procento inkubace způsobilo nižší průměrné teploty vajec a delší inkubaci (Martin et al. 2007). Zástupci pěti tropických druhů měli vyšší celkový čas inkubace než pěvci stejné velikosti obývající severní mírný pás (Ricklefs & Brawn 2013). Ve srovnání druhů patřících do 23 čeledí pěvců měly druhy obývající regiony severního mírného pásu vyšší přítomnost na hnízdě oproti druhům tropickým a těm z jižního mírného pásu. Tento vztah platil jak v rámci jedné čeledě, tak mezi čeleděmi. Přítomnost na hnízdě v tropech a v jižním mírném pásu byla srovnatelná, a to jak v jedné čeledi, tak i mezi čeleděmi (Chalfoun & Martin 2007). Druhy tropů a jižního mírného pásu měly delší inkubační periody než příbuzné taxony ze severní polokoule (Martin & Schwabl 2008).

Autoři vyměnili vejce mezi snůškami pěvců s rozdílnou dobou inkubace. Změna délky inkubační periody těchto vajec byla z nadpoloviční části dána rozdílem průměrných teplot embryí daných druhů (Martin et al. 2015). Vejce podobné velikosti byla vyměněna mezi druhy, které je zahřívají na rozdílnou teplotu v důsledku rozdílné přítomnosti na hnízdě. Inkubační perioda těchto vajec se změnila podle rozdílné průměrné teploty vajec hostitelských druhů, ale hostitelským snůškám se perioda nepřizpůsobila úplně, což indikuje přítomnost vrozené komponenty délky inkubační periody (Martin et al. 2007).

### 2.2.3 Hnízdní nažina

Hnízdní nažina zprostředkovává přenos tepla mezi tělem a vejci. U některých druhů se ale ukázalo, že k účinné inkubaci potřeba není.

Deeming (2008) sebral v dostupné literatuře data týkající se samičí hnízdny uniparentálně inkubujících druhů s různým typem vývoje mláďat. Hodnoceny byly druhy s krmivými, polokrmivými i nekrmivými mláďaty. Autor našel negativní, ale statisticky nevýznamnou korelaci mezi velikostí těla samic a teplotou hnízdny. Negativní vztah našel také mezi teplotou hnízdny a inkubační periodou. Při srovnání řádů platil mezi těmito třemi proměnnými stejný vztah. Samci pěníce proužkohrdlé (*Parisoma subcaeruleum*) zahřívají vejce účinněji než samice i bez hnízdny, což mohlo být doprovázeno vyšší energetickou náročností pro inkubující samce (Auer et al. 2007).

### 2.2.4 Metabolismus rodičů a velikost snůšky

Inkubace snůšky je energeticky náročná, ale ne u všech druhů způsobuje zvýšení úrovně metabolismu. Zvýšený počet vajec ve snůšce má nejednoznačné dopady jak na délku inkubační periody, tak na počet vylíhnutých mláďat.

Thomson et al. (1998) shrnují práce zabývající se vlastnostmi metabolismu inkubujících ptáků a dopadu velikosti snůšky na intenzitu metabolismu. V 38 studiích ptáků z devíti řádů nebyla nalezena vyšší náročnost inkubace ve smyslu vyšší úrovně metabolismu pro druhy uniparentálně inkubující oproti druhům, u kterých inkubují oba rodiče. Čtyři z dostupných sedmi studií pěvců dokazovaly zvýšenou úroveň metabolismu během inkubace (IMR), v průměru o více než čtvrtinu oproti klidovému metabolismu neinkubujících jedinců (RMR). Zbylé tři studie ukázaly poměr IMR/RMR menší než jedna. Dvě práce zmiňovaly vztah IMR a bazálního metabolismu (BMR) a ukázaly, že IMR sýkory koňadry (*Parus major*) je 2,29 a 1,5 násobek BMR. Pět studií ze šesti, které studovaly vliv zvětšené snůšky na délku inkubační periody, zaznamenaly delší inkubační periodu s větší snůškou. Ze šesti studií, které obsahovaly dopad jak na procento vylíhnutých mláďat, tak na inkubační periodu, tři zaznamenaly pouze delší inkubační periodu, dvě zaznamenaly jak nižší procento vylíhnutých mláďat, tak delší inkubační periodu a pouze jedna zaznamenala pokles počtu vylíhnutých mláďat a nezměněnou inkubační periodu. Osm studií z devíti zaznamenalo pozitivní korelaci mezi zvětšenou snůškou a úrovní metabolismu (Thomson et al. 1998). Ve srovnání šesti desítek druhů pěvců na čtyřech kontinentech přirozená velikost snůšky nekorelovala s procentem času, které průměrně druhy inkubovaly (Martin et al. 2015).

## 2.3 Role samce

V době inkubace nemusí samec sdílet péči o snůšku. Místo toho si může hledat potravu, bránit teritorium před okolními samci nebo hledat mimopárové kopulace mimo své teritorium (Barber et al. 1998). Samci mají k dispozici omezené množství energie, které rozdělují mezi investici do aktuálního hnízdního pokusu, do potencionálních potomků a dále pak do péče o sebe sama (Magrath & Komdeur 2003).

Způsoby, kterými samec pomáhá samici při péči o potomky, můžeme rozdělit do dvou skupin. V případě první skupiny je to nepřímá péče, která zahrnuje stavbu hnízda a výběr místa pro hnízdo, doprovázení (*mate guarding*) samice mimo její fertlní periodu a inkubační krmení samice. Druhá skupina zahrnuje způsoby přímé péče o potomstvo, a to inkubaci vajec a krmení a zahřívání mláďat.

### 2.3.1 Nepřímá péče

Nepřímou péčí o potomky samci zmírňují dopady nákladné péče na samice. Samci berou na sebe část nákladů, které hnízdění vyžaduje; dopady takovéto péče na samce však nejsou tak velké jako přímá péče o potomky.

#### Stavba hnízda

Při stavbě hnízda je nejen důležité, jak bude hnízdo tepelně izolovat proti podchlazení nebo přehřátí, ale také na jakém místě je postaveno.

Samci několika severoamerických druhů čeledi lesňáčkovití (*Parulidae*) se podílejí na výběru místa pro hnízdo. Oba partneři těchto druhů vykazují při výběru stejné typy chování, mají tedy rovnocenné role, i když samci blízko příbuzných druhů se na výběru místa podílejí jinými aktivitami než samice (Graber et al. 2006). Samci špačka černého (*Sturnus unicolor*) staví hnízdo sami a výběrem materiálu atraktivního pro samice jim ukazují své kvality. Po utvoření páru ale samice tento materiál odstraňují, zřejmě se záměrem zneatraktivnit hnízdo pro ostatní samice (Veiga & Polo 2012). Samci zebříčky pestré (*Taeniopygia guttata*) ze skupiny chované v zajetí dostali při stavbě hnízda na výběr mezi materiálem, který barevně souhlasil s pozadím (t.j. se stěnami klece), a kontrastním materiálem. Samci volili materiál s barvou, která souhlasila s pozadím, čímž by ve volné přírodě přispěli k lepšímu maskování hnízda před hnízdními predátory (Bailey et al. 2015).

## Doprovázení (*mate guarding*)

Během inkubace je pro inkubující samici důležité doplňovat vydávanou energii. Pro samice je přínosem, pokud je doprovázena samcem na místo hledání potravy. Doprovázení naopak omezuje samce při lovení, je to pro ně výdej (*cost*). Samci ale mohou preferovat doprovázení samice před inkubačním krmením, aby snížili úroveň pohybu u hnízda, a to u druhů s vysokým rizikem predace hnízda (Fedy & Martin 2009). Doprovázení samice po její fertilní periodě bylo pozorováno v populaci lesňáčka rudočelého (*Cardellina rubrifrons*). Samice tohoto druhu zřejmě nejsou schopny uchovávat spermie pro další hnízdění, ale i tak byla v letech s nízkým hnízdním úspěchem vzdálenost mezi partnery menší než v úspěšnějších letech. Samci se tak přítomností u samice nesnažili bránit mimopárovým kopulacím (Barber et al. 1998). Samice severoamerického druhu lesňáček rudočelý a poddruhu strnadce zimního (*Junco hyemalis caniceps*) hledaly po experimentálním odstranění samců potravu déle, a strávily tak méně času inkubací (Fedy & Martin 2009).

## Inkubační krmení

Samec nemusí samici pouze doprovázet, může jí přímo dodávat potravu. Matysioková (2010) definuje inkubační krmení jako „takové chování, kdy samec krmí samici během inkubace“.

Srovnání 78 druhů pěvců v oblastech Severní Ameriky, Austrálie a Nového Zélandu ukázalo rozdílné ovlivnění inkubačního krmení u ptáků severní a jižní polokoule. Samice severoamerických druhů stráví na hnízdě více času než samice z jižní polokoule pro stejnou intenzitu krmení. Navíc čím vyšší je riziko predace hnízda, tím vyšší je pak intenzita krmení na jižní polokouli; nicméně u druhů ze severní polokoule platí vztah opačný. S rostoucím rizikem hnízdní predace intenzita krmení u severoamerických druhů klesala (Matysioková et al. 2011). Pro 170 druhů pěvců palearktické oblasti intenzita inkubačního krmení korelovala negativně s rizikem predace hnízda. Intenzita krmení korelovala pozitivně s výškou hnízda a statisticky nevýznamně pozitivně také s hnízděním v dutině, což odpovídá hypotéze, že riziko predace snižuje výskyt inkubačního krmení (Galván & Sanz 2011). Samci druhu lejsek černohlavý (*Ficedula hypoleuca*) krmili samice více, když samice více žadonily poté, co byla experimentálně snížena jejich kondice (Cantarero et al. 2014). Mezi 170 druhy pěvců se inkubační krmení častěji vyvinulo u těch druhů, kde samice sama staví hnízdo a inkubuje vejce, a také u těch druhů, které se živí převážně rostlinnou stravou (Galván & Sanz 2011).

Autoři analýzy severoamerických pěvců s uniparentální inkubací nenalezli vliv inkubačního krmení na mezidruhové rozdíly v délce inkubačních směn (Conway & Martin 2000). Druhy s inkubačním krmením měly statisticky významně větší snůšky a vylíhlo se jim více vajec, i když neměly kratší inkubační periodu (Galván & Sanz 2011). Pro téměř 160 studovaných druhů přítomnost samice na hnízdě pozitivně korelovala s počtem krmení za hodinu (Matysioková & Remeš 2014). To ukazuje, že v době náročné inkubace může být inkubační krmení přínosem jak pro samici, tak i následně pro oba partnery v podobě většího hnízdního úspěchu.

Matysioková (2010) shrnuje hypotézy vysvětlující funkci a vznik inkubačního krmení. Nutriční hypotéza říká, že pro samice je inkubační krmení významný zdroj energie pro energeticky nákladné tvorbě vajec a během inkubace. Podle hypotézy hodnocení kvalit samce a hypotézy upevňování páru dávají samci najevo své kvality partnera a zároveň upevňují vztah se samicí i pro případné další hnízdní pokusy. Hypotéza předčasného přinášení potravy počítá s tím, že samec přináší potravu na hnízdo pouze v pozdní fázi inkubační periody, protože neví, kdy se mláďata vylíhnou. Pokud jsou v hnízdě stále vejce, přinesenou potravu přenechá samicí. Hypotéza vysvětlující proximálně vznik inkubačního krmení, tzv. hypotéza vyžadujícího chování, tvrdí, že samice dávají najevo samcům svou nadřazenost pomocí vyžadujícího chování (Smith 1980).

Celkově se na základě dostupné evidence zdá, že inkubační krmení je významný zdroj energie pro samice, jak predikuje nutriční hypotéza. Částečný podíl na inkubačním krmení může mít i předčasné přinášení potravy. Hypotézy hodnocení kvalit samce a upevňování páru jsou obtížně testovatelné, jejich platnost je třeba empiricky ověřit. Samci lejska černohlavého krmili samice více, když ony více žadonily (Cantarero et al. 2014), ale není jasné, zda z toho důvodu, že by byly nad samci nadřazené.

### *2.3.2 Přímá péče*

Pouze samčí péče o snůšku včetně inkubace a krmení mláďat je mezi ptáky velmi málo zastoupena, mnohem častěji pečují oba partneři společně. Podíl samce na rodičovské péči je určen faktory sociálními a ekologickými.

#### *Inkubace vajec*

Podrobně se samčí inkubací zabývám v kapitole 2.4 Samčí inkubace.

## 2.4 Samčí inkubace

V následující kapitole uvádím příčiny a následky samčí inkubace. Samčí inkubaci ovlivňují faktory vnější i vnitřní. Následky samčí inkubace jsou ve většině případů pozitivní. Stejně jako nepřímá péče nese samčí inkubace přínosy pro samice i celou snůšku.

### 2.4.1 Faktory ovlivňující samčí inkubaci

Vlivy vnějšími i vnitřními na intenzitu samčí inkubace se zabývá celá řada experimentálních i korelativních studií. Mnoho faktorů má vliv na přispívání samce do inkubace snůšky.

Matysioková a Remeš (2013) ukázali, že u 22 sociálně monogamních druhů pěvců s biparentální inkubací je intenzita samčí inkubace nepřímo úměrná mimopárovému otcovství vajec ve snůšce. V experimentální studii samci vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) nepřizpůsobili svůj podíl na inkubaci procentu sdíleného potomstva ve snůšce (Smith & Montgomerie 1992). Tento vztah najdeme i u nepěvců. U druhu kukačka neotropická (*Crotophaga major*), kde dva až tři páry sdílí společnou snůšku, samci inkubující přes noc taktéž nesdíleli více potomstva ani ve vlastní snůšce, ani ve snůškách jiných skupin oproti samcům, kteří v noci neinkubovali (Riehl 2012). Samci tinamy větší (*Tinamus major*) sami pečují o celou snůšku bez ohledu na to, jaká část potomstva je jejich vlastní (Brennan 2012).

Atraktivita samců (měřena výrazností skvrny pod bradou) nekorelovala s podílem samců na inkubaci u populace biparentálně inkubujícího druhu vrabec domácí (Bartlett et al. 2005). Nebylo tomu tak ani u populace vlaštovky obecné, kdy experimentálně zvýšená či snížená atraktivita samců (délka ocasních per) neovlivnila míru samčí inkubace (Smith & Montgomerie 1992).

Experimentálně zvýšené šance získat sekundární samici a mimopárové kopulace ovlivnily negativně intenzitu samčí inkubace u špačka obecného (*Sturnus vulgaris*, Smith 1995). Tento vztah byl patrný v době, kdy měl samec nejvyšší šance zvýšit svou fitness, tedy před kladením vajec. Experimentální samci sice méně inkubovali, ale nevyskytl se samec, který by neinkuboval vůbec. Oproti tomu Reid et al. (2002) zjistili v populaci stejného druhu, že polygamně hnízdící samci neinkubovali vůbec. Monogamní samci, kteří postavili hnízdo s horší izolační schopností, inkubovali více. Samci inkubovali na těch hnízdech, na kterých začala inkubace později oproti ostatním hnízdům v kolonii. Čím vyšší šance získat mimopárové kopulace měli samci vlaštovky obecné (vyjádřeno počtem fertilních samic



v kolonii), tím menší byl jejich podíl na inkubaci (Magrath & Elgar 1997). Podíl pohlaví (*operational sex ratio*) v jiné populaci vlaštovky obecné naopak nekoreloval s mírou samčí inkubace (Smith & Montgomerie 1992).

Teplota okolí bývá významným prediktorem intenzity samčí inkubace, při nízkých teplotách inkubovali intenzivněji samci rákosníka tamaryškového (*Acrocephalus melanopogon*, Kleindorfer et al. 1995, Kleindorfer & Hoi 1997), vlaštovky obecné (Voss et al. 2008) i obě pohlaví moudivláčka lužního (Pogány et al. 2012). Samci rákosníka obecného (*Acrocephalus scirpaceus*) inkubovali intenzivněji během deštivého počasí, inkubaci ale neovlivnila okolní teplota (Kleindorfer et al. 1995). Nízké okolní teploty dále podmiňují rychlou výměnu partnerů na hnízdě. Například u rákosníka tamaryškového bylo přerušeno inkubace delší při vyšší okolní teplotě (Kleindorfer & Hoi 1997).

V populaci rákosníka tamaryškového stoupalo během inkubace riziko predace hnízda. Samci zintenzivněli inkubaci, což mělo vliv na snížení predace hnízd. Nezdá se, že by samci tímto zvýšením intenzity kompenzovali špatnou kondici samic, protože lehčí samice neinkubovaly méně, a to ani během nepříznivého počasí (Kleindorfer & Hoi 1997). Samci zelenáčka brýlatého neměnili intenzitu inkubace ani s částí dne, ani s postupující dobou inkubace od kladení k líhnutí vajec (Morton et al. 1998).

V komparativní studii 124 biparentálně inkubujících druhů ukázali Matysioková a Remeš (2014), že s rostoucí zeměpisnou šířkou se intenzita samčí inkubace během dne nemění, ale intenzita samičí inkubace se zeměpisnou šířkou roste. Mezi 36 ptačími čeleděmi Severní Ameriky našel Hanley (2013) pozitivní korelaci mezi stupněm vaskularizace hnízdní nažiny a relativním podílem samce na inkubaci. Přičemž stupeň vývoje samčí hnízdní nažiny severoamerických rodů *Toxostoma* a *Oreoscoptes* byl přímo úměrný nápadnosti vajec, takže pro tyto rody platilo čím nápadnější vejce, tím více samec inkubuje. Autor navrhuje, že tento vztah může být výsledkem konfliktu pohlaví nad rodičovskou péčí.

#### 2.4.2 Přínosy samčí inkubace

Inkubující samec snižuje nároky, které jsou kladeny na samici, pokud musí inkubovat sama. Samice může strávit mimo hnízdo více času, aniž by snůška byla ohrožena predací.

Mezi 320 studovanými druhy byla celková přítomnost na hnízdě nejvyšší u těch druhů, které mají biparentální inkubaci, pokud uvažujeme tři typy inkubačních strategií: inkubuje jen samice, inkubuje samice a samec ji krmí a biparentální inkubace (Matysioková & Remeš 2014). Obě pohlaví jsou schopna spolupracovat a koordinovat své aktivity (Kleindorfer et al.

1995, Chiver et al. 2007, Evans & Stutchbury 2012), a tím maximalizovat efektivitu péče o potomstvo. To znamená, že více spolupracující páry mají kratší inkubační periodu nebo více vylíhnutých mláďat. S vyšším procentem času, které samec inkubuje, se může inkubační perioda zkrátit, ale i prodloužit (Kleindorfer et al. 1995). Celková doba inkubace nekorelovala s podílem samce na inkubaci u zelenáčka brýlatého (Morton et al. 1998).

U biparentálně inkubujících druhů má díky samčí inkubaci samice více času na krmení a další sebepečující aktivity (Reid et al. 2002, Voss et al. 2008, Matysioková & Remeš 2014). To se může projevit tím, že samice prodlouží dobu strávenou na hnízdě (Kleindorfer et al. 1995) nebo tím, že samice tráví na hnízdě o to méně času, čím více času tam je samec, ať už v rámci jednoho druhu (Reid et al. 2002, Voss et al. 2008), nebo v mezidruhovém srovnání (Morton et al. 1998, Matysioková & Remeš 2014). Samice špačka obecného kompenzovaly pokles pomoci od samce (Smith 1995) a autor předpokládá, že zvýšené nároky mohou mít za následek sníženou kondici samic, a tím pádem i sníženou reprodukční úspěšnost samce.

Negativní vztah času, po který partneři inkubují, se projevil i u nepěvců; během několika hodin, kdy jeden z partnerů kulíka mořského zvýšil intenzitu inkubace po experimentálním ochlazení snůšky, druhý partner v odpovědi na toto inkuboval méně (Kosztolányi et al. 2009). Opačný vztah našli Bulla et al. (2014) u jespáka srostloprstého (*Calidris pusilla*), jehož délky inkubačních směn byly mezi samci a samicemi jednoho páru pozitivně korelovány. Samice tohoto druhu inkubovaly spíše v částech večer-noc-ráno a samci inkubovali během teplejších částí dne, kdy je jednodušší získat potravu. Je možné, že tímto rozložením inkubace může samec uvolňovat samici právě v té části dne, kdy má největší šanci získat potravu, i když to znamená, že musí inkubovat během chladnějších částí dne.

Samci pěvců jsou během dne schopni inkubovat 50 % času či dokonce více (Morton et al. 1998), zahřívát vejce rychleji než samice (Reid et al. 2002), nebo pomaleji (Kleindorfer et al. 1995, Parker et al. 2014). Také jsou schopni je zahřát na průměrně vyšší teploty bez ohledu na počáteční teplotu vajec i bez hnízdní nažiny (Auer et al. 2007), nebo na téměř stejnou teplotu (Reid et al. 2002). Ve třech koloniích vlaštovky obecné měla samčí inkubace významný vliv na zpomalení chládnutí vajec (Voss 2008). Ve čtyřech koloniích vlaštovky obecné inkubovali samci v kratších intervalech, kterých bylo zároveň méně než samicích (Smith & Montgomerie 1992). I když samci dvou druhů rákosníka zahřívávali oproti samicím vejce pomaleji, konečná teplota vajec byla stejná (Kleindorfer et al. 1995).

U rákosníka tamaryškového a špačka obecného byla s vyšší intenzitou samčí inkubace teplota vajec déle v rozmezí, ve kterém se embryo vyvíjí (Webb 1987), vejce měla vyšší minimální teplotu, inkubační perioda se tak zkrátila (Kleindorfer et al. 1995, Reid 2002). Vejce byla kratší dobu vystavena predaci, samčí inkubace měla významný vliv na snížení predace vajec, a tak se zvýšilo jejich přežívání (Kleindorfer et al. 1995). Vyšší hnízdní úspěch měly snůšky inkubované biparentálně (Morton et al. 1998, Reid et al. 2002). U zelenáčka brýlatého nekoreloval se samčí inkubací ani počet vylíhnutých mláďat, ani jejich následné přežívání (Morton et al. 1998). Přežívání mláďat a rodičovská péče byly pro stejnou velikost snůšky srovnatelné u hnízd pečovaných samci a samicemi u uniparentálně inkubujícího moudivláčka lužního, nicméně samci pečovali o menší snůšky (Pogány et al. 2012). Počet vylíhnutých mláďat nekoreloval se samčí inkubací u rákosníka obecného (Kleindorfer et al. 1995).

#### *2.4.3 Zápory samčí inkubace*

Pro samce, stejně jako pro samice, je péče o potomstvo nejen během inkubace časově a energeticky nákladná. Mezidruhové srovnání téměř 200 druhů patřících do 41 čeledí pěvců i nepěvců ukázalo, že intenzita péče o potomstvo po jejich vylíhnutí se projeví na mortalitě dospělců, ale významně jen u samců (Liker & Székely 2005). Počet vylíhnutých mláďat v populaci vrabce domácího koreloval negativně se samčí přítomností na hnízdě, nicméně po započítání samičí inkubace byl tento vztah odstraněn (Bartlett et al. 2005). Inkubační perioda snůšek vlaštovky australské pozitivně korelovala se samčí inkubací, důsledkem tohoto ale nebyl nižší počet vylíhnutých mláďat (Magrath & Elgar 1997). Samci zelenáčka brýlatého upřednostnili inkubaci před obranou teritoria, což mělo za následek výrazně opožděnou reakci na simulované napadení teritoria (Chiver et al. 2007).

Vliv mnoha proměnných, se kterými chování během hnízdění koreluje, je prozkoumán nedostatečně a různé práce uvádí různé vlivy daných faktorů. Například vliv predace na inkubační chování je nejednoznačný. Hypotézy vysvětlující vznik a funkci inkubačního krmení nejsou dostatečně otestovány. Významnými faktory, které ovlivňují přispění samce během inkubace, jsou faktory sociální (možný zisk mimopárových kopulací) i ekologické (teplota okolí nebo deštivé počasí). Přínosy samčí inkubace pro snůšky a samice se mezidruhově liší. Na svém datovém souboru studují vlivy vnější (riziko predace snůšky), vnitřní (např. velikost těla, délka inkubační a mláďecí periody) a sociální (párovací systém) na inkubační strategie severoamerických pěvců.

### 3 METODIKA

Sebrala jsem data týkající se hnízdění, potravy a sociálního systému všech pěvců hnízdících v Severní Americe podle monografie Birds of North America (BNA; Rodewald 2015). Čerpala jsem z těchto zdrojů: BNA, CRC Handbook of Avian Body Masses (CRC; Dunning 2008), Handbook of the Birds of the World (HBW; del Hoyo et al. 2015), Cockburn (2006) a The BirdLife checklist of the birds of the world (BLC; BirdLife International 2015). Data o inkubaci, inkubačním krmení, velikosti snůšky, délce inkubační a mláděcí periody a párovacím systému jsem získala z BNA. Hmotnost druhů jsem vyhledala v monografiích CRC, případně BNA. Typ potravy jsem vyhledala v monografii HBW. Typ a výšku hnízda jsem vyhledala v BNA a HBW. Sociální systém jsem získala z práce Cockburn (2006).

Zaznamenala jsem rodová a druhová jména všech druhů pro možnost vzájemného porovnávání tak, jak je uvádí BNA, HBW, Cockburn (2006) a BLC. Platnost druhů jsem v případě pochyb nebo nejasných informací zkontrolovala v BLC. Ze souboru dat jsem vyloučila druhy vymřelé podle BLC. Druh konipas černohřbetý (*Motacilla lugens*) je zahrnut do BNA, ale podle BLC již není uznávaným druhem, proto jsem jej do souboru vůbec nezahrnula.

Jako biparentálně inkubující jsem označila druh pouze v případě, kde bylo uvedeno, že inkubují ‚oba rodiče‘ nebo ‚samice nebo oba‘. Druhy s inkubačním krmením (IK) jsou i ty, kde bylo krmení zaznamenáno třeba jen jednou. Při určování párovacího systému jsem druhy s nejistým nebo nízkým výskytem polygamie (do 15 %) zařadila mezi monogamní. Pokud bylo uvedeno, že alespoň v jedné populaci daného druhu byl výskyt polygamie nad 15 %, zařadila jsem jej mezi polygamní. Jako masožravé jsem označila i druhy hmyzožravé. Druhy, které jsou frugivorní, granivorní a býložravé, jsou v kategorii býložraví. Typ hnízda jsem kategorizovala jako otevřené nebo uzavřené. Výšku otevřeného hnízda jsem převedla na kategorické proměnné: 0- 0,5 m nad zemí jsem zařadila do kategorie bylinné patro, 0,5- 3 m do kategorie keřové patro a >3 m do kategorie stromové patro. Z práce Cockburn (2006) jsem vybrala sociální systém odvozený podle fylogenetických vztahů mezi druhy, aby byl určen pro každý druh.

Inkubační strategii jsem určila jako kombinaci sociálního systému a role samce při inkubaci. Nejdříve jsem podle sociálního systému určila, zda je samec při výchově přítomen, nebo ne. Tam, kde je samec přítomen, jsem rozlišila, zda inkubuje, nebo ne. Tam, kde samec

neinkubuje, jsem rozlišila, zda samici krmí, nebo nekrmí. Kategorie inkubačních strategií tak jsou: inkubují oba rodiče (B), inkubuje skupina (více než dva jedinci, G) pouze samice se stará o potomky bez pomoci samce (S), inkubuje samice a samec ji krmí na hnízdě nebo mimo hnízdo (S+IK), inkubuje samice, samec je přítomen, ale samici nekrmí (S–IK). Skupinu, kde inkubuje jen samice, ale není jasná role samce, jsem označila jako S±IK; tuto kategorii používám pouze pro ilustraci. Druhy využívající hnízdní parazitismus značím ‚P‘ a druhy, u kterých není známo ani inkubující pohlaví, značím ‚N‘.

Popisnou statistiku jsem provedla v programech R (R Core Team 2015) a NCSS 9 (NCSS 9 Statistical Software 2013). Tam, kde jsou data zlogaritmována, je to vždy dekadický logaritmus.

Pro všechny obrázky v této práci platí: B = biparentální inkubace; G = inkubuje skupina; P = hnízdní parazit; S = inkubuje pouze samice; S–IK = inkubuje samice samcem nekrmená; S+IK = inkubuje samice krmená samcem; S±IK = inkubuje samice, samec je přítomen, ale není známo, zda samici krmí; tato kategorie je pouze pro ilustraci, není to inkubační strategie; N = nemáme informace ani o tom, zda je samice krmena samcem, ani o inkubujícím pohlaví.

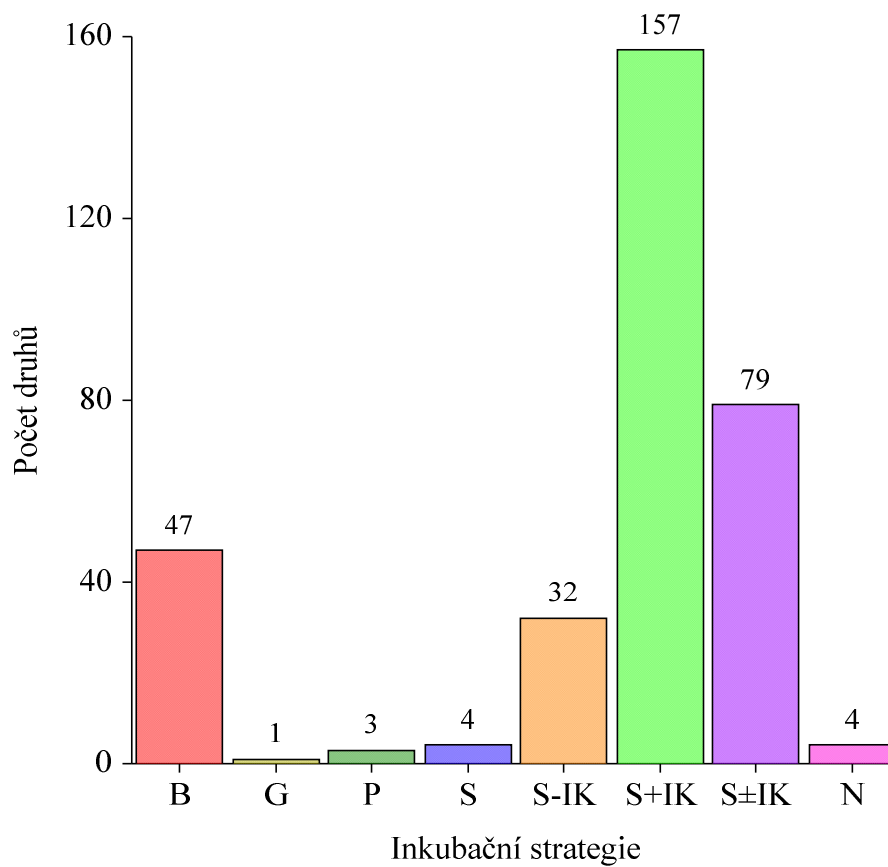
## 4 VÝSLEDKY

Birds of North America uvádí, že v Severní Americe hnízdí 345 druhů pěvců. Podle BLC je 18 z těchto druhů vymřelých; analyzovala jsem tedy data o 327 druzích. U 160 druhů není znám alespoň jeden údaj z těch, které jsem sbírala.

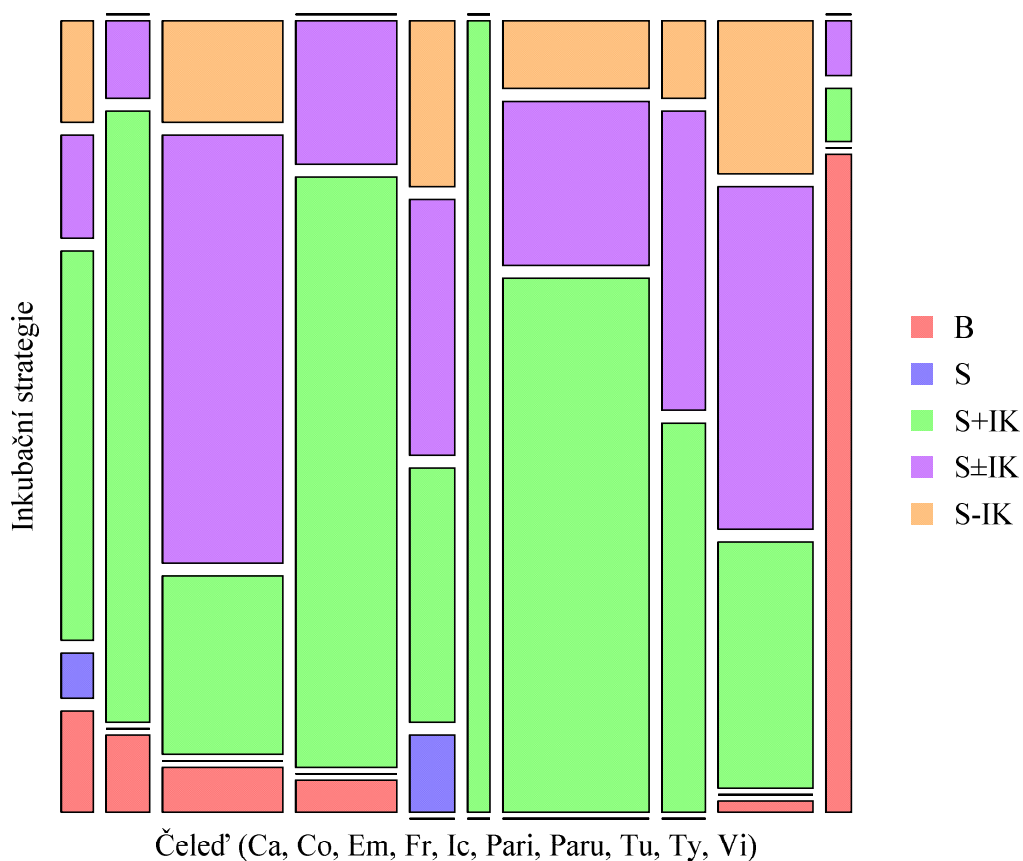
Inkubační strategie je známa u 241 druhu pěvců Severní Ameriky (Obrázek č. 1). V kategorii B je devět druhů, které zároveň s biparentální inkubací vykazují IK; pro tyto druhy jsem nevyčleňovala samostatnou kategorii, jsou součástí kategorie B. Pouze u mlynaříka amerického (*Psaltriparus minimus*) inkubuje skupina. Hnízdní parazité patří do rodu vlhovec (*Molothrus*) z čeledi vlhovcovití (*Icteridae*). Téměř u čtvrtiny (24 %) druhů bohužel nevíme, zda je inkubující samice krmena samcem. Druh linduška préríjní (*Anthus spragueii*) uvádí Cockburn (2006) jako ‚female only‘, ale podle BNA u něj je inkubační krmení, řadím jej tedy mezi S+IK. U šesti z celkových 10 čeledí, které mají v Severní Americe alespoň 10 druhů, převládá strategie S+IK, pro čeleď sýkorovití (*Paridae*) je to jediná strategie (Obrázek č. 2, Tabulka č. 1). Za další výjimku bych mohla označit čeleď zelenáčkovití (*Vireonidae*), u které převládá biparentální inkubace, a to u 10 druhů z 12.

Hnízdní hmotnosti samic a samců jsou velmi podobné pro stejné kategorie inkubačních strategií (Obrázek č. 3). Mediány velikosti snůšky pro všechny inkubační strategie jsou velmi podobné, stejně tak i mediány průměrného trvání inkubační periody (Obrázek č. 4a, b). Nejmenší medián mají průměry mláděcích period druhů s S–IK (Obrázek č. 4c).

Za monogamní je v současnosti označováno 88 % druhů severoamerických pěvců (Obrázek č. 5a, Tabulka č. 2a). Žádný monogamní druh nemá jen samičí péči. U polygamních druhů je častější výskyt strategií S a S–IK. Dvacet jeden druh je polygynní, dva polyandrické a čtyři druhy jsou polygynandrické. Mezi druhy s různým typem stravy nejsou výrazné rozdíly v zastoupení jednotlivých inkubačních strategií (Obrázek č. 5b, Tabulka č. 2b). Mezi druhy s otevřeným a uzavřeným hnízdem také výrazné rozdíly nenajdeme (Obrázek č. 5c, Tabulka č. 2c). Pokud ale kategorii ‚otevřené hnízdo‘ zobrazíme jako jednotlivé podkategorie, mezi druhy hnízdícími v keřovém patře je mnohem větší zastoupení druhů s biparentální péčí o potomky (Obrázek č. 5d, Tabulka č. 2c). Mezi druhy hnízdícími v bylinném patře je pak výrazně menší podíl druhů s biparentální péčí.



Obrázek č. 1: Absolutní četnosti inkubačních strategií severoamerických pěvců (n = 327 druhů).



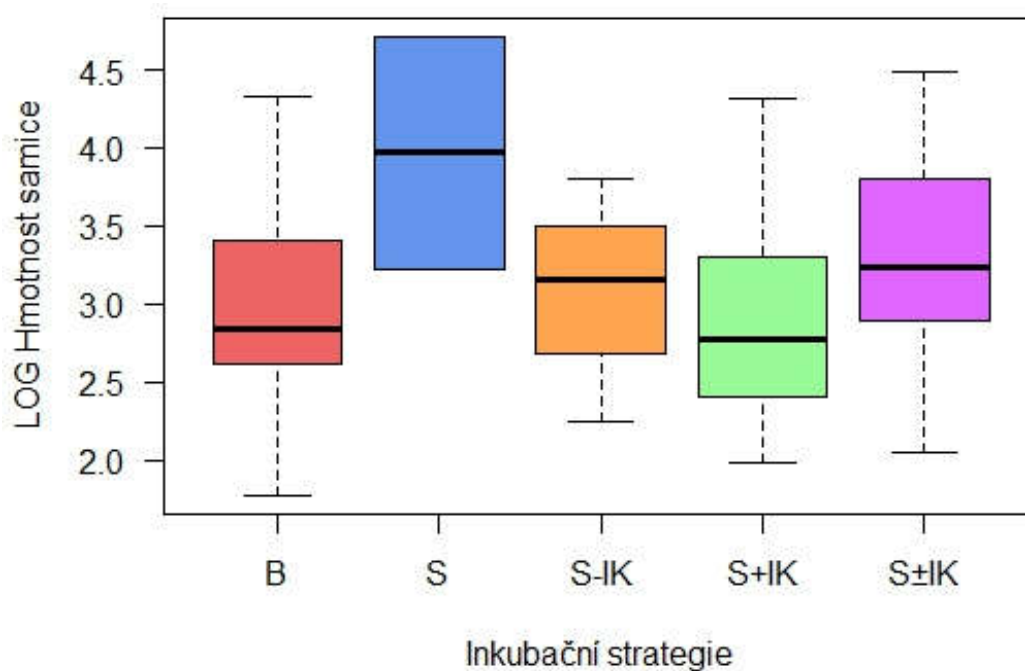
Obrázek č. 2: Relativní četnosti inkubačních strategií čeledí severoamerických pěvců, které jsou na tomto kontinentu zastoupeny alespoň 10 druhů (n = 10 čeledí, 253 druhů). Šířka sloupce odpovídá počtu druhů v čeledi. Ca = kardinálovití, *Cardinalidae*; Co = krkavcovití, *Corvidae*; Em = strnadovití, *Emberizidae*; Fr = pěnkavovití, *Fringillidae*; Ic = vlhovcovití, *Icteridae*; Pari = sýkorovití, *Paridae*; Paru = lesňáčkovití, *Parulidae*; Tu = drozdovití, *Turdidae*; Ty = tyranovití, *Tyrannidae*; Vi = zelenáčkovití, *Vireonidae*.

Tabulka č. 1: Četnosti inkubačních strategií u čeledí severoamerických pěvců, které jsou na tomto kontinentu zastoupeny alespoň 10 druhů (n = 10 čeledí, 253 druhů). V závorce počet druhů.

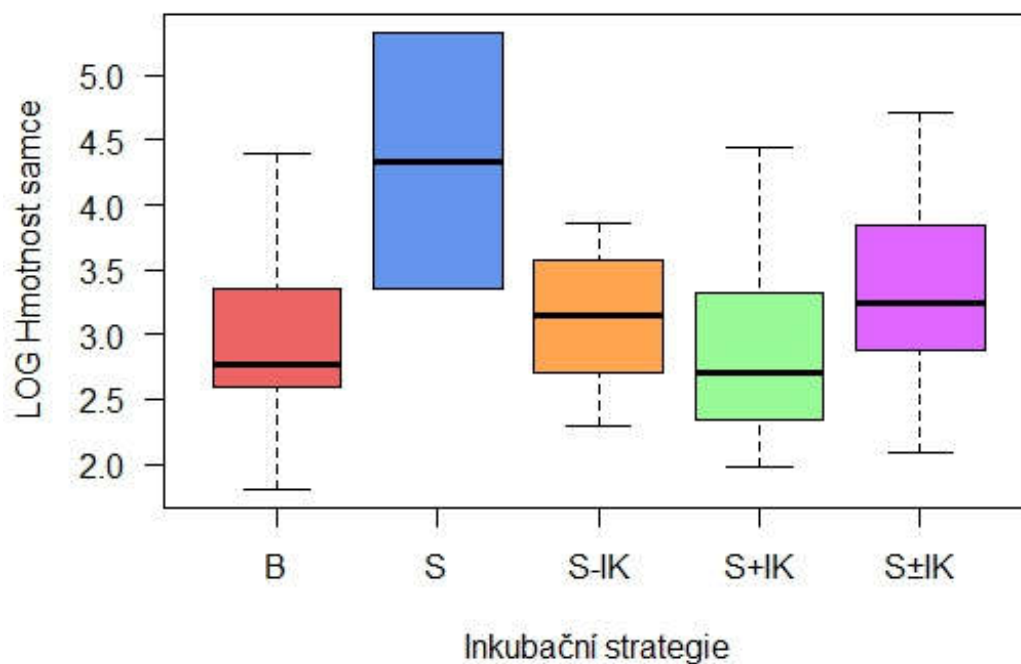
	B	S	S-IK	S+IK	S±IK
Cardinalidae (14)	2	1	2	7	2
Corvidae (18)	2	-	-	14	2
Emberizidae (42)	3	-	6	10	23
Fringillidae (36)	2	-	-	27	7
Icteridae (18)	-	2	4	6	6
Paridae (11)	-	-	-	11	-
Parulidae (50)	-	-	5	34	11
Turdidae (18)	-	-	2	9	7
Tyrannidae (34)	1	-	7	11	15
Vireonidae (12)	10	-	-	1	1



a) Samice

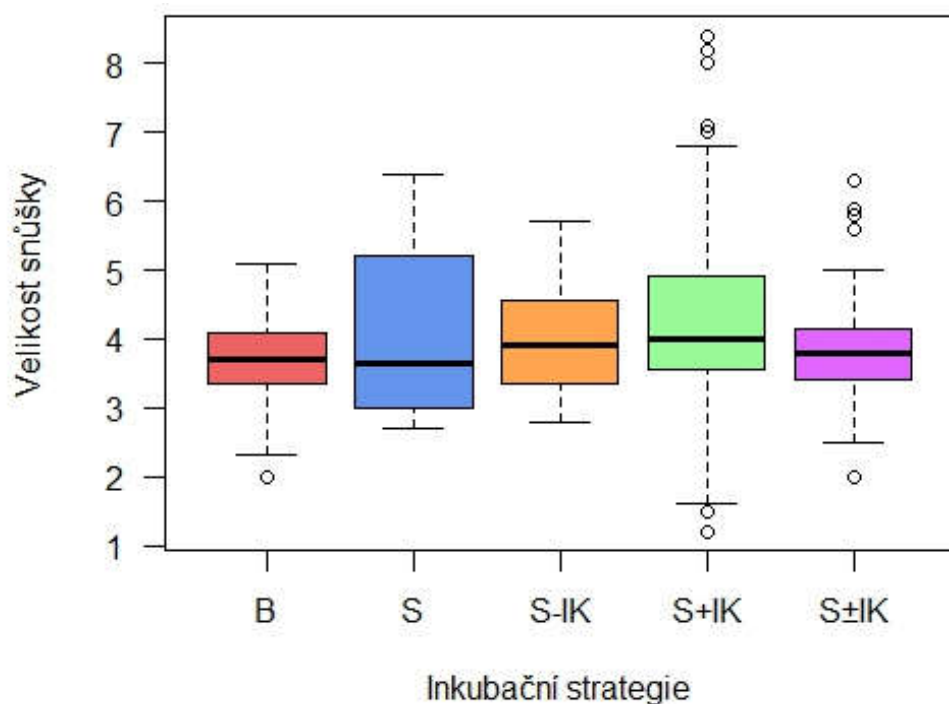


b) Samci



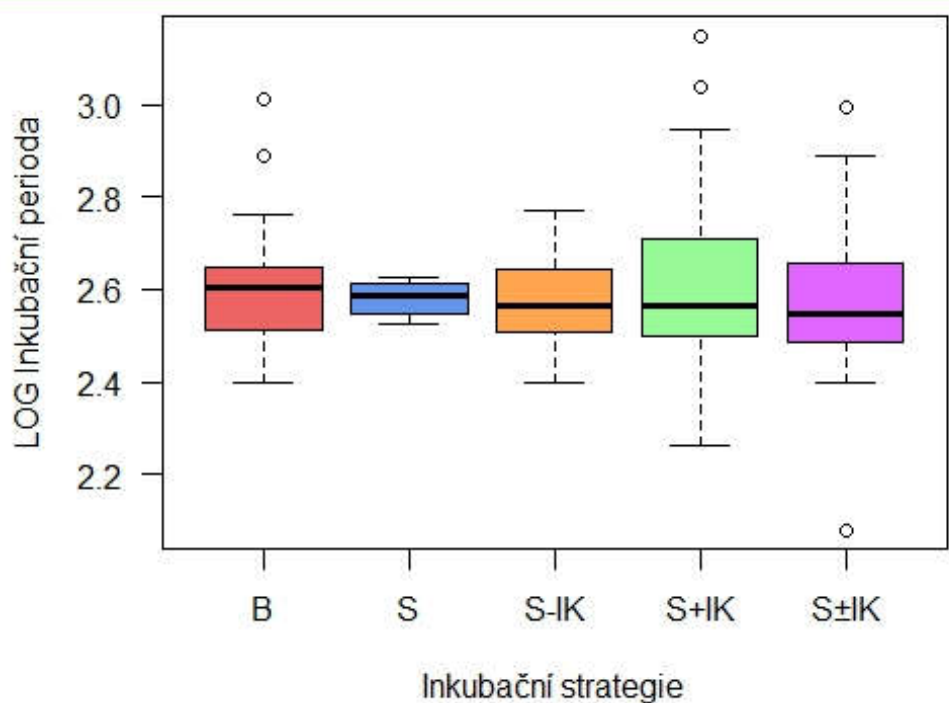
Obrázek č. 3: Hmotnosti samic a samců během hnízdění u severoamerických pěvců podle inkubační strategie (n = 104, resp. 106 druhů). Krabicové diagramy zobrazují medián, první a třetí kvartil. Chybové úsečky značí 1,5 násobek interkvartilového rozpětí, nebo minimální a maximální hodnoty v souboru. Počet druhů: B (11), S (2), S-IK (12), S+IK (54, resp. 56), S±IK (25).

a) Průměrná velikost snůšky



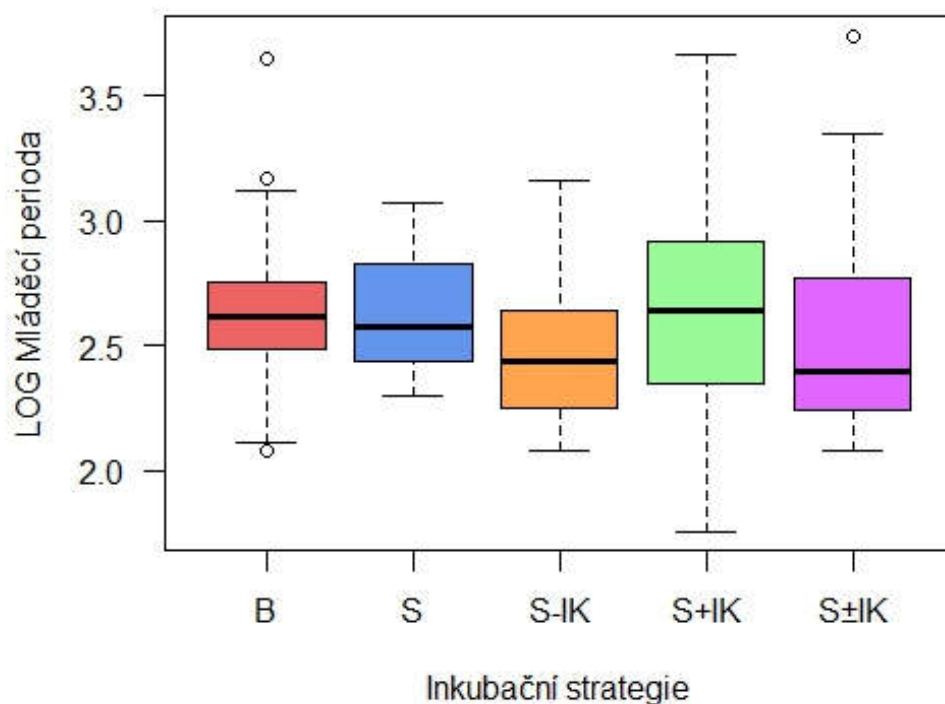
Počet druhů: B (47), S (4), S-IK (32), S+IK (155), S±IK (79). Rozptyl 1,2- 8,4 vejce.

b) Průměrná délka inkubační periody



Počet druhů: B (47), S (4), S-IK (31), S+IK (151), S±IK (72). Rozptyl 8,0- 23,3 dne.

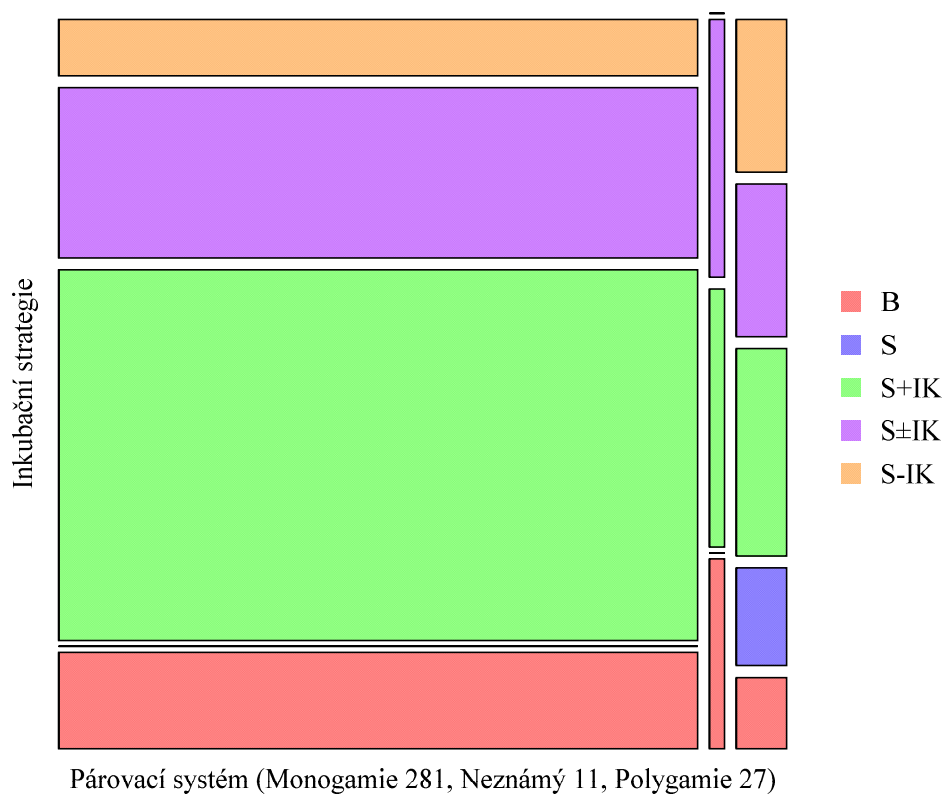
c) Průměrná délka mláděcí periody



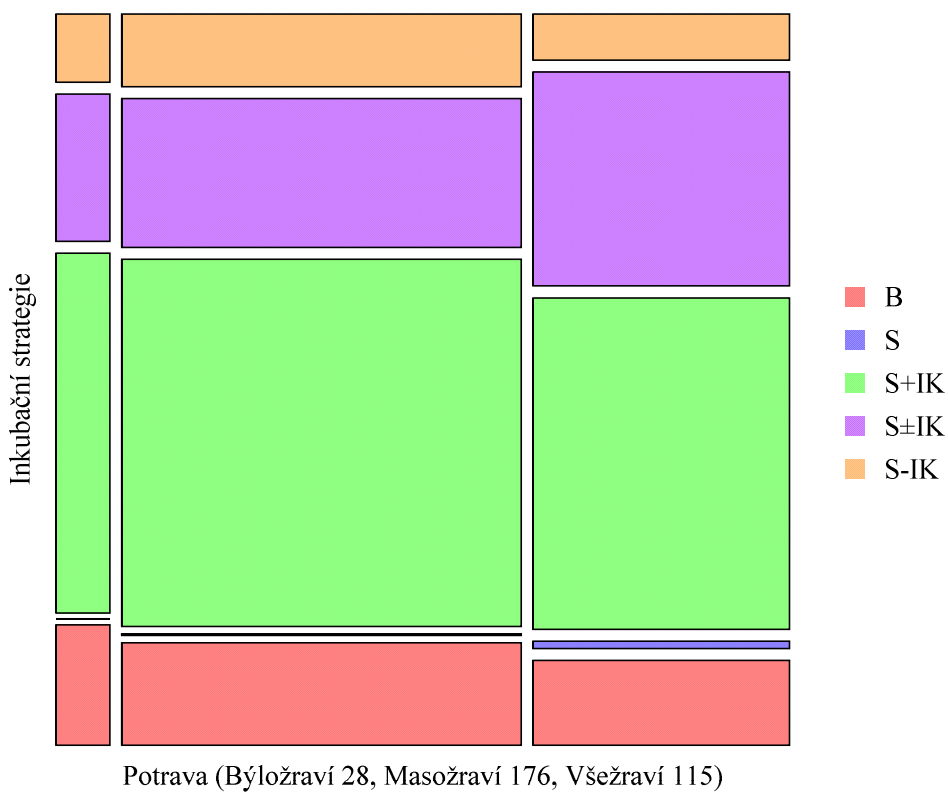
Počet druhů: B (47), S (4), S–IK (30), S+IK (147), S±IK (66). Rozptyl 5,8- 42 dny.

Obrázek č. 4: Průměrná velikost snůšky, průměrná délka inkubační periody a průměrná délka mláděcí periody severoamerických pěvců podle inkubační strategie (n = 317, 308, resp. 294 druhů). Krabicové diagramy zobrazují medián, první a třetí kvartil. Chybové úsečky značí 1,5 násobek interkvartilového rozpětí, nebo minimální a maximální hodnoty v souboru. Odlehlé hodnoty jsou značeny body.

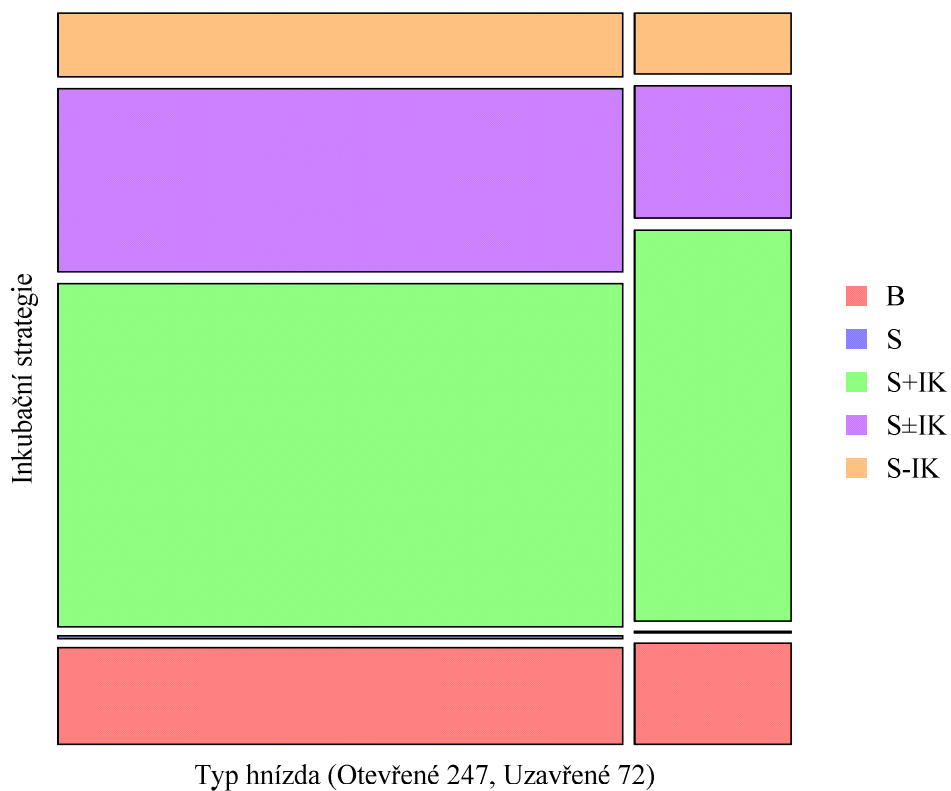
a) Párovací systém



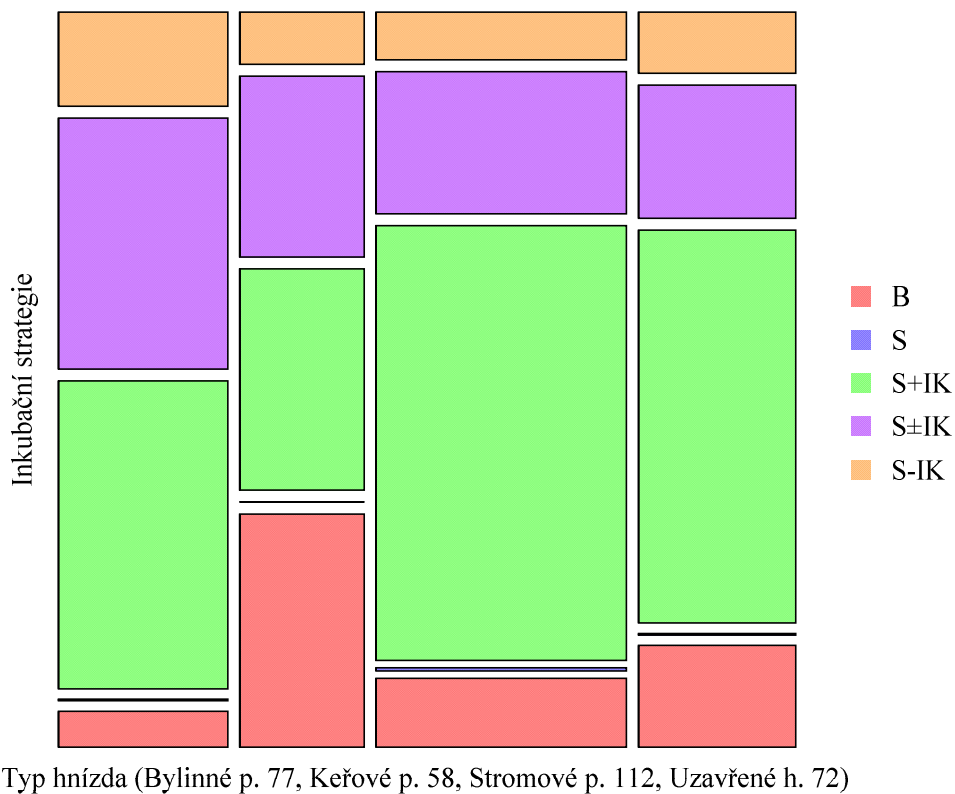
b) Typ potravy



c) Typ hnízda (otevřené/ uzavřené)



d) Typ hnízda (podkategorie otevřeného hnízda/ uzavřené)



Obrázek č. 5: Relativní četnosti inkubačních strategií severoamerických pěvců podle párovacího systému, typu potravy a hnízda (n = 319 druhů pro všechny diagramy). Čísla v závorce jsou počty druhů. Šířka sloupce odpovídá počtu druhů v kategorii. Bylinné patro, keřové p. a stromové p. jsou kategorie otevřených hnízd zařazených do příslušného vegetačního patra podle průměrné výšky (viz kapitola 3 Metodika).

Tabulka č. 2: Četnosti párovacího systému, typu potravy a hnízda podle inkubačních strategií severoamerických pěvců, u kterých je známo alespoň inkubující pohlaví (n = 319).

a) Párovací systém

	B	S	S–IK	S+IK	S±IK
Monogamie	41	-	26	145	69
Polygamie	3	4	6	8	6
Neznámý	3	-	-	4	4

b) Typ potravy

	B	S	S–IK	S+IK	S±IK
Masožraví	27	1	20	90	38
Býložraví	5	-	3	14	6
Všežraví	15	3	9	53	35

c) Typ hnízda

	B	S	S–IK	S+IK	S±IK
Uzavřené	11	1	7	39	14
Otevřené					
Bylinné p.	5	1	11	33	27
Keřové p.	19	1	5	18	15
Stromové p.	12	1	9	67	23

## 5 DISKUZE A ZÁVĚR

V Severní Americe hnízdí 327 druhů pěvců (*Passeriformes*). Tři z těchto druhů jsou hnízdními parazity, ostatní vykazují jednu z pěti typů inkubačních strategií. U druhů, kde je samec přítomen během inkubace, je kategorie S+IK pětikrát častější než S–IK. Samci pomáhají při inkubaci snůšky třikrát častěji krmením samice než inkubací. Osmdesát osm procent druhů tvoří sociálně monogamní páry. Samice monogamních druhů a druhů s menší hmotností dostávají od samce více pomoci v podobě IK nebo samčí inkubace. Hnízdní hmotnost obou pohlaví je s inkubačními strategiemi v podobném vztahu. Velikosti snůšek a průměrné délky inkubační periody jsou velmi podobné mezi inkubačními strategiemi. Při pohledu na průměrné délky mláděcí periody se zdá, že druhy se strategií S–IK budou mít tuto periodu nejkratší. Strategie S+IK je nejvariabilnější ve velikosti snůšky i délce inkubační a mláděcí periody, což je důsledek toho, že tato kategorie je nejpočetnější mezi severoamerickými pěvci. Nenašla jsem výrazné rozdíly v četnosti inkubačních strategií ani mezi druhy s různou stravou, ani mezi druhy s hnízdy otevřenými nebo stavěnými v dutinách. Samci druhů s otevřenými hnízdy v keřovém patře upřednostňují inkubaci vajec na úkor četnosti strategie S+IK.

Galván a Sanz (2011) prokázali, že druhy palearktických pěvců s IK mají větší snůšky; druhy s IK v mé práci sice mají nejvyšší medián průměrné snůšky, ale vypadá to, že tento vztah nebude statisticky významný. Rostlinná strava, která je chudá na proteiny, zvyšuje pravděpodobnost výskytu IK (Galván & Sanz 2011), býložravé druhy v mé práci mají ale velmi podobné četnosti inkubačních strategií jako ostatní druhy. Druhy, které staví otevřené hnízdo u země, mají velké zastoupení strategie S+IK a malé zastoupení B. Pokud riziko predace hnízda klesá s rostoucí výškou hnízda, zastoupení těchto dvou strategií by mělo být u těchto druhů spíše obrácené proto, aby minimalizovaly pohyb u hnízda, jak hypotetizují Fedy a Martin (2009). Tuto hypotézu podporují výsledky studie palearktických pěvců (Galván a Sanz 2011).

K analýzám jsem použila pouze hmotnosti jedinců z hnízdního období; ty nejsou známy ani pro třetinu druhů severoamerických pěvců, výsledky tak mohou být zkreslené. Až se podaří objasnit, kterou inkubační strategii vykazují druhy, u kterých zatím nevíme, zda mají IK (kategorie S±IK, 24 % druhů), budeme pak moct lépe posoudit vliv mnoha proměnných, se kterými inkubační strategie korelují. Ve své magisterské práci rozšířím

zkoumané druhy na pěvce celého světa a budu studovat vliv jednotlivých proměnných na evoluci inkubačních strategií. Provedu také rigorózní statistickou analýzu.



## 6 LITERATURA

AUER, S. K., BASSAR, R. D. a MARTIN, T. E. 2007. Biparental incubation in the chestnut-vented tit-babbler *Parisoma subcaeruleum*: mates devote equal time, but males keep eggs warmer. *Journal of Avian Biology*, 38: 278-283.

BAILEY, I. E., MUTH, F., MORGAN, K., MEDDLE, S. L. a HEALY, S. D. 2015. Birds build camouflaged nests. *The Auk*, 132: 11-15.

BARBER, P. M., MARTIN, T. E. a SMITH, K. G. 1998. Pair interactions in red-faced warblers. *The Condor*, 100: 512-518.

BARTLETT, T. L., MOCK, D. W. a SCHWAGMEYER, P. L. 2005. Division of labor: incubation and biparental care in house sparrows (*Passer domesticus*). *The Auk*, 122: 835-842.

BIRDLIFE INTERNATIONAL. 2015. The BirdLife checklist of the birds of the world: Version 8. Staženo z [http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/Taxonomy/BirdLife\\_Checklist\\_Version\\_80.zip](http://www.birdlife.org/datazone/userfiles/file/Species/Taxonomy/BirdLife_Checklist_Version_80.zip) [.xls zipped 1 MB].

BRENNAN, P. L. R. 2012. Mixed paternity despite high male parental care in great tinamous and other Palaeognathes. *Animal Behaviour*, 84: 693-699.

BULLA, M., VALCU, M., RUTTEN, A. L. a KEMPENAERS, B. 2014. Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? *Behavioral Ecology*, 25: 152-164.

CANTARERO, A., LOPEZ-ARRABE, J., PALMA, A., REDONDO, A. J. a MORENO, J. 2014. Males respond to female begging signals of need: a handicapping experiment in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 94: 167-173.

COCKBURN, A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273: 1375-1383.

CONWAY, C. J. a MARTIN, T. E. 2000. Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54: 670-685.

- DEEMING, D. C. 2008. Avian brood patch temperature: Relationships with female body mass, incubation period, developmental maturity and phylogeny. *Journal of Thermal Biology*, 33: 345-354.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A., SARGATAL, J., CHRISTIE, D. A. a DE JUANA, E. (eds). 2015. Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Edicions, Barcelona, Spain. Online: <http://www.hbw.com/species>, naposlady navštívěno dne 10.12.2015.
- DUNNING, J. B. (ed). 2008. CRC Handbook of avian body masses. Second edition. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- EVANS, M. L. a STUTCHBURY, B. J. M. 2012. Nest attendance and reproductive success in the wood thrush. *The Condor*, 114: 401-406.
- FEDY, B. C. a MARTIN, T. E. 2009. Male songbirds provide indirect parental care by guarding females during incubation. *Behavioral Ecology*, 20: 1034-1038.
- GALVÁN, I. a SANZ, J. J. 2011. Mate-feeding has evolved as a compensatory energetic strategy that affects breeding success in birds. *Behavioral Ecology*, 22: 1088-1095.
- GRABER, A. E., DAVIS, C. A. a LESLIE, D. M. 2006. Golden-cheeked warbler males participate in nest-site selection. *Wilson Journal of Ornithology*, 118: 247-251.
- HANLEY, D. 2013. Eggshell conspicuousness is related to paternal brood patch vascularisation in the American thrashers. *Avian Biology Research*, 6: 163-177.
- HARRISON, F., BARTA, Z., CUTHILL, I. a SZÉKELY, T. 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1800-1812.
- HUSBY, A., GUSTAFSSON, L. a QVARNSTROM, A. 2012. Low genetic variance in the duration of the incubation period in a collared flycatcher (*Ficedula albicollis*) population. *American Naturalist*, 179: 132-136.
- CHALFOUN, A. D. a MARTIN, T. E. 2007. Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour*, 73: 579-585.
- CHIVER, I., MORTON, E. S. a STUTCHBURY, B. J. M. 2007. Incubation delays territory defence by male blue-headed vireos, *Vireo solitarius*. *Animal Behaviour*, 73: 143-148.

- KLEINDORFER, S., FESSL, B. a HOI, H. 1995. More is not always better: male incubation in two *Acrocephalus* warblers. *Behaviour*, 132: 607-625.
- KLEINDORFER, S. a HOI, H. 1997. Nest predation avoidance: an alternative explanation for male incubation in *Acrocephalus melanopogon*. *Ethology*, 103: 619-631.
- KOSZTOLÁNYI, A., CUTHILL, I. C. a SZÉKELY, T. 2009. Negotiation between partners over care: reversible compensation during incubation. *Behavioral Ecology*, 20: 446-452.
- LEISLER, B., WINKLER, H. a WINK, M. 2002. Evolution of breeding systems in acrocephaline warblers. *The Auk*, 119: 379-390.
- LENDVAI, A. Z., BARTA, Z. a CHASTEL, O. 2009. Conflict over parental care in house sparrows: do females use a negotiation rule? *Behavioral Ecology*, 20: 651-656.
- LIKER, A. a SZÉKELY, T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds. *Evolution*, 59: 890-897.
- MAGRATH, M. J. a ELGAR, M. A. 1997. Paternal care declines with increased opportunity for extra-pair matings in fairy martins. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 264: 1731-1736.
- MAGRATH, M. J. L. a KOMDEUR, J. 2003. Is male care compromised by additional mating opportunity? *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 424-430.
- MARTIN, T. E., AUER, S. K., BASSAR, R. D., NIKLISON, A. M. a LLOYD, P. 2007. Geographic variation in avian incubation periods and parental influences on embryonic temperature. *Evolution*, 61: 2558-2569.
- MARTIN, T. E. a SCHWABL, H. 2008. Variation in maternal effects and embryonic development rates among passerine species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 363: 1663-1674.
- MARTIN, T. E., TON, R. a NIKLISON, A. 2013. Intrinsic vs. extrinsic influences on life history expression: metabolism and parentally induced temperature influences on embryo development rate. *Ecology Letters*, 16: 738-745.
- MARTIN, T. E., OTEYZA, J. C., BOYCE, A. J., LLOYD, P. a TON, R. 2015. Adult mortality probability and nest predation rates explain parental effort in warming eggs with consequences for embryonic development time. *The American Naturalist*, 186: 223-236.

- MATYSIOKOVÁ, B. 2010. Inkubační krmení u ptáků. *Sylvia*, 46: 3-21.
- MATYSIOKOVÁ, B., COCKBURN, A. a REMEŠ, V. 2011. Male incubation feeding in songbirds responds differently to nest predation risk across hemispheres. *Animal Behaviour*, 82: 1347-1356.
- MATYSIOKOVÁ, B. a REMEŠ, V. 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.
- MATYSIOKOVÁ, B. a REMEŠ, V. 2014. The importance of having a partner: male help releases females from time limitation during incubation in birds. *Frontiers in Zoology*, 11:24.
- MORTON, E. S., STUTCHBURY, B. J. M., HOWLETT, J. S. a PIPER, W. H. 1998. Genetic monogamy in blue-headed vireos and a comparison with a sympatric vireo with extrapair paternity. *Behavioral Ecology*, 9: 515-524.
- NCSS 9 STATISTICAL SOFTWARE (2013). NCSS, LLC. Kaysville, Utah, [ncss.com/software/ncss](http://ncss.com/software/ncss).
- PARKER, G. A., SCHWAGMEYER, P. L. a MOCK, D. W. 2014. The asymmetric incubation game: a prospective model and a house sparrow investigation. *Animal Behaviour*, 93: 37-47.
- POGÁNY, A., VAN DIJK, R. E., HORVÁTH, P. a SZÉKELY, T. 2012. Parental behavior and reproductive output in male-only cared and female-only cared clutches in the eurasian penduline tit (*Remiz pendulinus*). *The Auk*, 129: 773-781.
- R CORE TEAM (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- REID, J. M., MONAGHAN, P. a RUXTON, G. D. 2002. Males matter: the occurrence and consequences of male incubation in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 255-261.
- RICKLEFS, R. E. 1992. Embryonic development period and the prevalence of avian blood parasites. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89: 4722-4725.

- RICKLEFS, R. E. a BRAUN, J. 2013. Nest attentiveness in several Neotropical suboscine passerine birds with long incubation periods. *Journal of Ornithology*, 154: 145-154.
- RIEHL, C. 2012. Mating system and reproductive skew in a communally breeding cuckoo: hard-working males do not sire more young. *Animal Behaviour*, 84: 707-714.
- RODEWALD, P. (ed). 2015. The Birds of North America, Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, New York. Online: <http://bna.birds.cornell.edu/BNA/>, naposledy navštívěno dne 20.1.2016.
- SCHWAGMEYER, P. L., MOCK, D. W. a PARKER, G. A. 2002. Biparental care in house sparrows: negotiation or sealed bid? *Behavioral Ecology*, 13: 713-721.
- SMITH, H. G. a MONTGOMERIE, R. 1992. Male incubation in barn swallows: the influence of nest temperature and sexual selection. *The Condor*, 94: 750-759.
- SMITH, H. G. 1995. Experimental demonstration of a trade-off between mate attraction and paternal care. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 260: 45-51.
- SMITH, S. M. 1980. Demand behavior- a new interpretation of courtship feeding. *The Condor*, 82: 291-295.
- THOMSON, D. L., MONAGHAN, P. a FURNESS, R. W. 1998. The demands of incubation and avian clutch size. *Biological Reviews*, 73: 293-304.
- TULLBERG, B. S., AH-KING, M. a TEMRIN, H. 2002. Phylogenetic reconstruction of parental-care systems in the ancestors of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 357: 251-257.
- VEIGA, J. P. a POLO, V. 2012. Female spotless starlings (*Sturnus unicolor*) remove green plants from their nests. *Journal of Ornithology*, 153: 291-296.
- VOSS, M. A., RUTTER, M. A., ZIMMERMAN, N. G. a MOLL, K. M. 2008. Adaptive value of thermally inefficient male incubation in barn swallows (*Hirundo rustica*). *The Auk*, 125: 637-642.
- WEBB, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: A review. *The Condor*, 89: 874-898.

WEBB, T. J., OLSON, V. A., SZÉKELY, T. a FRECKLETON, R. P. 2010. Who cares?  
Quantifying the evolution of division of parental effort. *Methods in Ecology & Evolution*, 1:  
221-230.