

Cirkadiánní inkubační rytmy sluky lesní (*Scolopax rusticola*)

The circadian incubation rhythms of the Eurasian Woodcock (Scolopax rusticola)

Kateřina Trejbalová¹, Veronika Kolečková¹, Lucie Pešková¹, Kateřina Brynychová¹, Miroslav E. Šálek¹, Kateřina Koloušková¹, Petr Chajma¹ & Martin Sládeček¹

¹Katedra ekologie, Fakulta životního prostředí, Česká zemědělská univerzita v Praze, Kamýcká 129, CZ-165 00 Praha – Suchdol, e-mail: trejbalova@fzp.czu.cz, firlova@fzp.czu.cz, peskovalu@fzp.czu.cz, brynychova@fzp.czu.cz, salek@fzp.czu.cz, XKOLK021@studenti.czu.cz, chajmap@fzp.czu.cz, sladecek@fzp.czu.cz

Trejbalová K., Kolečková V., Pešková L., Brynychová K., Šálek M. E., Koloušková K., Chajma P. & Sládeček M. 2023: Cirkadiánní inkubační rytmy sluky lesní (*Scolopax rusticola*). *Sylvia* 59: 43–57.

Inkubace je klíčovým aspektem reprodukce ptáků a udržování optimální teploty ve vejci je zásadní pro správný vývoj embrya. Inkubující pták zpravidla nemůže být na hnízdě přítomen nepřetržitě, a proto je inkubace přerušována přestávkami, během kterých pták opouští hnízdo. Střídání inkubace s přestávkami nazýváme inkubačními rytmy, jedná se o extrémně variabilní a zajímavý aspekt ptačího chování. V této studii popisujeme inkubační rytmy sluky lesní (*Scolopax rusticola*), která je typická svojí soumráchnou aktivitou a u které jsou samice zodpovědné za inkubaci. Monitorování proběhlo na dvou hnízdech sluky lesní v CHKO Brdy v roce 2021 a bylo uskutečněno pomocí teplotních senzorů po dobu osmi dní. Samice inkubovaly svá hnízda průměrně 86,6 % délky dne. V průběhu světlé části dne dělaly obvykle 5–9, typicky půlhodinových přestávek, zatímco v noci inkubovaly téměř nepřetržitě. Inkubační rytmy byly značně pravidelné, přičemž načasování první a poslední inkubační přestávky bylo ovlivněno východem a západem slunce. Dodatečným aspektem studie je použitá metoda, která zahrnovala inovativní využití skrytých Markovových modelů pro detekci inkubačních přestávek. Komplexní sada nástrojů použitých pro analýzu je v uživatelsky přívětivé formě zpřístupněna jako součást doplňujících materiálů.

*Incubation is a key aspect of bird reproduction and maintaining an optimum temperature in the egg is essential for proper embryo development. However, the incubating bird cannot usually be present on the nest continuously, and incubation is interrupted by breaks during which the bird leaves the nest. This alternation between incubation and breaks is called the incubation rhythm and is a highly variable and interesting aspect of bird behaviour. In this study, we examine the incubation rhythms of the Eurasian Woodcock (*Scolopax rusticola*), a bird species known for its activity during twilight hours, with incubation responsibilities primarily falling on the females. Temperature sensors were used to monitor two woodcock nests in the Brdy Protected Landscape Area for a duration of eight days in 2021. Females incubated their nests on average 86.6% of the time. They usually took 5–9 breaks of about half an hour during the day, while at night they incubated almost continuously. The incubation rhythms of the female-only woodcock appear to be very regular, with the timing of the first and last incubation breaks influenced by the sunrise and the sunset. Methodology is also an important aspect of the presented study, including the innovative use of Hidden Markov Models to detect*

incubation breaks in temperature records. The comprehensive set of tools used for the analysis is made available in a user-friendly form as a part of the supplementary material.

Keywords: Eurasian Woodcock, Hidden Markov models, incubation, incubation rhythms, parental care

ÚVOD

Inkubace vajec je základním pilířem rodičovské péče u ptáků. Nejčastějším projevem inkubačního chování je takzvaná kontaktní inkubace, při níž rodiče na vejcích sedí a zahřívají je teplem vlastního těla (Turner 2002). Na inkubaci se mohou podílet oba rodiče (takzvaná „biparentální inkubace“), nebo může veškeré povinnosti zastávat pouze jeden z rodičů („uniparentální inkubace“). Zejména v případě uniparentální inkubace však zpravidla hnízdo není inkubováno nepřetržitě, a to především proto, že si inkubující rodič musí pravidelně obstarávat potravu (Moreau et al. 2018), pokud mu jí neobstarává partner (Matysioková & Remeš 2014). S ohledem na chování modelového druhu budeme v této studii považovat za „uniparentální inkubaci“ situaci, kdy inkubaci zajišťuje pouze samice bez jakékoliv podpory partnera. Inkubační péče se tak zpravidla sestává ze sekvence inkubačních sezení a inkubačních přestávek, tedy takzvaného inkubačního rytmu (Deeming 2002), který je značně proměnlivý. Velkou variabilitu v inkubačních rytmech nalezneme jak u různých druhů (Chalfoun & Martin 2007, Bulla et al. 2016), tak i v rámci jednoho druhu (Álvarez & Barba 2014, Sládeček et al. 2019a). Druhy s uniparentální inkubací vykazují oproti druhům s biparentální inkubací celkově nižší inkubační přítomnost (Norton 1972), delší inkubační přestávkami (Moreau et al. 2018) a významný rozdíl mezi téměř nepřetržitou inkubací v průběhu noci a přerušovanou inkubací v průběhu dne (Bulla et al. 2017).

Mnoho faktorů hraje zásadní úlohu při formování inkubačních rytmů. Mezi nejdůležitější faktory patří počasí (Tulp & Schekkerman 2006, Bulla et al. 2014, 2015). Ptáci obvykle více inkubují při nižších teplotách (Tulp & Schekkerman 2006, Bulla et al. 2015), například v průběhu nejchladnějších částí dne (typicky v noci; Green et al. 1990, Tulp & Schekkerman 2006). Oproti tomu srážky vedou u ptáků hnízdících v otevřených hnízdech často k delším, ovšem méně častým inkubačním přestávkám (Tulp & Schekkerman 2006, Skrade & Dinsmore 2012, MacDonald et al. 2013). Významným faktorem je také predační tlak (Bulla et al. 2016, Matysioková & Remeš 2018). Inkubující rodiče se obvykle snaží minimalizovat nápadný pohyb okolo hnízda, a to zejména v období vysokého rizika predace, typicky v noci (Sládeček et al. 2019b). Inkubační rytmy mohou být ovlivněny ale i dalšími faktory, například načasováním hnízdění v rámci sezóny (Graham et al. 2017) či fází inkubace (Cooper & Voss 2013).

Inkubační rytmy lze považovat za relativně dobře známý aspekt ptačí ekologie, a to zejména u bahňáků (Bulla et al. 2016). Výjimku tvoří skrytě hnízdící druhy, u nichž je nalezení dostatečného množství hnízd pro vědecké vyhodnocení obtížné. Jejich typickým zástupcem je uniparentálně inkubující sluka lesní (*Scolopax rusticola*), u které inkubaci zajišťuje výhradně samice. Jedná se o druh s převážně soumráchnou aktivitou (Hoodless & Hirons 2007), jehož hnízda bývají velmi skrytá a obtížně dohledatelná (Hoodless & Coulson

1998). Inkubační rytmy sluky lesní byly doposud dokumentovány pouze krátkými zprávami, které popisují inkubační chování v rámci jednoho hnízda a limitované části dne (Steinfatt 1938, des Forges 1975).

Cílem této práce je analyzovat inkubační rytmy samic sluky lesní na dvou hnízdech, které jsme našli v roce 2021 v CHKO Brdy. Inkubační chování jsme sledovali pomocí teplotních dataloggerů instalovaných v hnízdech. V předložené studii popisujeme inkubační rytmy a vyhodnocujeme je ve vztahu k denní době a okolní teplotě. Výsledky diskutujeme v kontextu inkubačního chování ostatních druhů bahňáků.

METODIKA

Sběr dat

Sběr dat probíhal v hnízdní sezóně 2021 v CHKO Brdy. Zájmovou oblast tvořily dvě lokality – Přední a Zadní Bahna, nacházející se v severozápadní části Brd (49°42.8'N, 13°43.9'E). Vzhledem k tomu, že o preferencích sluky lesní při výběru místa pro zahnízdění je známo málo, zaměřili jsme se při hledání hnízd na širší okolí ploch s významnou aktivitou během večerního toku. Vytipované plochy byly v průběhu hnízdní sezony opakovaně a systematicky procházeny rojnicí 4–6 osob, která se pohybovala pomalým krokem, s rozestupy 5–10 metrů. Při nalezení hnízda byly pořízeny fotografie hnízda i vajec, vejce byla změřena a pomocí flotační metody bylo stanoveno stadium inkubace (van Paassen et al. 1984). Pro záznam inkubačního chování bylo do hnízd umístěno čidlo dataloggeru DHT 2.1. (www.stomisi.cz) (obr. 1.III), vyvinutého v rámci předchozích projektů týmu. Datalogger ukrytý v blízkosti hnízda má rozměry 60 × 35 × 15 mm a jsou z něj vyvedeny dva tenké kabely, zakončené

70 mm dlouhými tenkými sondami se senzorem pro měření teploty a relativní vzdušné vlhkosti. Jedna sonda je umístěna v hnízdě mezi vejci tak, aby senzor byl v rovině se středem vajec, druhá v blízkosti hnízda. Datalogger je schopen měřit každou vteřinu po dobu přibližně jednoho měsíce. Pro ověření spolehlivosti predikce chování byla v přibližně metrové vzdálenosti od hnízda umístěna miniaturní, dobře maskovaná kamera (obr. 1.IV). Veškeré úkony na hnízdě byly provedeny v co nejkratším čase tak, aby bylo minimalizováno rušení hnízdící sluky.

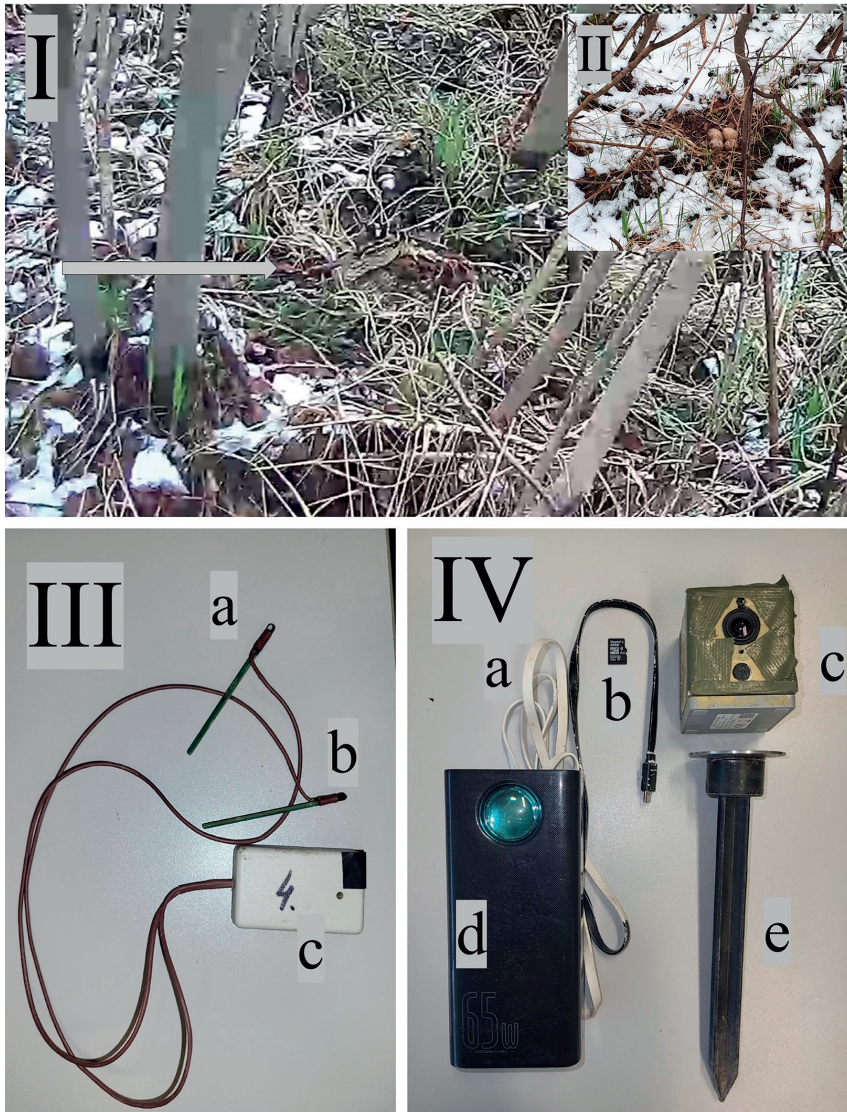
Zpracování dat

Celkem bylo získáno a analyzováno 228 hodin záznamu inkubačního chování. První hnízdo bylo nalezeno v dubnu přibližně v 11. dni inkubace a bylo z něho získáno 62 hodin záznamu, než došlo k predaci vajec. Druhé hnízdo bylo nalezeno v červenci přibližně ve 12. dni inkubace a byl z něho získán záznam o délce 166 hodin, než byl datalogger z hnízda odebrán. Toto hnízdo se později úspěšně vylíhlo.

Data byla zpracována, analyzována a všechny vizualizace připraveny v programu R 4.1.2 (R Core Team 2021). Kompletní skript zahrnující sadu nástrojů pro replikaci všech popsanych procesů a vizualizací použitých v této studii je veřejně dostupný na <https://osf.io/tys3g/>.

Analýza inkubačního chování

Pokud si měření teploty získané v hnízdě zobrazíme do grafu (obr. 2), lze obvykle poměrně jednoduše určit, kdy je hnízdo inkubováno a kdy není. Konkrétně, pokud je okolní teplota nižší než teplota inkubační, lze inkubační přestávky charakterizovat poklesem teploty uvnitř hnízda a inkubační sezónu jejím nárůstem a jejím setrváním nad



Obr. 1. Ilustrační přiblížený záběr z kamery na inkubující sluku lesní (I), šipka směřuje k jejímu zobáku. Pohled na hnízdo sluky lesní (II). Využité datové záznamníky pro snímání inkubačních rytmů a chování sluky lesní (DHT - III a kamera - IV). DHT: a/b - sondy zakončeny senzorem pro měření teploty a relativní vzdušné vlhkosti (jedna umístěna vně hnízda, druhá umístěna doprostřed hnízda mezi vejce), c - záznamník hodnot ukrytý v blízkosti hnízda. Kamera: a - kabel pro připojení kamery k napájení z powerbanky, b - micro SD do kamery, c - kamera, d - powerbanka, e - stojan na kameru.

Fig. 1. Illustrative close-up camera shot of an incubating Woodcock (I), arrow pointing to the beak of sitting female. View of a woodcock nest (II). Data loggers used to capture Woodcock incubation rhythms and behaviour (DHT - III and camera - IV). DHT: a/b - probes terminated with a sensor for measuring temperature and relative humidity (one placed outside the nest, the other placed in the middle of the nest between the eggs), c - data recorder hidden near the nest. Camera: a - cable to connect camera to power bank, b - micro SD to camera, c - camera, d - power bank, e - camera stand.

hodnotou venkovní teploty (obr. 2). Příchody a odchody inkubujících rodičů můžeme na základě výše popsaných a v grafu dobře pozorovatelných patrností detekovat manuálně, nebo můžeme použít automatický algoritmus, který bude schopen tyto patrnosti sám rozpoznat.

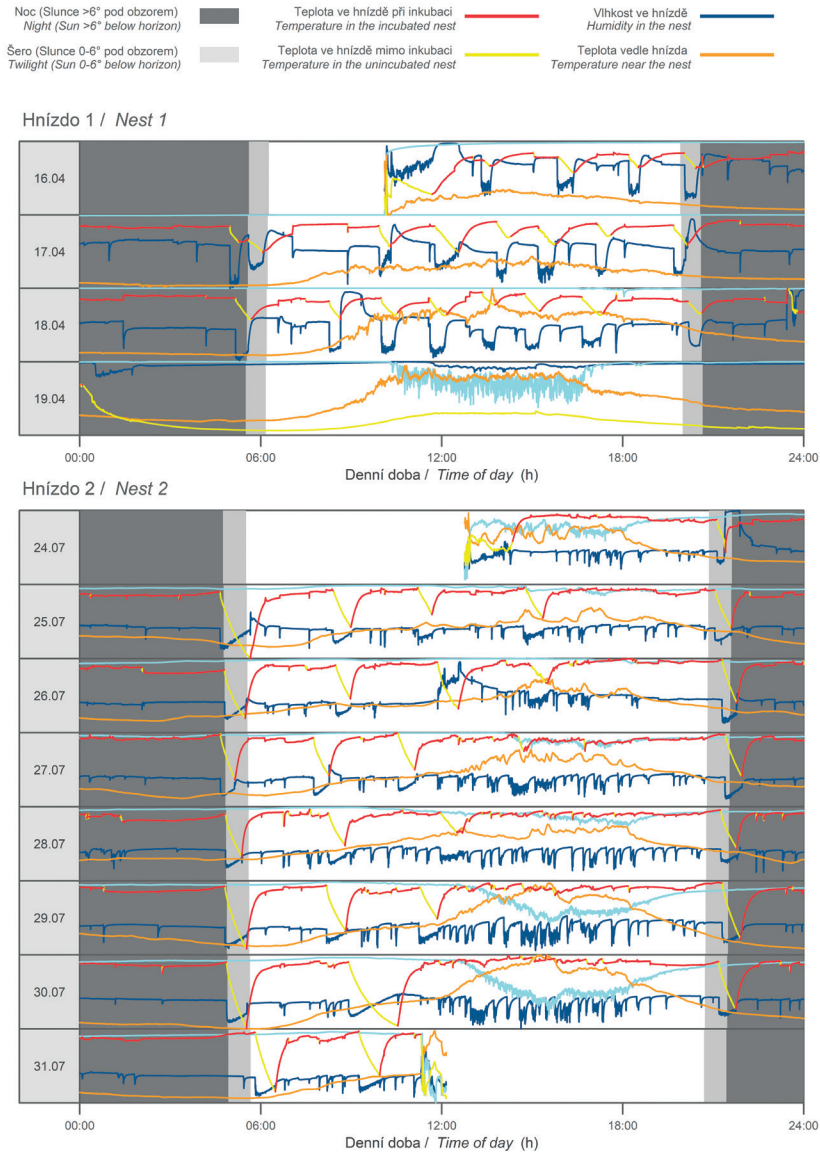
My jsme pro detekci inkubačních přestávek použili skryté Markovovy modely, metodu strojového učení, která je stále častěji využívána pro detekci chování živočichů na základě rozmanitých senzorických měření (Rakhimberdiev et al. 2015, DeRuiter et al. 2017, Leos-Barajas et al. 2017, Sládeček & Kolečková 2022, Kolečková et al. 2023) a je vhodná i pro analýzu inkubačního chování (Hawkins & DuRant 2020, Chajma & Sládeček 2021, Trejbalová 2022). Obecným principem skrytých Markovových modelů je predikce skrytých stavů (zde inkubační sezení/přestávka) na základě měřené časové řady (zde teplota v hnízdě). Oproti jiným metodám používaným k automatické detekci inkubačního chování (Cooper & Mills 2005, Capilla-Lasheras 2018) je výhodou použití skrytých Markovových modelů zejména to, že se na základě vlastností konkrétního analyzovaného datasetu automaticky stanoví parametry, na jejichž základě jsou následně určena jednotlivá inkubační sezení/přestávky. Zpravidla tak poskytují velmi přesnou a citlivou predikci inkubačního chování pro většinu rozmanitých inkubačních datasetů (vlastní, nepublikované údaje). Podrobný popis celého procesu extrakce inkubačních rytmů prostřednictvím skrytých Markovových modelů včetně komplexní sady nástrojů pro její zopakování na jiných datech lze nalézt v rámci doplňujících materiálů k této studii (Sládeček & Trejbalová 2023, pro více informací viz též: Chajma & Sládeček 2021, Kolečková et al. 2023).

Definice a příprava analyzovaných proměnných

Pro následnou analýzu jsme definovali „inkubační sezení“ jako dobu nepřetržitého pobytu samice na hnízdě a „inkubační přestávku“ jako dobu, po kterou samice na hnízdě přítomna není. Při extrakci inkubace na základě skrytých Markovových modelů jsou ovšem detekována i krátká přerušení inkubace, v průběhu kterých samice zůstává na hnízdě a věnuje se například otáčení vajec. Konkrétně, při analýze 75 hodin kamerového záznamu s využitím programu BORIS (Friad & Gamba 2016), bylo zaznamenáno 130 drobných přerušení inkubace bez odchodu z hnízda v délce 5 sekund až 9,2 minut. Při analýze inkubačních rytmů byla proto jako inkubační přestávky brána pouze přerušení inkubace v délce nad 10 minut.

Takto upravený dataset byl následně sumarizován pro využití v jednotlivých analýzách: 1) délky inkubačních přestávek, 2) délky inkubačních sezení, 3) inkubační přítomnosti (tedy proporce času, který samice strávila na hnízdě) v rámci jednotlivých hodin a 4) inkubační přítomnosti v rámci jednotlivých dní. Pro každé inkubační sezení či přestávku byl určen začátek, konec a délka trvání. V rámci analýzy inkubační přítomnosti v dané hodině/dni byly použity jen hodiny/dny, pro které byl k dispozici kompletní záznam. Pro analýzu délky a načasování prvních a posledních inkubačních přestávek v rámci dne byly použity pouze dny, které takové přestávky skutečně zahrnovaly. V případě hnízda 2 nebyla brána v potaz poslední zaznamenaná přestávka, která se svým načasováním prakticky s jistotou shodovala s dobou predace hnízda (obr. 2).

Jako proměnné vyjadřující okolní prostředí byly použity okolní teplota a denní doba. Okolní teplota byla spočítána jako průměrná teplota zaznamenaná



Obr. 2. Aktogramy založené na měřeních dataloggeru, zobrazující inkubační rytmy na obou hnízdech. Osa x představuje čas v průběhu dne. Na místo osy y jsou zde jednotlivé dny ve formě data. Oranžová linie představuje okolní teplotu měřenou pomocí DHT vedle hnízda, červeno-žlutá linie představuje teplotu v hnízdě. Červené úseky znázorňují teplotu při inkubačním sezení a žluté úseky naopak teplotu v inkubačních přestávkách. Tmavě modrá linie představuje vlhkost v hnízdě.

Fig. 2. Actograms based on datalogger measurements, showing incubation rhythms at both nests. The x-axis represents time of day. In place of the y-axis, individual days are shown as dates. The orange line represents the ambient temperature measured by the DHT next to the nest, the red-yellow line represents the temperature in the nest. The red sections represent the temperature during the incubation session and the yellow sections represent the temperature during the incubation gaps. The dark blue line represents the humidity in the nest.

v průběhu daného časového úseku (inkubační sezení/přestávka, hodina, den) teplotním senzorem umístěným vedle hnízda. V rámci denní doby byly rozlišovány pouze světlá část dne („den“) a „noc“, přičemž za noc byla považována doba, kdy se Slunce nacházelo více než 6° pod obzorem, tedy po skončení (či před začátkem) takzvaného „občanského soumraku“. Tím rozumíme dobu, kdy je Slunce pod obzorem, ale ne více než právě 6° . V takovéto době lze stále bez osvětlení vykonávat běžné činnosti (například četbu novin). Pozice Slunce v danou dobu (na daných souřadnicích) byla určena s využitím funkce „solarpos“ z knihovny „maptools“ (Bivand & Lewin-Koh 2015). Srážky byly v době pozorování minimální, a tedy jsou uvažovány jako faktor, který významně neovlivnil inkubační chování samic.

Statistická analýza

Vzhledem k malé velikosti vzorku byly patrnosti prezentovány především

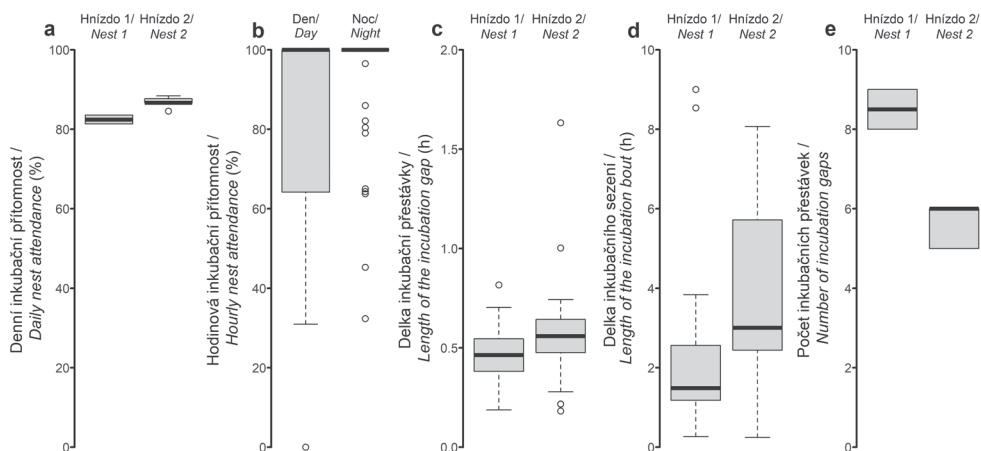
ve formě grafů a popisných statistik. Pro vizualizaci výsledků byly využity funkce „plot“ a „boxplot“. Predikce vzešlá z výše popsání procesu byla vizualizována s využitím speciálně vytvořené funkce ve formě takzvaného aktogramu (obr. 2; Sládeček & Trejbalová 2023).

Pro vysvětlení variability v hodinové inkubační přítomnosti byl s využitím funkce „lm“ (R Core Team 2021) sestaven obecný lineární model. Vysvětlujícími proměnnými byly denní doba („noc“ nebo „den“, podle toho, zda většina dané hodiny připadla na dobu, kdy Slunce bylo $>6^\circ$ pod obzorem či nikoliv) a okolní teplota, včetně interakce obou proměnných. Vzhledem k tomu, že měření získaná v rámci jednoho hnízda na sobě nejsou nezávislá, bylo by správné model kontrolovat i na náhodný efekt hnízda. Ovšem vzhledem k tomu, že dataset zahrnuje pouze dvě hnízda, náhodný efekt hnízda jsme do modelu nezahrnuli.

Tab. 1. Shrnutí obecného lineárního modelu vysvětlujícího inkubační přítomnost v dané hodině (%) na základě denní doby (noc/den, podle toho, zda většina dané hodiny proběhla v době, kdy Slunce bylo $>6^\circ$ pod obzorem, či nikoliv) a okolní teploty (měřené v bezprostřední blízkosti hnízda), včetně interakce obou vysvětlujících proměnných. Statisticky významné koeficienty jsou zvýrazněny tučným písmem.

Table 1. Summary of a general linear model explaining incubation presence in a given hour (%) based on time of day (night/day, depending on whether or not most of that hour occurred when the Sun was $>6^\circ$ below the horizon) and ambient temperature (measured in the immediate vicinity of the nest), including the interaction of the two explanatory variables. Statistically significant coefficients are highlighted in bold.

	odhad / estimate	SE	t-statistika / t-statistics	P
(intercept)	0,816	0,017	48,810	<0,001
denní doba (noc) / time of day (night)	0,160	0,036	4,393	<0,001
okolní teplota / ambient temperature	0,033	0,016	2,034	0,039
denní doba (noc) : okolní teplota / time of day (night) : ambient temperature	-0,001	0,040	-0,003	0,999



Obr. 3. Souhrn inkubačních rytmy sluky lesní zobrazený pomocí krabicových grafů. Jednotlivé dvojice krabic představují porovnání obou sledovaných hnízd, v denní (a) a hodinové (b) inkubační přítomnosti, délce inkubačních přestávek (c) a sezení (d) a počtu inkubačních přestávek (e). Grafy zobrazují medián (vertikální čára uvnitř krabice), 25.-75. percentil (krabice), 25. a 75. percentil minus nebo plus $1,5 \times$ mezikvartilový rozsah, nebo minimální a maximální hodnotu, podle toho, která je menší („vousy“), a odlehle hodnoty (body).

Fig. 3. Summary of Woodcock incubation rhythms displayed using box plots. Each pair of boxes represents a comparison of the two monitored nests, in daily (a) and hourly (b) incubation presence, length of incubation gaps (c) and bouts (d), and number of incubation gaps (e). Graphs show the median (vertical line inside the box), the 25th-75th percentile (the box), the 25th and 75th percentiles minus or plus $1.5 \times$ the interquartile range, or the minimum and maximum value, whichever is smaller (“whiskers”), and outliers (points).

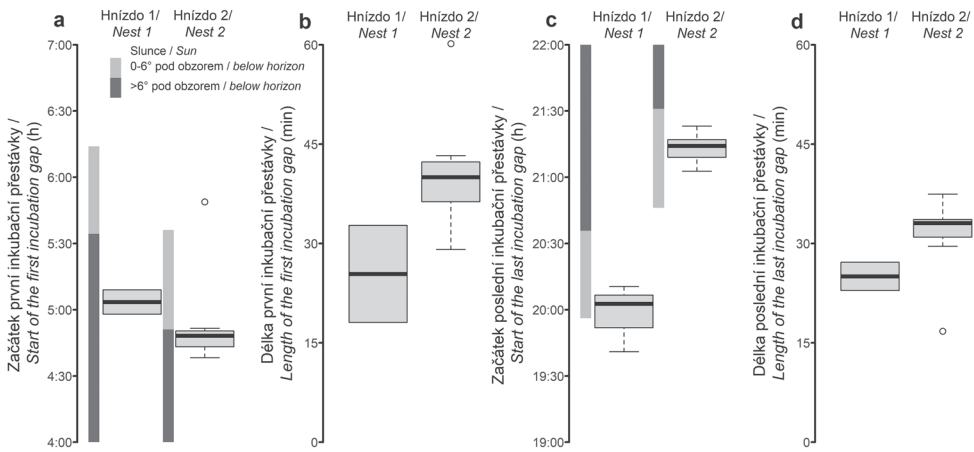
VÝSLEDKY

V průměru byla samice přítomna na hnízdě 86,6% času, přičemž denní přítomnost samice na hnízdě se pro osm kompletně zaznamenaných dní pohybovala mezi 81,3% a 88,4% (obr. 3a) a měla tendenci být vyšší v teplejších dnech ($r_s = 0,76$, $p = 0,03$). Významný rozdíl byl pozorován mezi inkubační přítomností v průběhu dne a noci (obr. 3b, tab. 1). Zatímco v průběhu světlé části dne byla průměrná hodinová inkubační přítomnost 82,5%, v noci (tedy v době, kdy bylo Slunce více než 6° pod obzorem) to bylo 95,7%. V průběhu světlé části dne (ne však v noci) se rovněž inkubační přítomnost zdála být pozitivně ovlivněna okolní teplotou (tab. 1).

V rámci dne opouštěly samice hnízda při pěti až devíti inkubačních přestávkách

($n=8$ kompletních dní sledování, medián=6; obr. 3e), obvykle na přibližně půl hodiny (medián = 32 min, rozmezí: 11–98 min, 1. kvartil = 25,5 min, 3. kvartil = 35,8 min; obr. 3c). Zatímco načasování některých inkubačních přestávek se mezi jednotlivými dny mohlo značně lišit (obr. 2), počet přestávek v rámci hnízda byl přibližně stálý. Zatímco u hnízda 1 bylo přestávek po oba celé dny sledování osm (devátá přestávka, zaznamenaná 18.4. před půlnocí, byla takřka jistě způsobena predací hnízda; obr. 2), typickým počtem inkubačních přestávek pro hnízdo 2 bylo šest (v rámci šesti kompletně zaznamenaných dnů bylo přestávek dvakrát pět a čtyřikrát šest).

Začátek a konec denní aktivity (tedy načasování první a poslední inkubační přestávky) zjevně souvisí s délkou světlé



Obr. 4. Načasování a délka prvních a posledních inkubačních přestávek v rámci dne. Jednotlivé dvojice krabic představují porovnání obou sledovaných hnízd, v načasování (a) a délce (b) první a poslední (c, d) inkubační přestávky. Grafy zobrazují medián (vertikální čára uvnitř krabice), 25.–75. percentil (krabice), 25. a 75. percentil minus nebo plus $1,5\times$ mezikvartilový rozsah, nebo minimální a maximální hodnotu, podle toho, která je menší („vousy“), a odlehlé hodnoty (body). Pro doplnění kontextu je u grafů s načasováním přestávek (a, c) doplněno i načasování západu slunce a počátku (konce) občanského soumraku (šedé pruhy v levé části grafů).

Fig. 4. Timing and length of the first and last incubation gaps of the day. Each pair of boxes represents a comparison of the two monitored nests, in timing (a) and length (b) of the first and last (c, d) incubation gaps. Graphs show the median (vertical line inside the box), the 25th–75th percentile (box), the 25th and 75th percentiles minus or plus $1,5\times$ the interquartile range, or the minimum and maximum value, whichever is smaller (“whiskers”), and outliers (points). To add context, the timing of sunset and the beginning (end) of civil twilight (grey bars on the left side of the graphs) is also added to the graphs with the timing of gaps (a, c).

části dne. První inkubační přestávka typicky začínala několik minut před začátkem světlé části dne (medián = 4 min před občanským svítáním, 1. kvartil = 11 min, 3. kvartil = 2 min; Obr. 2, 4a) a končila okolo východu slunce (medián = 2 minuty po východu, 1. kvartil = 17 minut před východem, 3. kvartil = 4 minuty po východu). Naopak poslední inkubační přestávka začínala typicky po západu slunce (medián = 13 min po západu, 1. kvartil = 3 min, 3. kvartil = 18 min) a končila krátce po konci občanského šera (medián = 12 min po občanském soumraku, 1. kvartil = 26 min před občanským soumrakem, 3. kvartil = 16 min po občanském soumraku, obr. 2, 4c). Způsob načasování

i délka těchto inkubačních přestávek se zdají být značně opakovatelné mezi dny a specifické pro dané hnízdo (obr. 4). Například dvě ze tří posledních inkubačních přestávek u hnízda 1 se lišily délkou o necelou minutu a pět ze sedmi posledních inkubačních přestávek, u hnízda 2 se nacházelo v rozmezí čtyř minut.

Inkubační sezení byla dlouhá průměrně 3,2 hodiny (medián 2,7 hod, rozmezí 15 min–9hod, 1. kvartil 1,5 hod, 3. kvartil 3,9 hod; obr. 3d), přičemž nejdelší inkubační sezení zpravidla zahrnovalo téměř celou noc (obr. 2). V rámci inkubačních sezení lze vypořadovat variabilní množství kratších (typicky 1–5 minut) přerušování inkubace (obr. 2), v jejichž průběhu ovšem samice zpravidla neopustila

hnízd, ale využívala je ke změně pozice a hygieně peří či k obrácení vajec a úpravě hnízdní výstelky. Zajímavostí je, že počet a načasování takovýchto krátkých přerušení je například v průběhu noci často silně opakovatelný mezi následujícími dny (obr. 2).

DISKUSE

Pomocí teplotních dataloggerů umístěných v hnízdech jsme popsali inkubační rytmy u sluky lesní. Přestože se nám podařilo získat pouze 228 hodin záznamů ze dvou hnízd, jedná se o cenný dataset rozšiřující vzhled do inkubačního chování tohoto druhu. Průběh inkubace sluky dobře koresponduje s typickými vlastnostmi inkubačních rytmů uniparentálně inkubujících bahňáků (Bulla et al. 2016). Celková inkubační přítomnost dosahovala přibližně 87%, přičemž dle očekávání byla v noci téměř nepřerušovaná a všechny delší inkubační přestávky proběhly ve dne. Inkubační rytmy byly ovlivněny především střídáním dne a noci a okolní teplotou. Zajímavou vlastností inkubačního chování sluky je vysoká opakovatelnost mezi dny, a to včetně velmi krátkých přerušení inkubace za účelem změny pozice či obrácení vajec. Tyto aspekty následně diskutujeme podrobně.

Inkubační přítomnost

Celková inkubační přítomnost na hnízdě byla 86,6%, což poměrně dobře koresponduje s hodnotami inkubační přítomnosti zjištěnými dříve u jednoho sledovaného hnízda sluky lesní (des Forges 1975; 82,9% v období od 8 do 18 hodin), jakož i s hodnotami zjištěnými u jiných uniparentálně inkubujících druhů bahňáků. Podobnou inkubační přítomnost tak lze nalézt například u jespáka skvrnitého (*Calidris melanotos*; 85%; Norton 1972), lyskonoha úzkozobého

(*Phalaropus lobatus*; 78,4%; Bulla et al. 2017) či u sluce blízce příbuzné bekasiny otavní (*Gallinago gallinago*; 80%; Třebalová 2022). Jedním z důvodů drobných rozdílů v inkubační přítomnosti mezi výše uvedenými druhy může být například jejich velikost (Tulp & Schekkerman 2006). Ovšem například sluka americká (*Scolopax minor*) tráví v průběhu inkubace průměrně na hnízdě 93% času (McAuley et al. 2010), a to i přesto že je oproti sluce lesní významně menší (del Hoyo et al. 1996). Zároveň je důležité podotknout, že zjištěná inkubační přítomnost u těchto druhů je obecně o poznání menší než u biparentálně inkubujících druhů, u nichž často dosahuje hodnot blízkých 100% (Deeming 2002, Bulla et al. 2014, Matysioková & Remeš 2014).

Zajímavým výsledkem je pozitivní vztah mezi inkubační přítomností (na denní i hodinové škále) a okolní teplotou. Tato patrnost znamená, že vejce jsou inkubována méně při nižších teplotách, což je v rozporu s výsledky předchozích studií u biparentálně i uniparentálně inkubujících druhů (shrnutu v Conway & Martin 2000). Přestože se vzhledem k malému vzorku dat nejedná o příliš robustní zjištění, může naznačovat, že schopnost slučích samic inkubovat po dlouhou dobu je v nižších teplotách energeticky omezena.

Počet a délka inkubačních přestávek

I při shodné inkubační přítomnosti existuje mezi druhy významná variabilita v počtu a délce inkubačních přestávek. Zatímco menší počet delších přestávek minimalizuje množství nápadných pohybů v oblasti kolem hnízda, více kratších přestávek optimalizuje inkubační péči z pohledu vývoje embryí (vejce tolik nevychladnou). Obecně proto platí, že delší, ale méně časté přestávky mají druhy

hnízdící v teplejších oblastech (oproti druhům z chladnějších oblastí) a druhy větší (oproti druhům menším; Conway & Martin 2000). Velký tlak na minimalizaci nápadných pohybů okolo hnízda je rovněž u druhů, které se aktivně nebrání predaci, ale spoléhají na krypsi (Bulla et al. 2016).

U sledovaných hnízd proběhlo během dne pět až devět inkubačních přestávek, situovaných téměř výhradně do světlé části dne, s průměrnou délkou 33 minut. O něco menší počet inkubačních přestávek udávají autoři předchozí studie (des Forges 1975), kteří při sledování jednoho hnízda zjistili denně v průměru čtyři inkubační přestávky o průměrné délce 27 minut. Autoři zmíněné studie však pozorovali hnízdo pouze od osmi hodin ráno, do šesti hodin odpoledne. Je tak velmi pravděpodobné, že jim unikla první i poslední inkubační přestávka.

Počet inkubačních přestávek u sluky je vyšší ve srovnání například s vrubozobými, kde samice odchází z hnízda průměrně třikrát za den zhruba na hodinu (Afton & Paulus 1992), ale naopak nízký ve srovnání s pěvci, kteří dělají inkubační přestávky i několikrát za hodinu (Conway & Martin 2000). Obdobně většina ostatních uniparentálně inkubujících bahňáků má spíše více a kratších inkubačních přestávek (Bulla et al. 2017, Trejbalová 2022). Jedná se tak o výsledek konzistentní s předpoklady. Sluka coby středně velký (ale velmi kryptický) druh hnízdící v mírném pásmu si může dovolit opouštět hnízdo spíše méně často a na poměrně dlouhou dobu.

V souladu s očekáváním je i významný rozdíl v inkubačním chování mezi dnem a nocí. Podobně jako u sluky je inkubační péče v průběhu noci prakticky kontinuální i u většiny jiných druhů bahňáků (Duriez et al. 2005, Braňa et al. 2010), a to včetně druhů hnízdících na Sibiři v oblasti celodenního světla (Tulp &

Schekkerman 2006), ale i dalších druhů (například u bekasiny otavní; Trejbalová 2022). U bahňáků přitom tento fakt není triviální, neboť se jedná o druhy s poměrně významnou noční aktivitou (Fasola & Canova 1993, Boros et al. 2006, Turpie & Hockey 2008). Podobně i u sluky probíhá sběr potravy především v nočních hodinách (Hoodless & Hiron 2007). Celou noc trvající inkubační směna tak nepochybně pro inkubující samice znamená významný zásah do stravovacích zvyklostí. Pravděpodobným vysvětlením tak v tomto případě není nižší efektivita při získávání potravy, ale opět spíše snaha inkubovat v průběhu nejchladnější části dne a zejména vyvarovat se pohybů, které by mohly upoutat blížícího se predátora a nasměrovat jej na hnízdo. Zajímavý příklad demonstrující chování inkubující samice při přiblížení potenciálního predátora jsme zaznamenali u hnízda 1, kdy se stádo divokých prasat (*Sus scrofa*) dostalo do bezprostřední blízkosti hnízda (byla zničena kamera nainstalovaná cca 1,5 metru od hnízda). Samice však dle teplotní křivky po celou dobu nepřetržitě seděla a hnízdo přežilo bez úhony.

Pravidelnost inkubačních rytmů

Zajímavou vlastností inkubačních rytmů u obou pozorovaných hnízd sluky byla nápadná pravidelnost v načasování inkubačního chování. Tuto pravidelnost lze (i přes malou velikost vzorku) vidět nejen v počtu, délce a načasování jednotlivých inkubačních přestávek, ale například i v počtu a načasování drobných přerušení inkubace, v jejichž průběhu sluka zůstává na hnízdě a pouze změnila pozici, obrací vejce, případně se věnuje hygieně. Tato drobná přerušení lze nahlédnout na obr. 2, například jako drobné záporné výkyvy vlhkosti ve hnízdě. Představu o obvyklé variabilitě v počtu a načasování inkubačních přestávek lze získat například studiem

aktogramů v přílohách k již publikovaným studiím (Bulla et al. 2016, Sládeček et al. 2019b). Autoři článku ovšem měli možnost seznámit se s mnoha sty doposud nepublikovanými inkubačními aktogramy mnoha druhů bahňáků a podobnou pravidelnost inkubačních rytmtů považují za velmi neobvyklou. Zajímavá pro budoucí výzkum je zejména otázka, jaká vodítka samici takovouto míru pravidelnosti umožňují. S výjimkou první a poslední inkubační přestávky, jejichž načasování se s velkou mírou pravděpodobnosti řídí východem a západem slunce (respektive rozedníváním a stmíváním), zůstávají vodítka pro načasování inkubačního chování po zbývající část dne značně nejasná.

PODĚKOVÁNÍ

Děkujeme vedení Správy CHKO Brdy, zvláště Mgr. Bohumilu Fišerovi, za vstřícný přístup a umožnění výzkumu na území CHKO Brdy. Po finanční stránce patří poděkování programu Zéta: TAČR ZÉTA 2 (TJ02000199). Zároveň děkujeme dvěma anonymním recenzentům za konstruktivní připomínky.

SUMMARY

In this study, we have described the incubation rhythms of the Eurasian Woodcock (Scolopax rusticola) based on 228 hours of continuous temperature and humidity data logging in two nests found in the Brdy Protected Landscape Area, Czech Republic. Overall, our study provides new insights into the incubation behaviour of a cryptically nesting shorebird, highlighting the regularity and repeatability of woodcock incubation rhythms and discussing the potential factors influencing these patterns.

Nests were 87% attended, with continuous incubation during the night and

intermittent incubation during the day, which we found to be similar to other uniparentally incubating shorebirds. During the day, females took between 5 and 9 breaks of approximately half an hour. The timing of the first and last breaks was highly repeatable and correlated with the beginning and end of civil twilight.

Interestingly, nest visitation was positively correlated with ambient temperature, i.e. nests were less likely to be incubated at lower temperatures. This contrasts with patterns described in many other species, where parents tend to compensate for lower temperatures by increasing nest attendance.

Apart from the incubation behaviour of Woodcock, we focus in detail on the methodological aspect of extracting incubation rhythms from temperature measurements. For this purpose we used Hidden Markov Models, emphasising their potential for analysing larger data sets. We provide a freely available and complex set of tools to make our innovative approach accessible to the wider ornithological community.

LITERATURA

- Álvarez E. & Barba E. 2014: Within and between population variations of incubation rhythm of Great Tits *Parus major*. *Behaviour* 151: 1827–1845.
- Bivand R. S. & Lewin-Koh N. 2015: *Maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects*. CRAN.R-project.org/package=maptools. citováno 20.06.2023.
- Boros E., Andrikovics S., Kiss B. & Forró L. 2006: Feeding ecology of migrating waders (Charadrii) at sodic-alkaline pans in the Carpathian Basin. *Bird Study* 53: 86–91.
- Braña F., Prieto L. & González-Quirós P. 2010: Habitat change and timing of dusk flight in the Eurasian Woodcock: a trade-off between feeding and predator avoidance? *Annales Zoologici Fennici* 47: 206–214.

- Bulla M., Valcu M., Rutten A. L. & Kempenaers B. 2014: Biparental incubation patterns in a high-Arctic breeding shorebird: how do pairs divide their duties? *Behavioral Ecology* 25: 152–164.
- Bulla M., Cresswell W., Rutten A. L., Valcu M. & Kempenaers B. 2015: Biparental incubation-scheduling: no experimental evidence for major energetic constraints. *Behavioral Ecology* 26: 30–37.
- Bulla M., Valcu M., Dokter A. M., Dondua A. G., Kosztolányi A., Rutten A. L., Helm B., Sandercock B. K., Casler B., Ens B. J., Spiegel C. S., Hassell C. J., Küpper C., Minton C., Burgas D., Lank D. B., Payer D. C., Loktionov E. Y., Nol E., Kwon E., Smith F., Gates H. R., Vitnerová H., Prüter H., Johnson J. A., St Clair J. J. H., Lamarre J.-F., Rausch J., Reneerkens J., Conklin J. R., Burger J., Liebezeit J., Bêty J., Coleman J. T., Figuerola J., Hooijmeijer J. C. E. W., Alves J. A., Smith J. A. M., Weidinger K., Koivula K., Gosbell K., Exo K.-M., Niles L., Koloski L., McKinnon L., Praus L., Klaassen M., Giroux M.-A., Sládeček M., Boldenow M. L., Goldstein M. I., Šálek M., Senner N., Rönkä N., Lecomte N., Gilg O., Vincze O., Johnson O. W., Smith P. A., Woodard P. F., Tomkovich P. S., Battley P. F., Bentzen R., Lanctot R. B., Porter R., Saalfeld S. T., Freeman S., Brown S. C., Yezzerinac S., Székely T., Montalvo T., Piersma T., Loverti V., Pakanen V.-M., Tijssen W. & Kempenaers B. 2016: Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature* 540: 109–113.
- Bulla M., Prüter H., Vitnerová H., Tijssen W., Sládeček M., Alves J. A., Gilg O. & Kempenaers B. 2017: Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Scientific Reports* 7: 12851.
- Capilla-Lasheras P. 2018: incR: a new R package to analyse incubation behaviour. *Journal of Avian Biology* 49: e01710.
- Conway C. J. & Martin T. E. 2000: Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology* 11: 178–188.
- Cooper C. B. & Mills H. 2005: New software for quantifying incubation behavior from time-series recordings. *Journal of Field Ornithology* 76: 352–356.
- Cooper C. B. & Voss M. A. 2013: Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. *PLoS ONE* 8: e65521.
- Deeming D. C. 2002: *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press.
- del Hoyo J., Elliott A. & Sargatal J. 1996: *Handbook of the Birds of the World. Vol. 3*. Lynx Edicions, Hoatzing to Auks.
- DeRuiter S. L., Langrock R., Skirbutas T., Goldbogen J. A., Calambokidis J., Friedlaender A. S. & Southall B. L. 2017: A multivariate mixed hidden Markov model for blue whale behaviour and responses to sound exposure. *The Annals of Applied Statistics* 11: 362–392.
- des Forges 1975: Behaviour of an incubating Woodcock. *British Birds* 68: 421–428.
- Duriez O., Fritz H., Binet F., Tremblay Y. & Ferrand Y. 2005: Individual activity rates in wintering Eurasian Woodcocks: starvation versus predation risk trade-off? *Animal Behaviour* 69: 39–49.
- Fasola M. & Canova L. 1993: Diel activity of resident and immigrant waterbirds at Lake Turkana, Kenya. *Ibis* 135: 442–450.
- Friad O. & Gamba M. 2016: *BORIS (7 11. 1325-1330)*. citováno 20.06.2023.
- Graham J. L., Cook N. J., Needham K. B., Hau M. & Greives T. J. 2017: Early to rise, early to breed: a role for daily rhythms in seasonal reproduction. *Behavioral Ecology* 28: 1266–1271.
- Green R. E., Hirons G. J. M. & Cresswell B. H. 1990: Foraging habitats of female Common Snipe *Gallinago gallinago* during the incubation period. *The Journal of Applied Ecology* 27: 325–335.
- Hawkins W. D. & DuRant S. E. 2020: Applications of machine learning in behavioral ecology: quantifying avian incubation behavior and nest conditions in relation to environmental temperature. *PLoS ONE* 15: e0236925.
- Hoodless A. N. & Coulson J. C. 1998: Breeding biology of the Woodcock *Scolopax rusticola* in Britain. *Bird Study* 45: 195–204.
- Hoodless A. N. & Hirons G. J. M. 2007: Habitat selection and foraging behaviour of breeding Eurasian Woodcock *Scolopax rusticola*: a comparison between contrasting landscapes. *Ibis* 149: 234–249.

- Chajma P. & Sládeček M. 2021: *Incub8 documentation & help*. https://bergfzp.shinyapps.io/incub8/_w_e149c194/help.html. citováno 20.06.2023.
- Chalfoun A. D. & Martin T. E. 2007: Latitudinal variation in avian incubation attentiveness and a test of the food limitation hypothesis. *Animal Behaviour* 73: 579–585.
- Kolešková V., Šálek M. E., Brynychová K., Chajma P., Pešková L., Elhassan E., Petrusová Vozabulová E., Janatová V., Almuhery A. & Sládeček M. 2023: Offspring thermal demands and parental brooding efficiency differ for precocial birds living in contrasting climates. *Frontiers in Zoology* 20: 12.
- Leos-Barajas V., Photopoulou T., Langrock R., Patterson T. A., Watanabe Y. Y., Murgatroyd M. & Papastamatiou Y. P. 2017: Analysis of animal accelerometer data using hidden Markov models. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 161–173.
- MacDonald E. C., Camfield A. F., Jankowski J. E. & Martin K. 2013: Extended incubation recesses by alpine-breeding Horned Larks: a strategy for dealing with inclement weather? *Journal of Field Ornithology* 84: 58–68.
- Matysioková B. & 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.
- Matysioková B. & Remeš V. 2018: Evolution of parental activity at the nest is shaped by the risk of nest predation and ambient temperature across bird species. *Evolution* 72: 2214–2224.
- McAuley D. G., Longcore J. R., Clugston D. A., Halteman W. & Sepik G. F. 2010: Incubation behavior of the American Woodcock (*Scolopax minor*) in Maine. In: Stewart C. A. & Frawley V. R. (eds): *Proceedings of the 10th American Woodcock Symposium*. Roscommon: 229.
- Moreau J., Perroud L., Bollache L., Yannic G., Teixeira M., Schmidt N. M., Reneerkens J. & Gilg O. 2018: Discriminating uniparental and biparental breeding strategies by monitoring nest temperature. *Ibis* 160: 13–22.
- Norton D. W. 1972: Incubation schedules of four species of calidridine sandpipers at Barrow, Alaska. *The Condor* 74: 164–176.
- R Core Team 2021: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. citováno 20. 6. 2023.
- Rakhimberdiev E., Winkler D. W., Bridge E., Seavy N. E., Sheldon D., Piersma T. & Saveliev A. 2015: A hidden Markov model for reconstructing animal paths from solar geolocation loggers using templates for light intensity. *Movement Ecology* 3: 25.
- Skrade P. D. B. & Dinsmore S. J. 2012: Incubation patterns of a shorebird with rapid multiple clutches, the Mountain Plover (*Charadrius montanus*). *Canadian Journal of Zoology* 90: 257–266.
- Sládeček M. & Kolešková V. 2022: *Supporting information for: 'Offspring thermal demands and parental brooding efficiency differ for precocial birds living in contrasting climates'*. <https://osf.io/tys3g/>. citováno 20. 6. 2023.
- Sládeček M. & Trejbalová K. 2023: *Inkubační rytmy sluky lesní* (*Scolopax rusticola*): <https://osf.io/tys3g/>. citováno 20. 6. 2023.
- Sládeček M., Vozabulová E., Brynychová K. & Šálek M. E. 2019a: Parental incubation exchange in a territorial bird species involves sex-specific signalling. *Frontiers in Zoology* 16: 7.
- Sládeček M., Vozabulová E., Šálek M. E. & Bulla M. 2019b: Diversity of incubation rhythms in a facultatively uniparental shorebird – the Northern Lapwing. *Scientific Reports* 9: 4706.
- Steinfatt O. 1938: Das Brutleben der Waldschnepfe. *Journal für Ornithologie* 86: 379–424.
- Trejbalová K. 2022: *Inkubační rytmy sluky lesní* (*Scolopax rusticola*) a *bekasiny otavní* (*Gallinago gallinago*). Diplomová práce. Česká zemědělská univerzita v Praze.
- Tulp I. & Schekkerman H. 2006: Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *Journal of Avian Biology* 37: 207–218.
- Turner S. J. 2002: Maintenance of egg temperature. In: Deeming D. C. (ed.): *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press.

Turpie J. K. & Hockey P. A. R. 2008: Adaptive variation in the foraging behaviour of Grey Plover *Pluvialis squatarola* and Whimbrel *Numenius phaeopus*. *Ibis* 139: 289–298.

van Paassen A. G. V., Veldman D. H. & Beintema A. J. 1984: A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35: 173–178.

Došlo 19. července 2023, přijato 28. října 2023.

Received 19 July 2023, accepted 28 October 2023.