

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



**Faktory ovlivňující inkubační chování u pěvců a
metody jeho studia**

Bakalářská práce

Lenka Fejklová

Školitel: RNDr. Václav Pavel, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Ondřej Sedláček

Abstrakt

Inkubační chování ptáků je ovlivněno širokou škálou klimatických, fyziologických a ekologických faktorů. Inkubující samice často musí řešit konflikt mezi vlastními potřebami a teplotními nároky embryí ve vejcích. Zachycení všech faktorů v komplexních modelech se neobejde bez detailního zkoumání jednotlivých vlivů. Pokusila jsem se sestavit přehled nejdůležitějších faktorů a shrnula, jak na jejich změny reagují samice. Při pozorování inkubujících ptáků se nelze obejít bez technických pomůcek. Mezi dnes nejpoužívanější metody patří sondy v hnízdech zaznamenávající teplotu pomocí dataloggerů a nahrávání hnízd na video. Obě tyto metody mají své výhody i nevýhody, které jsou zde shrnuty. Hlavními srovnávacími prvky jsou rušení ptáků, spolehlivost techniky, cena a důvěryhodnost záznamu. Ověřením spolehlivosti záznamu z dataloggeru při určování inkubačního rytmu samice se zabývám v praktické části své bakalářské práce. Po porovnání záznamu z videokamery a dataloggeru pro dva druhy pěvců jsem došla k závěru, že výsledky daných metod si odpovídají až na očekávanou odchylku v poledních hodinách, kdy byl rozdíl teplot v hnízdě a v okolí příliš malý. Přesnější závěry budu moci udělat po rozšíření srovnání pro více hnízd.

Klíčová slova:

inkubační chování, inkubační rytmus, pěvcí, time-lapse video, datalogger, linduška luční (*Anthus pratensis*), slavík modráček tundrový (*Luscinia s. svecica*)

Abstract

The incubation behaviour of birds is influenced by a broad range of climatic, physiological and ecological factors. The incubating female deal with a trade-off between the demands of its own and the incubated embryos. The complex models which include interaction of all factors are dependent on the investigation of particular influences in detail. In this study, I have summarised how the females response to the most important abiotic and biotic factors. The most widespread methods, which are able to collect quality data and cover 24 h a day, are dataloggers and camera-video recorder sets. I have summarised the advantages and disadvantages of the two methods with a view to disturbance of incubating birds, reliability of technical equipment and its price, and credibility of our data records. I also used the original data to compare the incubation behaviour of the Meadow Pipit and the Bluethroat recorded simultaneously by camera-video recorder sets and dataloggers. I conclude that both methods are comparable except the noon hours, when the reliability of dataloggers is limited due to small difference between temperatures of the air and a nest. I will be able to make more accurate conclusion after enlargement of the sample sizes.

Key words:

incubation behaviour, incubation rhythm, passerine, time-lapse video, datalogger, Meadow Pipit (*Anthus pratensis*), Bluethroat (*Luscinia s. svecica*)

Obsah

1	Inkubační chování u pěvců.....	5
2	Faktory ovlivňující inkubační chování.....	6
2.1	Teplota okolí, část dne	7
2.2	Nebezpečí predace hnízda	8
2.3	Inkubační krmení.....	9
2.4	Energetické náklady	10
2.5	Fáze inkubace	12
2.6	Kondice samice – věk, hmotnost.....	13
2.7	Fyzikální vlastnosti hnízda – orientace, vlhkost hnízda, izolační vlastnosti výstelky	13
3	Inkubace lindušky luční a slavíka modráčka	14
4	Sledování inkubačního chování	15
4.1	Metody a jejich vliv na pozorované ptáky.....	15
4.1.1	Dataloggery	15
4.1.2	Video	16
4.1.3	Srovnání uvedených metod.....	18
4.2	Praktické srovnání	19
4.2.1	Metodika	20
4.2.2	Výsledky	21
4.2.3	Diskuse.....	25
5	Závěr.....	27
6	Použitá literatura	28

1 Inkubační chování u pěvců

Inkubace u ptáku probíhá až na několik výjimek přímým kontaktem těla s jejich vejci. Nutným předpokladem zdárného vývoje zárodku je vhodná teplota, vlhkost a dostupnost dýchacích plynů. K úspěšné inkubaci přispívají svým mikroklimatem také ptačí hnízda. (Deeming 2001a). Většina ptáků během inkubace sedí v hnízdě a zahřívá vejce pomocí hnízdní nažiny. Výjimkou jsou taboni (Megapodiidae), kteří na svých vejcích nesedí, ale zahrabávají je například do kupek tlejícího listí či horkého písku a vhodnou teplotu udržují přidáváním a odhrabáváním materiálu (Booth a Jones 2001). Hnízda si nestaví například někteří tučňáci (rod *Aptenodytes*), vejce si uloží na nohy a překryjí ho cípem kůže. Mohou se tak i s vejcem pohybovat (Hansell a Deeming 2001). Hnízdní nažinu postrádají také terejovití (Sulidae), kteří vejce zahřívají plovacími blánami na nohou (Morgan et al. 2003).

Existuje několik strategií ptačího inkubačního chování dle účasti dospělých ptáků. Oba rodiče se na hnízdě střídají u 50 % čeledí ptáků. Poměrně často inkubuje pouze samice (37 % čeledí) a někdy také jen samec (6 % čeledí). Výjimečně se na jednom hnízdě může střídat i více než dva ptáci. U hnízdních parazitů vysedí vejce cizí druh a zcela bez kontaktu s dospělci probíhá inkubace u tabonů.

Pokud sedí na vejcích jen jeden pták, má několik možností, jak rozdělit svůj čas mezi zahřívání vajec a doplňování energie. Může podniknout jen jeden dlouhý výlet z hnízda ze den, mnoho kratších (běžné u pěvců) nebo sedět nepřetržitě. Trávit na vejcích veškerý svůj čas si pták může dovolit, pokud má dostatečné energetické zásoby na hladovění nebo je krměn svým druhem (přehled viz Deeming 2001b).

Já se budu ve své práci zabývat jen jedním typem strategie, který je u pěvců poměrně běžný (62 % druhů – Deeming 2001b). Inkubuje zde pouze samice, která mnohokrát za den opustí hnízdo, aby vyhledala potravu či se věnovala komfortním činnostem. U některých druhů samec inkubující samici přikrmuje.

Samice pěvců, které inkubují samy, musí rozdělit svoji aktivitu mezi zahřívání snůšky a shánění potravy. Když samice z hnízda odletí, riskuje, že se vejce ocitnou v podmínkách vzdálených optimální inkubační teplotě (Reid et al. 2001). Inkubující samice vlivem různých faktorů mění svůj inkubační rytmus – tedy délku a frekvenci intervalů strávených na hnízdě a mimo něj. Tento rytmus je samice schopna měnit podle aktuálních podmínek (Zerba a Morton

1983b), tak aby udržela teplotu vajec nad kritickou teplotou, pod kterou se už embrya nevyvíjí (*physiological zero temperature* – Haftorn 1988). Dle konkrétní teploty a délky vystavení hrozí až smrt zárodků ve vejcích. Embrya jsou však proti nízkým teplotám poměrně odolná, proto při prochlazení většinou dochází jen ke zpomalení vývoje embrya a prodloužení délky inkubace (Webb 1987). To může vést k horší kondici mlád'at po vylíhnutí a k prodloužení období krmení mlád'at v hnízdě, tím i větší možnosti predace hnízda.

Na hnízdě nemůže samice pěvců sedět stále, protože musí doplňovat energii vyčerpanou zahříváním vajec. Pokud by si nesháněla potravu, snížila by tím svou kondici. Ohrozila by tak svoji schopnost přežít, případně svoji budoucí reprodukční úspěšnost (Reid et al. 2001). Zároveň je také možné, že při inkubaci si samice nemůže dovolit energetické ztráty, aby udržela svoji kondici nutnou pro následující náročné krmení mlád'at. Existuje velká variabilita možností řešení tohoto trade-off v závislosti na životní strategii jednotlivých druhů, podmínkách prostředí i kondici a individuálních zkušenostech samic.

Samice je schopna určit teplotu vajec díky termoreceptorům na hnízdní nažině a zahrnout ji do konečného vyhodnocení podmínek prostředí a hnízdního mikroklimatu (White a Kinney 1974). To jí pomůže odhadnout, zda a na jak dlouho je bezpečné opustit hnízdo (Zerba a Morton 1983b).

Chování inkubující samice (inkubační rytmus) je ovlivněno mnoha abiotickými, fyziologickými a ekologickými faktory, které jsem se pokusila shrnout v následující kapitole.

2 Faktory ovlivňující inkubační chování

Samice sedící na hnízdě dokáže přizpůsobit své chování široké škále podmínek. Pro nastínění hlavních účinků jednotlivých faktorů jsem je rozdělila do několika skupin. Je ovšem zřejmé, že samice čelí všem vlivům najednou a jednotlivé faktory se často prolínají a ovlivňují navzájem. Nezabývám se zde vlivy u dutinových hnízd (kde by mohly některé faktory působit odlišně), protože mnou studované druhy pěvců (viz níže) mají otevřená miskovitá hnízda.

2.1 Teplota okolí, část dne

Průměrná teplota vajec během inkubace spadá zhruba do rozmezí 32,2°C (pro 36 druhů pěvců – Webb 1987) až 33,8°C (23 druhů pěvců – Huggins 1941). Teplota okolního prostředí málokdy odpovídá této ideální teplotě pro inkubaci a vejce bez zahřívání mohou prochladnout. Samice tedy musí přizpůsobit svůj inkubační rytmus okolní teplotě, se kterou pozitivně koreluje teplota vajec, a to i v době přítomnosti samice (Haftorn 1979, Zerba a Morton 1983a). Se zvyšující se teplotou okolí se také zvyšuje průměrná délka samiččích výletů z hnízda (Haftorn 1979, Norment 1995). Tuto závislost lze předpokládat, protože délka nepřítomnosti samice je limitována tepelnými potřebami vajec (Zerba a Morton 1983a). Pokud je tepleji, vejce pomaleji chladnou a samice se nemusí tak rychle vracet. Okolní teplota ovlivňuje také průměrnou délku inkubačních úseků strávených na hnízdě a tím tedy na celkovou přítomnost samice na hnízdě. Můžeme předpokládat, že s rostoucí teplotou bude samice na hnízdě méně, protože nemusí vejce tolik zahřívát (White a Kinney 1974, Haftorn 1979). Několik studií však prokázalo i opačnou závislost (Morton a Pereyra 1985, Weathers a Sullivan 1989, Zerba a Morton 1983b). U otevřených, porostem nekrytých hnízd lze větší přítomnost samice na hnízdě při vyšších teplotách vysvětlit potřebou chránit vejce proti přímému slunečnímu osvětlení a následnému přehřátí – samice zůstane na hnízdě a stíní vejce vlastním tělem. Hůře vysvětlitelná je tato závislost u hnízd krytých vegetací, např. strnadce žlutookého (*Junco phaeonotus*) (Weathers a Sullivan 1989), kde samice také zůstávala déle na hnízdě při vyšších teplotách. Hlavním faktorem řídícím rytmus inkubace zde asi nebude teplota, ale hlad samice. Autor toto chování vysvětluje tak, že si samice doplnila své energetické potřeby už dříve a v pozdějších nejteplejších hodinách už neměla takovou potřebu vyhledávání potravy.

Výše uvedené závislosti nemusí být lineární a konkrétní hodnota okolní teploty může jinak ovlivnit různé druhy (Zerba a Morton 1983b, Conway a Martin 2000a, 2000b). Příkladem nelineární korelace vlivu teploty na inkubační chování je model, který odvodili Conway a Martin (2000a) pro malé ptáky, kde inkubuje jen samice (nejlépe když není krmena samcem a během inkubace nevyužívá své tukové zásoby). Porovnává zde teplotní limity vyvíjejícího se embrya a fyziologické meze inkubující samice. Potvrzuje, že pokud embryo teplota okolí neohrožuje, délky jednotlivých inkubačních úseků jsou větší – samice může být pryč z hnízda déle, více se nakrmit a pak zase déle sedět. Při nepříznivých teplotách bere však samice v úvahu nejen ohrožení vývoje vajec, ale i vlastní možnosti přežití (souvisí s energetickými výdaji – viz níže).

Conway a Martin (2000a) také uvádějí rozdíl mezi délkou inkubačních úseků během dne: ráno jsou kratší – samice doplňuje energetický dluh z noci, stejně tak večer, kdy se předzásobuje na noc. Podobné diurnální chování samice dokládají i jiné studie (Weathers a Sullivan 1989, Zerba a Morton 1983 – zde ale spíše souvisí s poledním stíněním hnízda). Jiný rytmus uvádí Weeden a Stenger (1966), kdy období přítomnosti samice na hnízdě byla podstatně delší několik hodin po začátku denní aktivity a před jejím ukončením a nejkratší přes poledne. Tento jev může souviset s teplotou okolí ve studované oblasti (Aljaška), která byla ráno a večer natolik nízká, že samice musela trávit více času na hnízdě, aby vejce neprochladla. V teplejších poledních hodinách navíc vrcholila aktivita hmyzu, což samici umožnilo si neefektivněji doplňovat energetické ztráty právě přes poledne.

Výkyvy teploty značně ovlivňují změny počasí. Snížení teploty často provází déšť a kombinace těchto dvou vlivů může vést k rychlému chladnutí vajec. Tomu se samice snaží předcházet, přerušuje běžný inkubační rytmus a vejce zahřívá nepřetržitě (Zerba a Morton 1983b). Promoknutí hnízda může ovlivnit inkubaci i v dalších dnech, kdy se samice vzpamatovává z nepříznivých podmínek (Haftorn 1978a). Podobné účinky na chování samice má i silný vítr, který snižuje teplotu vajec (Huggins 1941) a samice proto zvyšuje dobu své přítomnosti na hnízdě. Podle Davise et al. (1984) je také možné, že se samice schovává v hnízdě, protože se jí v silném větru špatně létá. Vliv těchto faktorů se odvíjí od typu hnízda a jeho umístění.

Teplota navíc výrazně ovlivňuje fyziologické procesy inkubující samice, která musí kompenzovat energetické ztráty během inkubace (viz níže).

2.2 Nebezpečí predace hnízda

Predátoři ohrožují ptáky během celého jejich života a v době hnízdění jsou zranitelní nejen dospělci, ale především jejich často ještě nevyvinutá mláďata. Rodiče mohou svoji aktivitou upozornit predátora na hnízdo a tím zvýšit nebezpečí predace vajec či mláďat (Skutch 1949). Tato závislost se projevuje například v intenzitě krmení inkubující samice samcem, kdy druhy s vyšším rizikem predace hnízda prokazatelně krmí méně často (Martin a Ghalambor 1999). Odpovídá to také obecné závislosti, kdy druhy s vyšším nebezpečím predace hnízda vykazují nižší aktivitu rodičů (Conway a Martin 2000b) a to nejen uvedeným vztahem k inkubačnímu krmení, ale i úpravou inkubačního rytmu samice (delší časové úseky mimo i v hnízdě, tím

celkově méně výletů z hnízda). Během krmení mláďat však rodiče svoji aktivitu snižovat nemohou, dala by se tedy očekávat vyšší predace v tomto období než během inkubace. Studie však tuto závislost nepotvrzují (Briskie a Sealy 1989, Farnsworth 1999) a konstatují rozpor s výchozí Skutchovou (1949) hypotézou.

Jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících riziko predace hnízda je jeho umístění (Kelly 1993). Hůře ukrytá hnízda jsou vystavena většímu riziku rychlého objevení predátorem. Větší míra predace se u takových hnízd objeví na začátku hnízdění, tedy během inkubace. Tento jev může následně maskovat vliv zvýšené rodičovské aktivity v dalších fázích hnízdění. Mnoho druhů pak vykazuje vyšší predaci během inkubace než při krmení mláďat (Martin 1992).

Martin et al. (2000) ve své mezidruhové studii na amerických pěvcích potvrzuje vyšší aktivitu rodičů během krmení mláďat než při inkubaci a zásadní vliv umístění hnízda. Rozdíl míry predace hnízd mezi období inkubace a krmení mláďat však byl velice nízký. Také tedy nepotvrdil, že by zvýšená aktivita rodičů přímo zvyšovala riziko predace hnízda. Přesto však Skutchovu hypotézu nezamítá, protože když se vezme v úvahu rostoucí aktivita rodičů směrem k období krmení mladých a proti ní větší pravděpodobnost nalezení hnízda na začátku hnízdění, tak u druhů s malými změnami aktivity nebezpečí predace během hnízdění klesá (shodně se studii výše). Naopak u druhů s velkou změnou rodičovské aktivity převáží její vliv nad vlivem umístění hnízda a nebezpečí predace roste shodně se Skutchovou hypotézou. Tento model potvrzují na třech afrických druzích pěvců i Muchai a Plessis (2005). Další proměnnou, která může do předpovědi Skutchovy hypotézy vnést zmatek je obrana hnízda, která bývá obecně u mláďat často silnější než při inkubaci (Montgomerie a Weatherhead 1988).

Míra nebezpečí predace hnízda je tedy výsledkem komplexnějších interakcí rodičovské aktivity a efektu umístění hnízda.

Kromě predace ohrožuje úspěšnost hnízdění i riziko parazitizace. Ta však během inkubace není častá, protože kladení vejce do hnízda, kde již započala inkubace, není pro hnízdního parazita výhodné (Sealy et al. 2001). Čerstvě nakladené vejce parazitujícího druhu by svým vývojem zaostávalo za již částečně vyvinutými embryi druhu hostitelského.

2.3 Inkubační krmení

Inkubující samice některých druhů pěvců jsou během sezení na vejcích přikrmovány samcem. Tato potrava může pozitivně ovlivnit energetický rozpočet samice, což zlepší její kondici a

dovolí zvýšit její přítomnost na hnízdě (Royama 1966, Halupka 1994, ale neprokázáno Hatchwell et al. 1999, Pearse et al. 2004). Samec takto nepřímo může ovlivnit vývoj snůšky a vyvážit případné nedostatečné izolační vlastnosti hnízda (Lyon a Montgomerie 1987). Objevuje se také negativní závislost intenzity krmení a okolní teploty (Halupka 1994), tedy že samec více krmí při nepříznivých teplotách. Zřejmě tak přizpůsobuje intenzitu krmení potřebám samice, která při nižších teplotách potřebuje více energie na zahřívání snůšky (viz níže). Přihlédnutí k potřebám samice by potvrdilo i snížení míry krmení samcem, když byla samice experimentálně přikrmována (Pearse et al. 2004). Dále se objevují názory, že krmení během inkubace slouží k posílení sociálních vazeb v páru (Lack 1940), nebo že sameček přilétá s potravou v očekávání krmení mláďat (Skutch 1953). Novější studie ale tyto důvody nepotvrzují.

Přikrmování samcem je tedy pro inkubující samici výhodné, přesto se však zdaleka nevyskytuje u všech druhů. Otázkou je, proč někteří samci krmí své partnerky málo či vůbec. Jedním z hlavních důvodů by mohlo být zvýšené nebezpečí predace díky větší aktivitě u hnízda, což by mohlo samečky druhů s vyšším rizikem predace hnízda od intenzivnějšího krmení odradit. V mezidruhovém srovnání toto potvrzují Martin a Ghalambor (1999) a rozdílná míra predace částečně vysvětluje i odlišnou intenzitu krmení u dvou druhů strnadovitých (Lyon a Montgomerie 1987). Zde je však důležité pozorovat, zda samec nepřilétá k hnízdu bez krmení nebo se nepohybuje v blízkosti, protože potom musíme uvažovat o jiných vlivech než riziku predace (Pearse et al. 2004, Johnson a Kermott 1992). Samec bere v úvahu především zvyšování vlastní fitness, takže jiné aktivity pro něj mohou být výhodnější než krmení inkubující samice, která dokáže vysedět potomky i bez jeho pomoci. Samec potom raději investuje do lákání jiné samičky či mimopárové kopulace. Toto vysvětlení je pravděpodobné především u druhů s vysokou mimopárovou paternitou (Johnson a Kermott 1992, Pearse et al. 2004). Lyon a Montgomerie (1987) na dvou strnadovitých tuto variantu nepotvrdili, stejně jako rozdíly ve stravě či vliv různého načasování hnízdění a dostupnosti potravy. U jiných druhů tomu však může být jinak.

2.4 Energetické náklady

Inkubující samice musí na zahřívání vajec vynaložit určitou energii, různí autoři se ale liší v názoru jak moc je inkubace energeticky náročná.

Haftorn (1978b) uvádí, že náklady inkubace kolísají dle okolní teploty, velikosti snůšky a izolačních vlastností hnízda. Kolik energie použije samice na zahřívání vajec závisí na množství,

kteřá jí zbyde, když uspokojí své vlastní potřeby. Tato zbývající energie roste lineárně s rostoucí teplotou. Pokud by tedy nezačala vyrábět více energie, mohla by při nižších teplotách inkubaci věnovat méně, až by na určité teplotní hranici mohlo dojít k prudkému snížení teploty vajec, protože samice už spotřebovala veškerou přebývající energii (Haftorn 1978b). Kdyby se v této fázi rozhodla zachovat původní teplotu vajec, musela by spotřebovávat své tukové zásoby. Toto chování ale není u malých pěvců doloženo, především kvůli chybějícím datům o hmotnosti samic (Haftorn 1988). Zaznamenané jsou však případy, kdy samice při dlouho trvajících nepříznivých podmínkách s nízkou okolní teplotou opustila své hnízdo na poměrně dlouhou dobu (Morton a Pereyra 1985, Haftorn 1988, V. Pavel nepublikovaná data). Nejspíš už nebyla déle schopna udržet dostatečnou teplotu vajec, aniž by neohrozila svoji kondici. Odletěla tedy, aby doplnila své energetické potřeby, poté se vrátila a dále pokračovala v inkubaci.

Pokud tedy teplota okolí klesne pod určitou hranici (druhově specifická – *lower critical temperature*, Haftorn a Reinertsen 1985), vyžaduje inkubace u malých ptáků produkci více tepla než samice běžně vyrobí. Potvrzují to měření spotřeby kyslíku (úrovně metabolismu) u inkubujících a neinkubujících jedinců (Haftorn a Reinertsen 1985, Vleck 1981), kdy rozdíl v úrovni metabolismu mezi nimi je zanedbatelný v prostředí nad touto kritickou teplotou (teplo pro inkubaci pochází z normálních procesů), ale je znatelně vyšší u inkubujícího jedince vystaveného nižší než kritické teplotě (vejce odvádí teplo od inkubujícího ptáka do chladnějšího prostředí, musí zvýšit metabolismus). Conway a Martin (2000a) k tomu dodávají, že stejně tak se energetické náklady inkubujícího jedince zvýší, pokud okolní teplota překročí určitou horní kritickou mez, kdy se pták musí bránit přehřívání organismu. Tyto trendy vyšších energetických nákladů v závislosti na teplotě ovlivňují inkubační rytmus samice. Při výkyvech teploty nad a především pod kritickou mez tráví více času mimo hnízdo, zřejmě proto aby si potřebnou energii doplnila (Conway a Martin 2000a).

Důležitý je také efekt hnízda. Wahlsberg a King (1978) zjistili při porovnání úrovně metabolismu inkubující samice odpočívající v hnízdě a jedince trávícího noc na stromě mimo hnízdo, že efekt hnízdního mikroklimatu a izolace hnízda více než kompenzoval ztráty tepla přes hnízdní nažinu, takže trávit noc na větvi bylo energeticky náročnější než zahřívát vejce v hnízdě. Hnízdo jako velmi příjemné prostředí zmiňují i Zerba a Morton (1983a), efekt připouští i Vleck (1981), ale nezabýval se tím. Z vlastností dobře izolovaného hnízda však nevyplývá, že inkubující pták nemusí uvažovat o svých energetických potřebách (Wahlsberg a King 1978).

Existuje určité minimální množství potravy, které musí jedinec za den sníst, aby si udržel energetickou rovnováhu. Inkubující samice však má na vyhledávání potravy méně času.

Větší energetické náklady vyžaduje také ohřívání vychladlé snůšky po návratu samice do hnízda (Vleck 1981). Proto je přerušovaná inkubace energeticky náročnější, než kdyby samice seděla v hnízdě neustále. Je tedy výhodnější, aby fáze nepřítomnosti na hnízdě byly co nejméně časté. Musí být však o to delší, aby si samička našla dostatek potravy, a zde opět naráží na teplotní potřeby embryí.

2.5 Fáze inkubace

Embryo se během postupující inkubace vyvíjí, mohou se tedy měnit i jeho tepelné nároky, čemuž by inkubující samice měla přizpůsobit své chování. Mnoho autorů uvádí lehký vzrůst teploty vajec během inkubace (Haftorn a Reinertsen 1985, Zerba a Morton 1983a; ale žádná závislost Weathers a Sullivan 1989), především na jejím začátku to může souviset s vyvíjejícími se teplotně-transportními vlastnostmi hnízdní nažiny (Zerba a Morton 1983a). Udržení vyšší teploty vajec by samice mohla dosáhnout větší celkovou dobou strávenou na hnízdě, ale tato souvislost nebyla prokázána (Weeden a Strenger 1966). Pouze bylo zjištěno, že samice upravuje svůj inkubační rytmus délkou a frekvencí fází strávených mimo hnízdo – ale bez změny procentuální přítomnosti na hnízdě (Joyce et al. 2001). Během postupující inkubace také bylo zaznamenáno zvýšení minimální teploty vajec během nepřítomnosti samice (Weathers a Sullivan 1989, ale Haftorn 1979 nepotvrdil). To by mohlo naznačovat zvýšení teplotních nároků zárodků. Možnou zvyšující se úroveň zahřívání vajec během inkubace naznačuje i zvětšující se spotřeba kyslíku inkubující samice, tedy zvýšení jejího metabolismu (Haftorn a Reinertsen 1985).

Webb (1987) při mezidruhovém srovnání potvrzuje růst přesnosti regulace teploty vajec s pokročilejšími stádii inkubace, což může být výsledkem přísnějších požadavků starších embryí. Samice je také ochotnější více investovat do vyvinutějších zárodků. S rostoucí investicí do snůšky je pro ni totiž výhodnější úspěšně vyvést stávající mláďata než znovu zahrázdit. V závislosti na fázi inkubace jsou teplotní nároky embryí druhově velmi specifické, stejně jako vliv stáří zárodku na jeho odolnost proti extrémním teplotám.

2.6 Kondice samice – věk, hmotnost

Inkubační rytmus každé jednotlivé samice závisí i na její aktuální kondici a zkušenostech. Joyce et al. (2001) uvádí rozdíly v délce a četosti fází nepřítomnosti na hnízdě dle věku samice. Starší podnikaly méně delších výletů, trávily tedy více času na hnízdě, což má pozitivní vliv na snůšku. Důvodem by mohla být jejich větší zkušenost nebo získání kvalitnějšího samce s lepším teritoriem, kde je více dostupné potravy. Kondice a hmotnost samice by mohla na její inkubační chování také mít vliv, ale dosavadní studie to nepotvrzují (Martin a Ghalambor 1999, Conway a Martin 2000b).

2.7 Fyzikální vlastnosti hnízda – orientace, vlhkost hnízda, izolační vlastnosti výstelky

Pěvci kladou svá vejce do hnízd, jejichž konstrukce a umístění určuje hnízdní mikroklima. Na typu hnízda závisí rychlost ochlazování vajec (Martin a Ghalambor 1999), což ovlivňuje inkubační chování samice.

Jedním z hlavních parametrů určující vlastnosti hnízda je jeho orientace. Ptáci s vchodem do hnízda umístěným ve stejném směru jako většina ostatních mají vyšší hnízdní úspěšnost než ti, kteří se od převažujícího směru zásadně liší (Austin 1974). Existuje tedy nějaká optimální orientace hnízda, které se většina ptáků drží. Vchod je většinou volen tak, aby se do hnízda neopíralo polední slunce, protože by mohlo způsobit přehřátí snůšky (Verbeek 1981, Zerba a Morton 1983a, Högstedt 1978). Navíc severně až východně orientované hnízdo je vystaveno slunečním paprskům ráno, kdy je teplota většinou nižší a ohřátí hnízda a vajec naopak nevadí. Dalším důležitým faktorem je směr převládajících větrů. Ptáci se větru většinou snaží vyhnout a tedy otevřít své hnízdo do závětrí (Zerba a Morton 1983a). Najdou se ale i výjimky, kdy při pozdějším zahníždění naopak nastavují vchod v té době již teplému větru (Austin 1974). Prokázaný vliv na vchod do hnízda má také sklon svahu v kopcovitém terénu, kde převažuje směr dolů z kopce, možná kvůli tekoucí vodě (Verbeek 1981). S orientací hnízda může také souviset nebezpečí predace. Nižší predace byla zaznamenána u hnízd přes poledne zastíněných (Högstedt 1978). Zjevně to ale závisí na aktivitě predátora, protože u druhu s nočními predátory tato souvislost nebyla potvrzena (Verbeek 1981).

Na hnízdním mikroklimatu se podílí také vlhkost hnízda. Haftorn (1978b) sice její vliv na přítomnost samice v hnízdě neprokázal, ale může ovlivňovat různá měření, která ji neberou

v úvahu. Například Halupka (1994) ve své studii nevysvětlil dostatečnou variabilitu energetických potřeb samice pomocí okolní teploty, jak očekával. Jako možné vysvětlení uvádí právě vlhkost hnízda, kterou do analýzy nezahrnoval.

Vlhkost může také ovlivňovat izolační vlastnosti hnízda. Kromě toho izolační vlastnosti a tím rychlost ochlazování vajec během samičí nepřítomnosti ovlivňuje i použitý materiál a preciznost konstrukce hnízda. Čím je hnízdo hůře izolované od okolního prostředí, tím vejce rychleji chladnou a samička se musí dříve vracet na hnízdo (White a Kinney 1974).

3 Inkubace lindušky luční a slavíka modráčka

Během další práce se budu zabývat inkubačním chováním dvou druhů pěvců - lindušky luční (*Anthus pratensis*) a slavíka modráčka tundrového (*Luscinia s. svecica*). Tyto poměrně malé druhy si jsou hlavními rysy hnízdění velice podobné. Tvoří monogamní páry (polygynie je výjimečná). Na zemi si staví miskovité hnízdo kryté vegetací. Do něj samice postupně naklade 3-5 vajec u lindušky, 5-6 vajec u slavíka. Samice inkubuje sama, začíná s posledním vejcem a sezením na vejcích stráví 13 až 14 dní. Někdy je pozorován samec přikrmující samici během inkubace na hnízdě i mimo něj (přehled viz Cramp 1988).

Při pozorování obou druhů ve vrcholových partiích Krkonoš byl v jejich inkubačním chování prokázán rozdíl (Kovařík et al. 2004). U lindušek byl zaznamenán vyrovnanější průběh inkubace a kratší doba denní aktivity. Slavíci modráčci vylétávali z hnízda až do pozdního večera, také celkový počet jejich výletů za den byl vyšší než u lindušek. Lindušky se tedy byly schopny nakrmit během kratší aktivní periody při vyrovnanější frekvenci inkubace a večer v době chladnějších teplot už nepřetržitě seděly na hnízdě. Jako možné vysvětlení tohoto jevu uvádí Kovařík et al. (2004) rozdílnou evoluční minulost těchto druhů - zatímco linduška luční je ve střední Evropě běžně hnízdícím druhem, slavík modráček tundrový je severským poddruhem, který má u nás jen izolovanou malou populaci doplňovanou imigrací. Je tedy pravděpodobně přizpůsoben delšímu světelnému dni. Další možností je také lepší využívání místní potravní nabídky linduškami. Zjištěná vyšší líhivost vajec lindušek může být důsledkem jejich efektivnějšího inkubačního chování a lepšího přizpůsobení klimatickým podmínkám v Krkonoších.

4 Sledování inkubačního chování

4.1 Metody a jejich vliv na pozorované ptáky

Pokud se chceme pokusit porozumět ptačímu chování během hnízdění, musíme být při pozorování v přirozeném prostředí velmi opatrní a svou přítomností ptáky co nejméně ovlivňovat, abychom nepozorovali jen jejich reakce na naše vyrušování. Bohužel každá metoda pozorování s sebou ve větší nebo menší míře nese toto riziko a vždy musíme počítat s tím, že výsledek jsme ovlivnili přítomností pozorovatele nebo monitorovací techniky. Ve většině studií se proto určitou technikou sledují jen některá hnízda a zbytek slouží jako kontrolní. Ta se navštěvují jen jednou za několik dní pro zaznamenání stavu hnízda. Ani kontroly tedy nejsou zcela bez vlivu člověka. Vzhledem k nim se poté posuzuje vliv použité techniky na experimentální hnízda.

Pro pozorování hnízdících ptáků se vedle přímého sledování dalekohledem nejčastěji používají různé teplotní sondy v hníždě či ve vejcích a v poslední době stále oblíbenější videokamery nebo automatické fotoaparáty.

4.1.1 Dataloggery

Dataloggery zaznamenávají v nastavených časových intervalech údaje o hnízdění zkoumaných druhů ptáků prostřednictvím různě umístěných teplotních sond. Pokud nás zajímá konkrétní teplota vajec, musí se měřit přímo v nich (Huggins 1941, Davis et al. 1984, Zerba a Morton 1983a). Používají se vejce umělá, vejce jiných běžných druhů podobná zkoumaným, ale i vejce sledovaného druhu, která se umístěním sondy znehodnotí (Wahlsberg a King 1978, Haftorn 1988, Zerba a Morton 1983b).

Podle teploty vajec lze také určit inkubační rytmus samice (např. Weathers a Sullivan 1989, Haftorn 1979, Morton a Pereyra 1985). Prudká změna teploty (výkyv v grafu) znamená přilet či odlet samice z hnízda, můžeme tak určit délku výletů i přítomnosti na hníždě. Přesnost této metody ověřovali autoři většinou přímým pozorováním, ale neuvedli výsledky srovnání, tedy jestli výlety samice odpovídaly změnám v teplotním grafu (Zerba a Morton 1983b, Morton a Pereyra 1985). Někteří autoři k určení inkubačního rytmu umisťují sondy ne do vajec, ale do hnízda mezi vejce (např. Conway a Martin 2000a, Joyce et al. 2001, Haftorn 1978a, Kovařík et al. 2003). Nejistili tak sice teplotu vajec, ale k určení přítomnosti samice v hníždě to stačilo.

Bohužel se nezmiňují o spolehlivosti této techniky, ani o jejím vlivu na inkubující samici. Joyce et al. (2001) uvádí jen kontrolní natáčení jednoho hnízda pro srovnání aktivity samice. Nenapsal o žádných nesrovnalostech, předpokládám tedy, že výsledky z dataloggeru a videozáznamu si odpovídaly. Stejně tak natáčení několika hnízd bez dalších podrobností zmiňuje i Haftorn (1978a). Pouze Joyce et al. (2001) porovnávali hnízda se sondami s kontrolami a rozdíl v míře predace nezjistil.

Společně s teplotou hnízda se často měří i teplota vzduchu v okolí hnízda (viz např. Conway a Martin 2000a, Weathers a Sullivan 1989, Zerba a Morton 1983b). Při použití dataloggerů s dvěma sondami je možné porovnat teplotu v hnízdě s okolní a zjistit tak vliv teploty prostředí na chování inkubující samice, případně posoudit použitelnost dat získaných v teplejších částech dne, kdy teplota okolního vzduchu dosahuje teploty v hnízdě. Údaje zaznamenané čidlem u hnízda lépe vypovídají o mikroklimatu hnízdního místa než často používané záznamy meteorologických stanic (Kovařík et al. 2003).

Při záznamu teploty je důležitá délka časového intervalu mezi jednotlivými záznamy. Uvádí se délka od několika sekund až po několik minut. Pro určování inkubačního rytmu se neosvědčil interval pěti minut (Haftorn 1978a), protože nezaznamenal všechny výlety samice, které mohly být i kratší. Tří minutový interval už ale byl použit bez výhrad (Zerba a Morton 1983b, Morton a Pereyra 1985). U druhů s krátkými výlety samice z hnízda (např. Halupka 1994 – průměrná délka nepřítomnosti samice 4 minuty), bych ale i tento interval považovala za příliš dlouhý k zaznamenání veškeré aktivity.

4.1.2 Video

Nahrávání hnízda na video lze použít k různým účelům. Často se podle záznamu určuje predátor, který monitorované hnízdo navštívil (viz např. Stake a Cimprich 2003, Small 2005, King a Degraaf 2006). Výhodou oproti jiným metodám v tomto případě je, že zachytí i predátory, kteří nezanechají v hnízdě žádné stopy (McCallum a Hannon 2001). V odhalení predátorů je videozáznam až o 50 % účinnější než fotografování predačních událostí (Liebezeit a George 2003). Dále se kamery využívají k pozorování aktivity rodičů při krmení mláďat (Welling et al. 1997, Martin et al. 2000), případně k určování přinášené kořisti u dravců (Booms a Fuller 2003, Margalida et al. 2006, Delaney et al. 1998, Reif a Tornberg 2006) a v neposlední řadě k

monitorování hnízda během inkubace, určení inkubačního rytmu samice a případné zachycení krmení samice samcem (Martin a Ghalambor 1999, Pearse et al. 2004).

Videokamery se zvláště v posledních letech používají miniaturní, vyrobené přímo pro instalaci v terénu. Podle možností a potřeb se umísťují 10 cm až 2 m od hnízda. V korunách stromů může být problém s větvemi zakrývajícími ve větru výhled (McQuillen a Brewer 2000), v otevřených krajinách zase s nápadností kamery. Limitujícím faktorem pro snímání je dostatek světla, proto je většina použitých kamer citlivá na infračervené světlo vyzařované přidanými diodami. Světlo o vlnové délce 940-950 nm je pro obratlovce neviditelné (Thompson et al. 1999), neovlivňuje tedy ptáky ani predátory (Sanders a Maloney 2001, Sabine et al. 2005) a přitom umožní zachytit veškerou aktivitu kolem hnízda i v noci.

Nahrává se na pomaloběžná (time-lapse) videa, která umožňují zaznamenat určitý počet obrazů za sekundu, v poslední době často i přímo na harddisky datových sběrnic. Nejčastěji se používá 4 až 6 obrazů/s, které postačují k zaznamenání všech aktivit na hnízdě a přitom je dobře využita kapacita používaných médií (např. 3 hod. VHS kazeta stačí na 27 hodin záznamu). Videokazety je tedy nutné pravidelně měnit, což se neobejde bez přiblížení se k hnízdu. Kvůli co nejmenšímu rušení hnízdicích ptáků je důležité, aby video bylo umístěno co nejdále od hnízda (až 90 m kabel – Sanders a Maloney 2001), zvláště v otevřené krajině. King a Degraaf (2006) uvádí možnost bezdrátového přenosu signálu z kamery až do vzdálenosti 200m, kde nutnost přibližovat se k hnízdu odpadá. Margalida et al. (2006) při pozorování hnízdění dravců úspěšně použili vysílání signálu i na kilometrové vzdálenosti. Možnosti bezdrátového přenosu se odvíjí od úrovně technického vybavení a členitosti krajiny. S postupujícím technickým pokrokem se také nabízí použití digitálních technik (Reif a Tornberg 2006).

Na stejném místě jako videorekordér bývá umístěna i baterie, vše ve voděodolných obalech a dobře skryto. Při vhodných klimatických podmínkách je možné použít k napájení alternativního zdroje energie – solární panely či miniaturní větrné elektrárny (Margalida et al. 2006, Kristan et al. 1996).

Instalace a přítomnost kamery v blízkosti hnízda ovlivňuje hnízdící ptáky v závislosti na druhu, jednotlivci, okolních podmínkách a především stádia hnízdění (Pietz a Granfors 2000). Vlivem monitorování dochází k opuštění zhruba 10 až 20 % hnízd, což je více než u kontrolních hnízd (Pietz a Granfors 2000, Liebezeit a George 2003, Renfrew a Ribic 2003). Nejčastěji došlo k opuštění hnízda, když byla kamera instalována v ranných fázích hnízdění (Stake a Cimprich

2003, Schaefer 2004). Autoři proto doporučují umisťovat kamery až po kompletaci snůšky (Schaefer 2004), případně až po vylíhnutí (Pietz a Granfors 2000). Stake a Cimprich (2003) vyvinuli metodu, kterou se jim v jednom pokusném roce podařilo plně předcházet opuštění hnízda. Vyhýbali se instalaci kamery před započítím inkubace a odstranili kameru od hnízda, pokud se samice nevrátila do hodiny od jejího umístění. Nakonec přestali používat i kamufláž kamery a ramene, na kterém byla uchycena, protože to zvětšovalo objem zařízení a tím možná i jeho nápadnost. Small (2005) k tomu přidal ještě několikadenní aklimatizaci na kameru, během této doby byla postupně přibližována k hnízdu. To však podle mě vyžadovalo častější manipulaci v okolí hnízda a možná proto se míra opuštění hnízd pohybovala kolem 25 %. Kromě samotné přítomnosti kamery může mít na ptáky vliv i její vzdálenost od hnízda. Renfrew a Ribic (2003) uvádí pro stejný druh téměř dvojnásobnou míru opuštění než Thompson et al. (1999) a jako možné vysvětlení vidí právě umístění kamer mnohem blíže k hnízdům. Jak daleko lze kameru od hnízda umístit záleží na vlastnosti optiky kamery a možnostech prostředí. Ne vždy je možné dát kameru dál, aniž bychom snížili kvalitu obrazu.

Dalším rizikem videokamery umístěné u hnízda je možné zvýšené přilákání predátorů. Větší predaci monitorovaných hnízd oproti kontrolám ale studie nepotvrzují (Sanders a Maloney 2001, Liebezeit a George 2002), naopak v některých případech měla natáčená hnízda míru predace trochu nižší než hnízda kontrolní (Thompson et al. 1999, Small 2005). Při sledování 5 druhů pěvců na pastvinách uvádí Renfrew a Ribic (2003) nepatrně zvýšenou míru predace hnízd některých ze sledovaných druhů během inkubace, ale nic takového nepozorovali u hnízd s vylíhlymi mláďaty. Pouze v jednom případě byl predátor (medvěd) přilákan kamerou, zničil ji a hnízda si ani nevšiml (Liebezeit a George 2002).

4.1.3 Srovnání uvedených metod

Většina autorů se nezabývá výhodností používání dataloggerů pro sledování teplotního průběhu inkubace ani jejich vlivem na inkubující ptáky. Joyce et al. (2001) považují použití teplotní sondy v hnízdě a dataloggeru za vhodný způsob kvantifikace inkubačního rytmu u ptáků s otevřenými hnízdy. Jako hlavní výhody uvádí relativní levnost zařízení a šetření lidskými zdroji, protože odpadá nutnost přítomnosti pozorovatele u hnízda. Vzhledem k umístění sondy v hnízdě nebyl nutný zásah do snůšky jako u sond ve vejcích. Výhody shrnuje také Kovařík et al. (2003) - ze získaných dat je možné zjistit průběh inkubace v hnízdě po několik dní, v této době není nutné

hnízdě navštěvovat a výsledky tedy nejsou ovlivněny lidskou přítomností, inkubaci je možné sledovat i v noci a za špatného počasí, zároveň lze zaznamenat přesný čas případné predace snůšky a určit tak typ predátora. Předpokladem spolehlivého měření je ale správné umístění sondy do hnízda, kdy se nelze vyhnout vyrušení samice a manipulaci s hnízdem.

Technika videomonitoringu je v mnoha studiích detailně popisována. Její použití přináší řadu výhod. Oproti použití dataloggerů je to především zachycení všech událostí na hnízdě s maximální přesností. Záznam lze také následně opakovaně prohlížet se zaměřením se na konkrétní detaily chování. Čas nahraný zároveň s obrazem umožňuje přesné určení délky jednotlivých událostí (Booms a Fuller 2003, Sykes et al. 1995).

Jednou z nevýhod použití videokamer je možnost selhání vybavení, způsobující často několikahodinové výpadky záznamu. Mezi technickými problémy autoři uvádí například selhání baterií (Sabine et al. 2005, Thompson et al. 1999), vypadávání konektorů k videu ve voděodolném pouzdře (McQuillen a Brewer 2000), vlhkost v krabici na video (Thompson et al. 1999), kondenzaci vody na čočce kamery (Margalida et al. 2006) či přerušení kabelů (Booms a Fuller 2003, Thompson et al. 1999, Margalida et al. 2006). Pro ochranu kabelů před hlodavci používal Delaney et al. (1998) úspěšně zahradní hadici. Mezi další často zdůrazňované nevýhody patří velké finanční náklady (McCallum a Hannon 2001, Booms a Fuller 2003, Williams a Wood 2002) a poměrně dlouhý čas na zpracování videokazet (Sykes et al. 1995). Neméně důležitou nevýhodou je i rušení hnízdicích ptáků instalací a přítomností kamery (viz výše).

4.2 Praktické srovnání

Ke sledování inkubačního chování ptáků jsou dvě výše uvedené metody vhodné a relativně osvědčené. Nikdo se však nezabýval jejich přímou konfrontací. Vliv těchto metod na sledované ptáky byl probrán výše, kterou metodu však použijeme často závisí nejen na objektu zájmu ale také na tom, co se nám vyplatí. Ideální metoda by měla zachytit všechny události při co nejmenších nákladech. Pokud nás tedy zajímá inkubační rytmus samice, měli bychom si vystačit s teplotní sondou v hnízdě, z grafu můžeme následně odečíst kdy samice vyletěla z hnízda a kdy se opět vrátila. Jak spolehlivě ale záznam tyto intervaly ukáže, pokud například teplota okolí bude podobná teplotě v hnízdě nebo bude hnízdo zahříváno přímými slunečními paprsky? Pro zjištění těchto i případných jiných nepřesností byla hnízda dvou druhů pěvců opatřena teplotní sondou a nahrávána zároveň na videozáznam a výsledky obou metod byly porovnány.

4.2.1 Metodika

V této přípravné studii byly zpracovány videonahrávky a záznamy z dataloggerů z jednoho hnízda lindušky luční a pěti hnízd slavíka modráčka pořízené v roce 2006 ve švédském národním parku Abisko (68°21'N, 18°49'E). Lokalita se nachází 200 km severně od polárního kruhu v nadmořské výšce kolem 400 metrů. Ptáci zde hnízdí v poměrně otevřené, často vlhčí krajině se skupinkami nízkých bříz (Peakall 1956).

K záznamu teploty byl použit datalogger (HOBO 4-Channel External Data Logger) se dvěma externími čidly. Jedna sonda s teplotním čidlem chráněným před deštěm a přímým sluncem byla umístěna do 1 m od hnízda, snímala tedy teplotu okolí. Druhý senzor byl instalován do výstelky hnízda, zaznamenával teplotu v hníždě, jejíž změny sloužily k určení přítomnosti samice. Datalogger ve voděodolném pouzdře byl ukryt v blízkosti hnízda. Paměťová kapacita použitých dataloggerů umožňovala při snímání v minutových intervalech zaznamenat až 11 dní inkubace (Kovařík et al. 2003).

Miniaturní videokamera (HIRES, IR69) upevněná na tyčce byla umístěná cca 1 m od hnízda tak, aby co nejlépe zachycovala dění v hníždě. Obraz byl nahráván na time-lapse video (Mitsubishi HS-1096) rychlostí 5 obrazů za sekundu, což umožnilo zaznamenat 27-36 hodin záznamu podle použité videokazety (Brownie EQ180 VHS - 27h nahrávání, Maxell E-240M VHS - 36h). Video ve voděodolném obalu a baterie byly umístěny 15 metrů od hnízda.

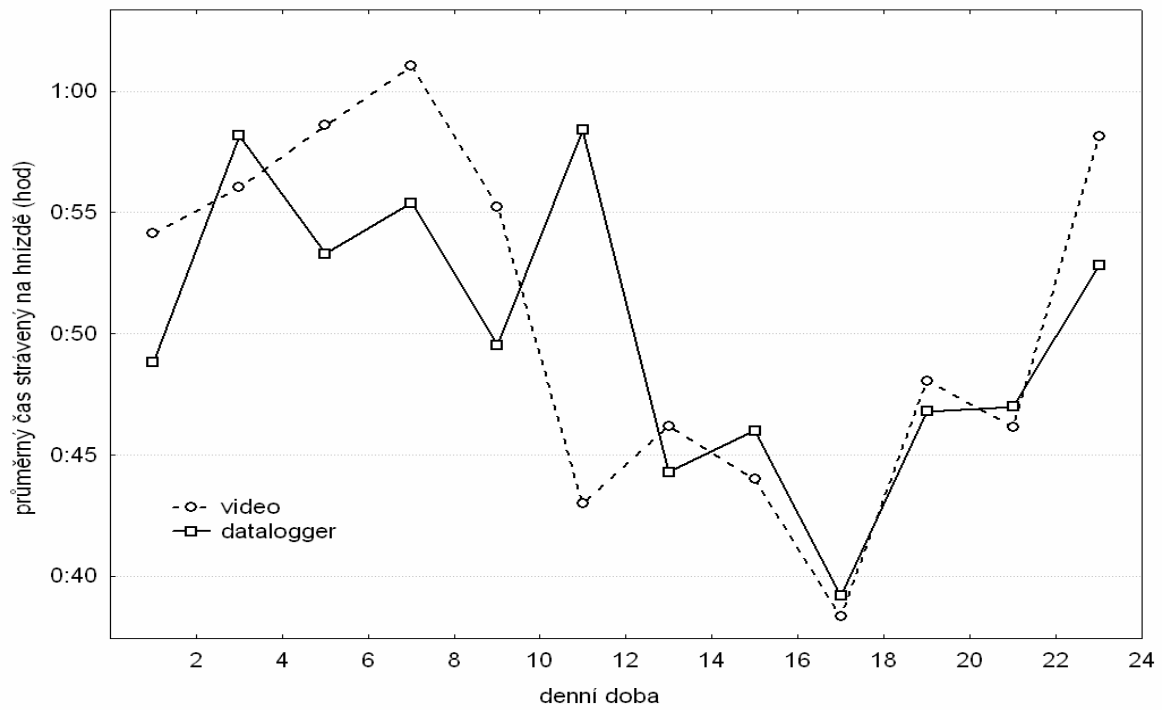
Záznamy z obou metod jsem nezávisle zpracovala. Z výkyvů grafu teploty v hníždě jsem odvodila intervaly přítomnosti samice a počet výletů z hnízda za hodinu. Stejně údaje jsem zapisovala při sledování videonahrávek, kde však bylo možné zaznamenat i další události (např. krmění samice samcem). Určila jsem celkový čas strávený samicí na hníždě, délku nepřítomnosti a počet výletů samice z hnízda pro každou hodinu. Výsledky jsem porovnála pomocí grafu průměrů všech hnízd pro každé dvě hodiny. V grafech nejsou zobrazeny chybové úsečky (hodnoty SE) a výsledky zatím nejsou statisticky podrobně vyhodnoceny, protože tato studie je pouze pilotní částí plánované další práce a data budou zpracována podrobněji po jejich navýšení.

4.2.2 Výsledky

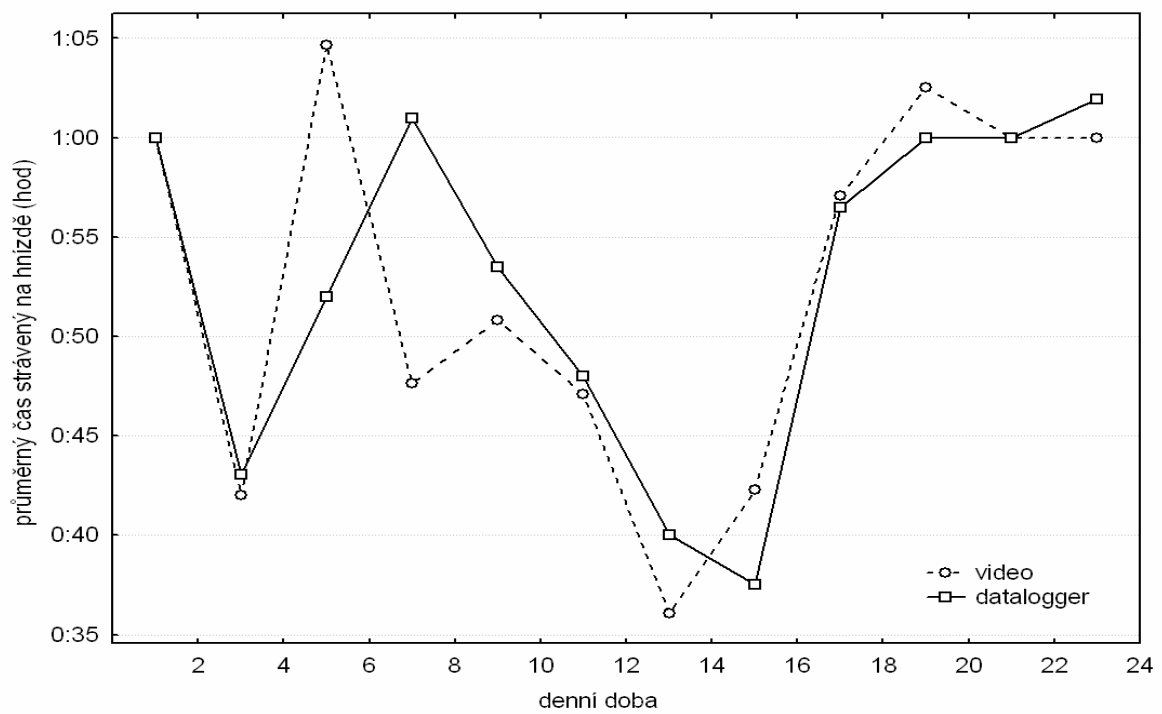
Průměrné hodnoty sledovaných veličin byly pro oba druhy podobné. Délka přítomnosti samice na hnízdě za hodinu se pohybovala u slavíka modráčka v rozmezí 37-60 minut (průměr 50 min., Obr. 1), u lindušky luční v rozmezí 36-60 minut (průměr 53 min., Obr. 2). Délka nepřítomnosti slavíka modráčka kolísala mezi 0-17 minutami (průměr 9,5 min., Obr. 3), u lindušky luční mezi 0-19 minutami (průměr 7 min., Obr. 4). Průměrný počet výletů za hodinu u slavíka modráčka se pohyboval v rozmezí 0-3 (průměr 1,8 výletů, Obr. 5), u lindušku luční také 0-3 (průměr 1,3 výletů za hodinu, Obr. 6).

Vidíme také, že linduška luční dosahovala maximální aktivity o několik hodin dříve než slavíci. Ti zase byli aktivnější do pozdních večerních hodin, kdy linduška už seděla na hnízdě nepřetržitě. Můžeme pozorovat i dobu určitého odpočinku s žádnou či minimální aktivitou - pro slavíky zhruba od půlnoci do osmé hodiny ranní, pro lindušku od deváté hodiny večerní do čtyř do rána (jde však zatím o předběžná data pouze z jednoho hnízda a obecnější závěry tak nelze vyvozovat). Odpovídalo by to nočnímu klidu, ale na studované lokalitě v době hnízdění je polární den. Ptáci přesto nejsou aktivní stále stejně.

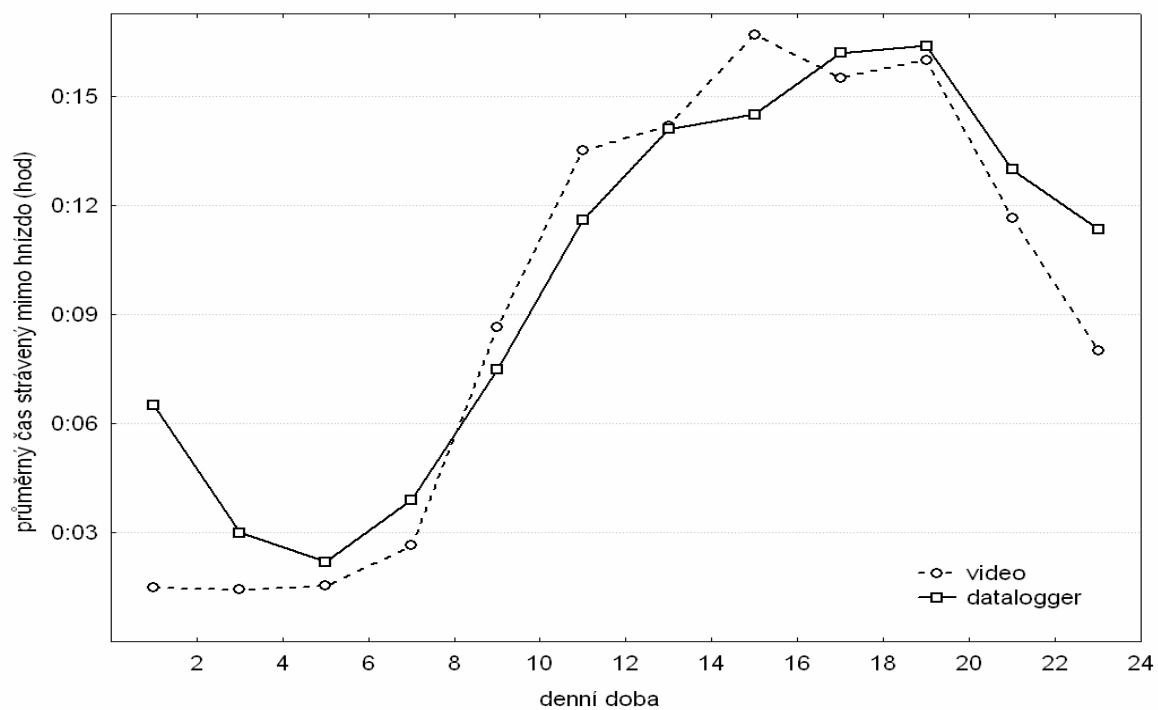
Porovnávané způsoby měření si podle výsledných grafů téměř odpovídají. Výrazný rozdíl je patrný jen v hodnotách celkové přítomnosti samice na hnízdě v poledních hodinách, kdy záznam z dataloggeru ukazuje podstatně delší dobu strávenou na hnízdě než byla skutečná.



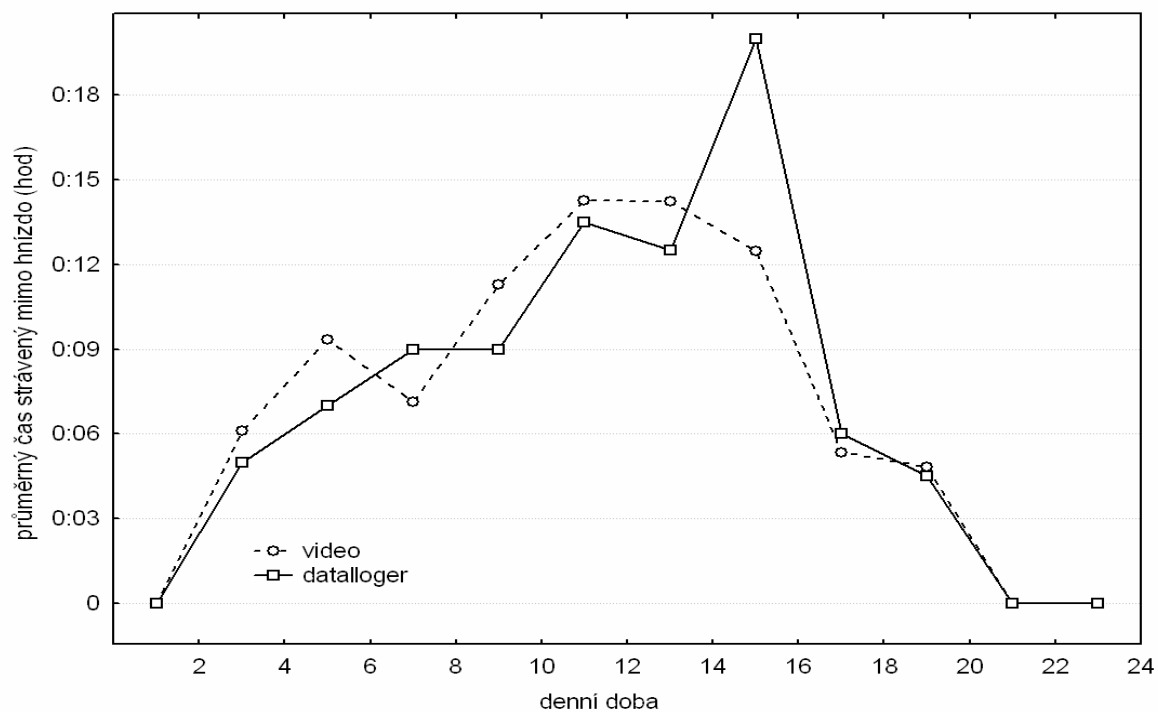
Obr. 1. Průměrný čas strávený samicí v hnízdě za hodinu v dané denní době – slavík modráček.



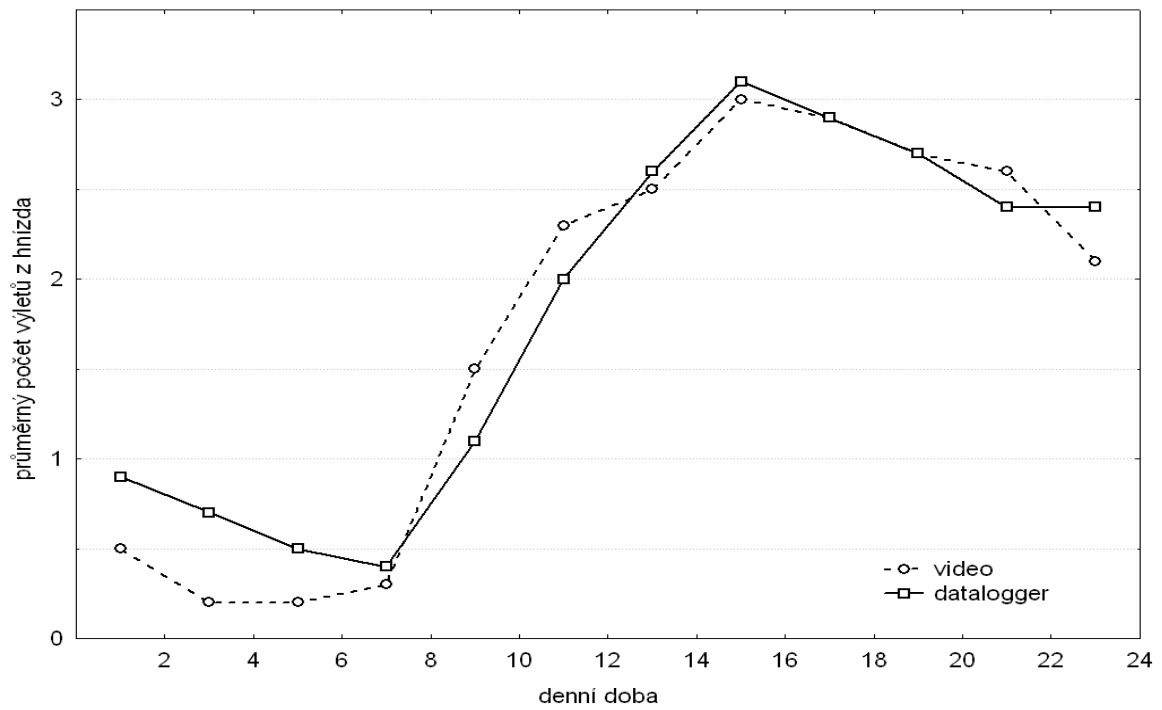
Obr. 2. Průměrný čas strávený samicí v hnízdě za hodinu v dané denní době – linduška luční.



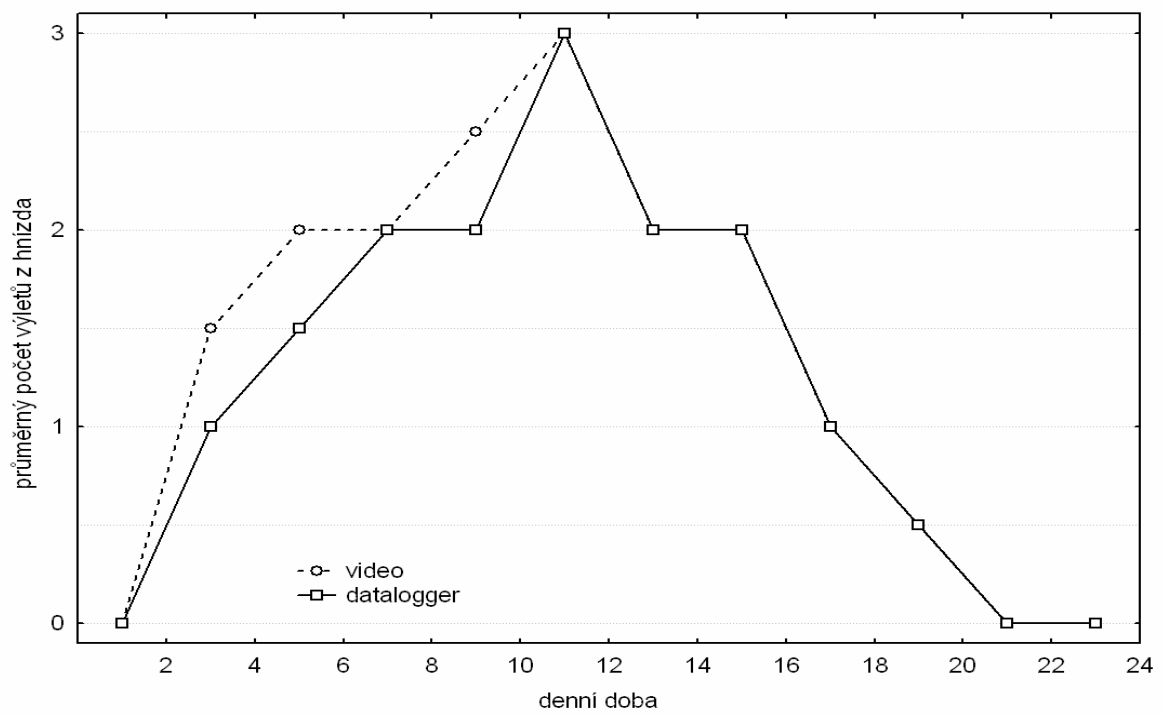
Obr 3. Průměrná délka nepřítomnosti samice za hodinu v dané denní době – slavík modráček.



Obr. 4. Průměrná délka nepřítomnosti samice za hodinu v dané denní době – linduška luční.



Obr. 5. Průměrný počet výletů samice z hnízda za hodinu v dané denní době – slavík modráček.



Obr. 6. Průměrný počet výletů samice z hnízda za hodinu v dané denní době – linduška luční (od 10 hodin se křivky překrývají).

4.2.3 Diskuse

Obě metody se osvědčily a při jejich srovnání nebyly odhaleny žádné větší nedostatky. Nejlépe si odpovídaly při porovnání počtu výletů a době nepřítomnosti samice na hnízdě. Ve srovnání času přítomnosti samice na hnízdě se objevují větší odchylky, to ale může být způsobeno delšími časovými úseky než při nepřítomnosti a tím větším rozsahem kolísání hodnot. Výraznější nepřestnost se podle očekávání projevila v poledních hodinách. Okolní teplota je v tomto období natolik vysoká, že teplota v hnízdě při nepřítomnosti samice nepoklesne tolik, abychom to v záznamu z dataloggeru byli schopni rozlišit. Na záznamu lindušky se podobná nepřesnost objevila v ranních hodinách, ale v tomto případě jde spíše o artefakt zpracování dat (některé výlety samic z hnízda na přelomu mezi celými hodinami mohou být různými metodami započítány do různých denních intervalů), případně možný vliv přímého ozáření sluncem, které může zvýšit teplotu v hnízdě. Za další odchylku měřených hodnot, která se vyskytla v grafu lindušky u průměrné doby nepřítomnosti samice v odpoledních hodinách, může pravděpodobně chybějící videozáznam z této doby. Drobná nepřesnost v grafech slavíka modráčka po půlnoci, která je viditelná především u nepřítomnosti samice (Obr. 3), vznikla pravděpodobně chybným vyhodnocením dat z dataloggerů, kdy změna teploty byla způsobena změnou polohy samice na hnízdě a ne odchodem z hnízda.

Pokud nás zajímá pouze inkubační rytmus samice, stačí tedy k jeho záznamu teplotní senzor umístěný v hnízdě. Oproti použití videokamery je toto zařízení levnější a jednodušší na instalaci i následnou obsluhu. Záznam z kazety nám však zaručuje stoprocentní jistotu, že samice z hnízda odlétla a umožňuje zaznamenat i další události v hnízdě a bezprostředním okolí. U videokamery se také během pořizování záznamu můžeme přesvědčit, že hnízdo je v zorném úhlu a obraz je celkově dobrý. Špatná instalace teplotní sondy se bohužel projeví až po stažení dat do počítače, kdy už je na nějakou úpravu umístění pozdě. Závěrem mého srovnání zatím je, že pokud se teplotní senzor do hnízda dobře umístí, je spolehlivost záznamu srovnatelná s videonahrávkou, tedy mimo nejteplejší hodiny dne.

Kromě srovnání metod můžeme v grafech pozorovat změny inkubačního rytmu samice v závislosti na denní době. Zajímavý je klidový režim v nočních hodinách během polárního dne. Ptáci i přes absenci tmy v noci sedí v hnízdě několik hodin téměř nepřetržitě. Při srovnání chování obou druhů je zřejmé, že linduška měla vrchol své denní aktivity výrazně posunutý oproti slavíkům. Podobně vyšlo porovnání těchto dvou druhů také ve studii Kovaříka et al.

(2004) ve vrcholových partiích Krkonoš. Tam byla delší a pozdější aktivita slavíka modráčka vysvětlována rozdílnou evoluční minulostí těchto druhů a jeho pravděpodobnému přizpůsobení delšímu světlému dni. Z mých předběžných výsledků vyplývá, že v severské lokalitě je aktivita slavíka modráčka v souvislosti s denní dobou podobná jako ve střední Evropě. Zda to samé můžeme říct i o lindušce, nebo tato jedna linduška zahrnutá do srovnání měla denní aktivitu vzhledem k modráčkům náhodně posunutou, bude možné říct až po získání a zpracování většího množství dat.

5 Závěr

Zjistila jsem, že inkubační chování ptáků je ovlivněno širokou škálou klimatických, fyziologických a ekologických faktorů. Inkubující samice často musí řešit konflikt mezi vlastními potřebami a teplotními nároky embryí ve vejcích. Vhodným přizpůsobením inkubačního rytmu dosáhne úspěšného vyvedení mláďat. Toto téma je zkoumané již poměrně dlouho a řadu prvních závěrů potvrzují i nejnovější studie. Dnes se autoři pokoušejí zachytit všechny faktory v komplexních modelech, což se neobejde bez detailního zkoumání jednotlivých vlivů různých manipulací s hnízdy a snůškami i třeba v laboratorních podmínkách. Velká pozornost se věnuje především energetickým potřebám samice a riziku predace.

Pro pozorování ptáků je třeba užít nějakých pomůcek – od dalekohledu až po miniaturní videokamery. Velký rozvoj techniky v posledních letech vytváří prostor pro zdokonalení monitoringu ptačích hnízd. Budoucnost by mohl mít především bezdrátový přenos dat z kamer na velké vzdálenosti, který by minimalizoval přibližování pozorovatelů k hnízdu. Také zmenšování videokamer při zachování či zlepšení jejich optických vlastností by jistě bylo přínosem, protože čím menší objekt k hnízdu umístíme, tím méně sledované ptáky ovlivníme.

Mé orientační srovnání spolehlivosti záznamu dataloggerů a kamer během inkubace naznačuje, že méně nákladná metoda může být minimálně pro některé úkony dostatečně účinná. Předmětem dalších studií bude rozšíření tohoto srovnání pro větší počet hnízd obou druhů ve dvou lokalitách. Při větším množství dat také budu moci lépe vyhodnotit inkubační rytmus samice a porovnat inkubační chování obou uvedených druhů.

6 Použitá literatura

- Austin, G. T. (1974) Nesting success of the Cactus Wren in relation to nest orientation. *Condor* 76(2): 216-217.
- Booms, T. L., Fuller, M. R. (2003) Time-lapse video system used to study nesting Gyrfalcons. *Journal of Field Ornithology* 74(4): 416-422.
- Booth, D. T., Jones, D. N. (2001) Underground nesting in the megapodes. – In: Deeming, D. C. (ed.) *Avian incubation. Behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Briskie, J. V., Sealy, S. G. (1989) Determination of clutch size in the Least Flycatcher. *Auk* 106: 269-278.
- Conway, C. J., Martin, T. E. (2000a) Effects of ambient temperature on avian incubation behaviour. *Behavioral Ecology* 11(2): 178-188.
- Conway, C. J., Martin, T. E. (2000b). Evolution of passerine incubation behaviour: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* 54(2): 670-685.
- Cramp, J. S. (ed.) 1988. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East, and North Africa*. Vol. V. New York: Oxford University Press.
- Davis, S. D., Williams, J. B., Adams, W. J., Brown, S. L. (1984) The effect of egg temperature on attentiveness in the Belding's Savannah Sparrow. *Auk* 101(3): 556-566.
- Deeming, D. C. (2001a) Importance and evolution of incubation in avian reproduction. – In: Deeming, D. C. (ed.) *Avian incubation. Behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Deeming, D. C. (2001b) Behaviour patterns during incubation. – In: Deeming, D. C. (ed.) *Avian incubation. Behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Delaney, D. K., Grubb, T. G., Garcelon, D. K. (1998) An infrared video camera system for monitoring diurnal and nocturnal raptors. *Journal of Raptor Research* 32(4): 290-296.
- Haftorn, S. (1978a) Egg-laying and regulation of egg temperature during incubation in the Goldcrest *Regulus regulus*. *Ornis Scandinavica* 1(1): 2-21.
- Haftorn, S. (1978b) Energetics of incubation by the Goldcrest *Regulus regulus* in relation to ambient air temperatures and geographic distribution of the species. *Ornis Scandinavica* 9: 22-30

- Haftorn, S. (1979) Incubation and regulation of egg temperature in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scandinavica* 10(2): 220-234.
- Haftorn, S. (1988) Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the 'physiological zero temperature' during their absences from the nest. *Ornis Scandinavica* 19(2): 97-110.
- Haftorn, S., Reinertsen, R. E. (1985) The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102(3): 470-478.
- Halupka, K. (1994) Incubation feeding in Meadow Pipit *Anthus pratensis* affects female time budget. *Journal of Avian Biology* 25(3): 251-253.
- Hansell, M. H., Deeming, D. C. (2001) Location, structure and function of incubation sites. – In: Deeming, D. C. (ed.) *Avian incubation. Behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Hatchwell, H. J., Fowled, K., Ross, J., Russell, A. E. (1999) Incubation behavior of Long-tailed Tits: why do males provision incubating females?. *Condor* 101(3): 681-686.
- Högstedt, G. (1978) Orientation of the entrance in Tawny Pipit *Anthus campestris* nests. *Ornis Scandinavica* 9(2): 193-196.
- Huggins, R. A. (1941) Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology* 22(2): 147-158.
- Johnson, L. S., Kermott, L. S. (1992) Why do male House Wren feed their incubating mates so rarely? *American Midland Naturalist* 127: 200-203.
- Joyce, E. M., Sillett, T. S., Holmes, R. T. (2001) An inexpensive method for quantifying incubation patterns of open-cup nesting birds, with data for Black-throated Blue Warblers. *Journal of Field Ornithology* 72(3): 369-379.
- Kelly, J. P. (1993) The effect of nest predation on habitat selection by Dusky Flycatchers in limber pine-juniper woodland. *Condor* 95: 83-93.
- King, D. I., Degraaf, R. M. (2006) Predators at bird nests in a northern hardwood forest in New Hampshire. *Journal of Field Ornithology* 77(3): 239-243.
- Kovařík, P., Pavel, V., Chutný, B. (2003) Inkubační chování lidušky luční (*Anthus pratensis*) a slavíka modráčka tundrového (*Luscinia s. svecica*) ve vrcholových partiích Krkonoš. Sborník abstraktů z konference Zoologické Dny 2003. Brno.

- Kovařík, P., Pavel, V., Chutný, B. (2004) Rozdíly v inkubačním chování dvou na zemi hnízdících druhů pěvců v horských podmínkách. Sborník abstraktů z konference Zoologické Dny 2004. Brno.
- Kristan, D. M., Golightly R. T. Jr., Tomkiewicz, S. M. Jr. (1996) A solar-powered transmitting video camera for monitoring raptor nests. *Wildlife Society Bulletin* 24: 284-290.
- Lack, D. (1940) Courtship feeding in birds. *Auk* 57:169-178.
- Liebezeit, J. R., George, T. L. (2002) Nest predators, nest-site selection, and nestling success of the Dusky Flycatcher in a managed ponderosa pine forest. *Condor* 104: 507-517.
- Liebezeit, J. R., George, T. L. (2003) Comparison of mechanically egg-triggered cameras and time-lapse video cameras in identifying predators at Dusky Flycatcher nests. *Journal of Field Ornithology* 74(3): 261-269.
- Lyon, B. E., Montgomerie, R. D. (1987) Ecological correlates of incubation feeding: a comparative study of high arctic finches. *Ecology* 68(3): 713-722.
- Margalida, A., Ecolan, S., Boudet, J., Bertran, J., Martinez, J., Heredia, R. (2006) A solar-powered transmitting video camera for monitoring cliff-nesting raptors. *Journal of Field Ornithology* 77(1):7-12.
- Martin, T. E., Ghalambor, C. K. 1999. Males Feeding females during incubation. I. Required by microclimate or constrained by nest predation?. *American Naturalist* 153(1): 131-139.
- Martin, T. E., Scott, J., Menge, C. (2000) Nest predation increases with parental activity: separating nest site and parental activity effects. *Proceedings of Royal Society, London. B* 276: 2287-2293.
- Mccallum, C. A., Hannon, S. J. (2001) Accipiter predation of American Redstart nestlings. *The Condor* 103(1): 192-194.
- Mcquillen, H. L., Brewer, L. W. (2000) Methodological considerations for monitoring wild birds nests using video technology. *Journal of Field Ornithology* 71(1): 167-172.
- Montgomerie, R. D., Watherhead, P. J. (1988) Risks and rewards of nest defence by parent birds. *Quarterly Review of Biology* 63: 167-187.
- Morgan, S. M., Ashley-Ross, M. A., Anderson, D. J. (2003) Foot-mediated incubation: Nazca Booby (*Sula granti*) feet as surrogate brood patches. *Physiological and Biochemical Zoology* 76(3): 360-366.

- Morton, M. L., Pereyra, M. E. (1985) The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the Dusky Flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk* 102(1): 25-37.
- Muchai, M., Plessis, M. A. (2005) Nest predation of grassland bird species increases with parental activity at the nest. *Journal of Avian Biology* 36: 110-116.
- Norment, C. J. (1995) Incubation patterns in Harris' Sparrows and White-crowned Sparrows in the northwest territories, Canada. *Journal of Field Ornithology* 66(4): 553-563.
- Peakall, D. B. (1956) Some notes on the Red-spotted Bluethroat. *British Birds* 46: 135-139.
- Pearse, A. T., Cavitt, J. F., Cully, J. F. (2004) Effects of food supplementation on female nest attentiveness and incubation mate feeding in two sympatric wren species. *Wilson Bulletin* 116(1): 23-30.
- Pietz, P. J., Granfors, D. A. (2000) Identifying predators and fates of grassland passerine nests using miniature video cameras. *Journal of Wildlife Management* 64(1): 71-87.
- Reid, J. M., Monaghan, P., Nager, R. G. (2001) Incubation and the costs of reproduction. – In: Deeming, D. C. (ed.) *Avian incubation. Behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Reif, V., Tornberg, R. (2006) Using time-lapse digital video recording for a nesting study of birds of prey. *European Journal of Wildlife Research* 52: 251–258.
- Renfrew, R. B., Ribic, C.A. (2003) Grassland passerine nest predators near pasture edges identified on videotape. *Auk* 120: 371-383.
- Royama, T. (1966) A re-interpretation of courtship feeding. *Bird Study* 13:116-129.
- Sabine, J., Meyers, J. M., Schweitzer, S. H. (2005) A simple, inexpensive video camera setup for the study of avian nest activity. *Journal of Field Ornithology* 76(3): 293-297.
- Sanders, M. D., Maloney, R. F. (2002) Causes of mortality at nests of ground-nesting birds in the Upper Waitaki Basin, South Island, New Zealand: a 5-year video study. *Biological Conservation* 106(2): 255-236.
- Schaefer, T. (2004) Video monitoring of shrub-nests reveals nest predators. *Bird Study* 51(2): 170-177.
- Sealy, S. G., McMaster, D. G., Peer, G. D. (2001) Tactics of obligate brood parasites to secure suitable incubators. – In: Deeming, D. C. (ed.) *Avian incubation. Behaviour, environment and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Skutch, A. F. (1949) Do tropic birds rear as many young as they can nourish? *Ibis* 91:430-455

- Skutch, A. F. (1953) How the male bird discovers the nestlings. *Ibis* 95:1–37.
- Small, S. L. (2005) Mortality factors and predators of Spotted Towhee nests in the Sacramento Valley, California. *Journal of Field Ornithology* 76(3): 252-258.
- Stake, M. M., Cimprich, D. A. (2003) Using video to monitor predation at Black-capped Vireo nests. *Condor* 105: 348-357.
- Sykes, P. W., Ryman, W. E., Kepler, C. B., Hardy, J. W. (1995) 24-hour remote surveillance system for terrestrial wildlife studies. *Journal of Field Ornithology* 66(2): 199-211.
- Thompson III, F. R., Dijak, W., Burhans, D. E. (1999) Video identification of predators at Songbird nests in old fields. *Auk* 116(1): 259-264.
- Verbeek, N. A. M. (1981) Nesting success and orientation of Water Pipit *Anthus spinoletta* nests. *Ornis Scandinavica* 12(1): 37-39.
- Vleck, C. M. (1981) Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. *Condor* 83: 229-237.
- Walsberg, G. E. , King, J. R. (1978) The energetic consequences of incubation for two passerine species. *Auk* 95: 644-655.
- Weathers, W. W., Sullivan, K. A. (1989) Nest attentiveness and egg temperature in the Yellow-eyed Junco. *Condor* 91(3): 628-633.
- Webb, D. R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89(4): 874-898.
- Weeden , J. Stenger. (1966) Diurnal rhythm of attentiveness of incubating female Tree Sparrows (*Spizella arborea*) at a northern latitude. *Auk* 83(3): 368-388.
- Welling, P. P., Rytönen, S. O., Koivula, K. T., Orell, M. I. (1997) Song rate correlates with paternal care and survival in Willow Tits: advertisement of male quality?. *Behaviour* 134: 891-904.
- White, F. N., Kinney, J. L. (1974) Avian incubation. *Science* 186(4159): 107-115.
- Williams, G. E., Wood P. B. (2002) Are traditional methods of determining nest predators and nest fates reliable? An experiment with Wood Thrushes (*Hylocichla mustelina*) using miniature video cameras. *Auk* 119: 1126-1132.
- Zerba, E., Morton, M. L. (1983a) Dynamics of incubation in mountain White-Crowned Sparrows. *Condor* 85(1): 1-11.
- Zerba, E., Morton, M. L. (1983b). The rhythm of incubation from egg laying to hatching in Mountain White-Crowned Sparrows. *Ornis Scandinavica* 14(3): 188-197.