

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta Životního prostředí

Katedra ekologie



**Fakulta životního
prostředí**

**Patrnosti otáčení vajec v průběhu inkubace u bahňáků
(*Charadriiformes*)**

**Patterns of egg turning during incubation in shorebirds
(*Charadriiformes*)**

Bakalářská práce

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

Školitelka: Mgr. Lucie Pešková

Bakalant: Václav Benda

© 2024 ČZU v Praze

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Václav Benda

Aplikovaná ekologie

Název práce

Patrnosti otáčení vajec v průběhu inkubace u bahňáků (Charadriformes)

Název anglicky

Patterns of egg turning during incubation in shorebirds (Charadriformes)

Cíle práce

Cílem teoretické části práce bude důkladné shrnutí současných znalostí o otáčení vajec u ptáků v průběhu inkubace, mechanismů, jakými je ptáci dosahují a důsledcích míry otáčení pro vývoj embrya.

V rámci praktické části se bakalářská práce se zaměří na analýzu již dostupných videozáznamů z inkubace několika druhů bahňáků (Charadriformes), které budou následně srovnány s daty z dataloggeru dočasně umístěného ve hnízdě v atrapě vejce. Ten umožní přesně definovat, o kolik se v daném okamžiku vejce otočilo.

Metodika

V rámci teoretické části bude provedena důkladná literární rešerše, zejména s využitím volně dostupné databáze Google Scholar.

V rámci praktické části budou zpracovány videonahrávky získané natáčením několika druhů bahňáků. Vyhodnocení nahrávek proběhne na základě předem vypracovaného protokolu. Vyhodnocení se zaměří na identifikaci procesů vedoucích k otočení vejce (například cílené otáčení zobákem, vs. strčení do vejce při odletu). Přesná data o otáčení vajec budou získána z multisenzorického dataloggeru, umístěného v atrapě vejce, kterou bude dočasně nahrazeno jedno ze skutečných vajec. Otočení lze vysledovat na základě měření akcelerometrem a magnetometrem, které datalogger obsahuje. Statistické zpracování dat proběhne v programu R.

Doporučený rozsah práce

25 stran

Klíčová slova

Inkubační péče, rodičovská péče, bahňáci, otáčení vajec

Doporučené zdroje informací

DEEMING, D. C. *Avian incubation : behaviour, environment, and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002. ISBN 0-19-850810-7.

DEEMING, D. Charles; REYNOLDS, S. James. *Nests, eggs, and incubation : new ideas about avian reproduction*. New York, NY: Oxford University Press, 2015. ISBN 978-0-19-871866-6.

Shaffer, S. A., Clatterbuck, C. A., Kelsey, E. C., Naiman, A. D., Young, L. C., VanderWerf, E. A., ... & Bower, G. C. (2014). As the egg turns: monitoring egg attendance behavior in wild birds using novel data logging technology. *Plos one*, 9(6), e97898.

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Mgr. Lucie Pešková

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2024

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 18. 3. 2024

prof. RNDr. Michael Komárek, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 24. 03. 2024

Čestné prohlášení

„Prohlašuji, že svou bakalářskou práci “Patrnosti otáčení vajec v průběhu inkubace u bahňáků (*Charadriiformes*)” jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce.

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

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

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

V Praze dne 28. března 2024

.....
Václav Benda

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval svému vedoucímu práce Mgr. Martinu Sládečkovi, Ph.D. za odborné vedení, trpělivost a zejména čas. Dále bych chtěl také poděkovat školitelce Mgr. Lucie Peškové za zaškolení v analýze videozáznamů a zejména za následnou pohotovost při teoretické nebo technické závadě při analýze. Nakonec bych chtěl poděkovat své rodině za jejich podporu v mém studiu.

Abstrakt

Inkubace je jednoduchý, ale přesto kriticky důležitý proces pro reprodukci ptáků. Inkubační péče se sestává ze zajištění těchto 4 parametrů: teplota, vlhkost, přísun kyslíků a otáčení. Otáčení vajec je nejméně prozkoumaný parametr inkubace, z důvodu obtížnosti přesného pozorování ve volné přírodě. Otáčení je proces, při kterém ptačí rodič vědomě nebo nepřímou změnou jeho orientaci. Na základě výzkumu na kuru domácím v komerčních inkubátorech bylo zjištěno, že optimální frekvence je 96 otočení za den (běžně se však otáčí 24krát za den z praktických důvodů a minimálních rozdílů oproti 96 otočení za den) o 45° na obě strany od horizontální osy tácu. Důvodů pro otáčení je spousta např. lepší redistribuce tepla ve vejci, celkový vývoj embrya a jeho extraembryonálních membrán, prevence přilnutí na skořápku a správná orientace embrya před vylíhnutím.

Tento výzkum, ale nebyl prováděn v inkubátoru, protože probíhal na volně žijících jedincích pomocí dataloggeru v atapě vejce a kamery umístěné vedle hnízda. Zkoumanou skupinou jsou bahňáci (Charadriiformes) a konkrétní druhy kulík říční (*Charadrius dubius*), čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*), pisila čáponohá (*Himantopus himantopus*) a jespák mořský (*Calidris maritima*). Oproti předešlým výzkumům na téma otáčení bylo možné díky videozáznamům, přiřadit každé události jeden z 14 typů chování. 50 % události bylo zaznamenáno jako „vrtění“ (27 %, pták sedí na vejcích a vrtí celým tělem ze strany na stranu) a „otáčení“ (23 %, vědomé otočení vajec zobákem). Třetí nejvyšší frekvenci mělo „dýchání“ (12 %), kdy tento typ chování byl přiřazen jen v situaci, že datalogger zaznamenal pohyb, ale na videozáznamu nebyl pozorovatelný žádný pohyb. Dále se téměř konzistentně dala zkoumaná skupina rozdělit na druhy větší (pisila a čejka), které mají vyšší frekvenci u „otáčení“ a signifikantně větších magnitud průměrných otočení tímto způsobem a druhy menší (kulík a jespák), které dosahovaly vyšších frekvencí u „vrtění“, ale poté u magnitudy otočení ve stupních vzniká nekonzistentnost tohoto rozdělení, největších průměrných hodnot dosahuje kulík a poté právě čejka. Tento výzkum přinesl lepší vhled do otáčení vajec a chováním s ním spojeného a naznačil, že způsoby otáčení mezi druhy se liší.

Klíčová slova: bahňáci, otáčení vajec, datalogger, inkubační péče, rodičovská péče

Abstract

Incubation is a simple yet critically important process for bird reproduction. Incubation care consists of the parent securing these four parameters: temperature, humidity, oxygen supply, and turning. Egg turning is the least explored parameter of incubation, due to the difficulty of precise observation in the wild. Turning is the process by which a bird parent consciously or indirectly changes orientation of the egg. Based on research on poultry in commercial incubators, the optimal frequency is found to be 96 turns per day (however, the eggs are normally turned 24 times per day for practical reasons and minimal differences from 96 turns per day) and turned for 45° to both sides from the horizontal axis of the tray. There are numerous reasons for turning, such as better heat redistribution within the egg, overall development of the embryo and its extraembryonic membranes, prevention of sticking to the shell, and proper orientation of the embryo before hatching.

However, this research was not conducted in an incubator. Research was conducted on wild birds using a datalogger in a fake egg and camera placed near the nest. The studied group is shorebirds (Charadriiformes), specifically the species little ringed plover (*Charadrius dubius*), northern lapwing (*Vanellus vanellus*), black-winged stilt (*Himantopus himantopus*), and purple sandpiper (*Calidris Maritima*). In contrast to previous research on egg turning, it was possible, thanks to video recordings, to assign each event one of 14 types of behaviour. 50 % of the events were recorded as "wiggling" (27 %, the bird sits on the eggs and wiggles its whole body from side to side) and "turning" (23 %, conscious turning of the eggs with the beak). The third-highest frequency was for "breathing" (12 %), where this type of behavior was assigned only in situations where the data logger recorded movement, but no movement was observable on the video recordings.

Furthermore, the studied group could be almost consistently divided into larger species (Black- Winged Stilt and Northern Lapwing), which had a higher frequency of "turning" and significantly larger magnitudes of average turns in this way, and smaller species (Little ringed Plover and Purple Sandpiper), which achieved higher frequencies of "wiggling", but then inconsistency arose in the magnitude of turns in degrees. The highest average values were achieved by the Little ringed Plover and then by the Northern Lapwing. This research provided a better insight into egg turning and associated behaviors and indicated that the methods of turning vary between species.

Keywords: shorebirds, egg turning, datalogger, incubation care, parental care

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Teplota.....	1
1.2	Vlhkost.....	2
1.3	Přísun kyslíku	3
1.4	Otáčení	4
2	Cíle práce.....	7
3	Metodika	8
3.1	Modelová skupina – Bahňáci (<i>Charadriiformes</i>)	8
3.1.1	Kulík říční.....	9
3.1.2	Čejka chocholátá.....	9
3.1.3	Jespák mořský	10
3.1.4	Pisila čáponohá	10
3.2	Sběr dat	11
3.3	Analýza chování	12
3.4	Analýza dat	14
4	Výsledky	15
5	Diskuze	20
6	Závěr	23
7	Literatura.....	25
7.1	Odborné publikace	25
7.2	Internetové zdroje.....	30

1 Úvod

Valná většina ptačích druhů využívá k udržení vhodných podmínek vývoji embrya kontaktní inkubaci. Inkubace je jednoduchý, ale přesto kriticky důležitý proces pro reprodukci ptáků, který by šlo definovat jako souhrn udržování vhodné teploty pro vývoj embrya, udržování vlhkého prostředí, které je pravidelně obměněno, aby mohlo docházet k výměně kyslíku a oxidu uhličitého a také pravidelné otáčení vajec. Dále je možné ještě inkubaci ptačí odlišit od inkubaci plazů. Ptáci na rozdíl od plazů udržují po většinu inkubace přísun tepelné energie sami (až na výjimky, viz. Kapitola 3.2), není dodávána výhradně prostředím (Deeming, 2002).

Otáčení vajec je nejméně prozkoumaný parametr inkubace, z důvodu obtížnosti přesného pozorování ve volné přírodě (Burnside et al., 2021). Úvod této práce pomocí literární rešerše shrne dosavadní údaje o inkubační péči a jejích 4 částech, tedy teplota, vlhkost, přísun kyslíku a především otáčení.

1.1 Teplota

Inkubační péče rodičů je důležitý faktor pro vytvoření správných podmínek prostředí, ve kterém se embryo vyvíjí, kdy suboptimální inkubační teploty mohou mít negativní dopad na raný růst a vývoj ptáčat. Ptačí embryo je závislé na vnějším zdroji tepla, bez něho se nemůže vyvíjet a růst (Bernsten a Bech, 2015).

Při snaze rodičů udržet správnou a stabilní teplotu dochází ke změnám v jejich chování a fyziologii. Například se rodičům na hrudi vyvine hnízdní nažina, běžné u samic, někdy také u samců (White and Kinney 1974). V místě hnízdní nažiny dojde k následujícím změnám: odpeření, výrazný narůst zohýbání kůže spolu s bílými krvinkami, ztluštění a zrohovatění pokožky a narůst počtu a velikosti krevních cév. Arterioly dodávající krev do nažiny mohou, jak zvýšit objem krve, tak i ukončit, když pták opustí hnízdo. (Peterson 1955). Její vlastnosti využívá k inkubaci většina ptáků po většinu doby inkubace, jsou však i výjimky (Deeming, 1991).

Například pobřežník černobílý (*Dromas ardeola*) přímo sám příliš neinkubuje, ale hloubí nory, které kombinací slunečního záření a izolačních vlastností dosahují nory optimální teploty a vlhkosti, může tak trávit minimální čas inkubací. Časy mimo hnízdo dosahovaly až 58 hodin (De Marchi, 2008). Další příklad je čeled' tabonovití

(*Megapodiidae*), která například vajíčka nechá inkubovat v kompostu, kde k inkubaci využívají teplo vytvořené bakteriemi, které rozkládají organickou hmotu. Pokud inkubují na písčitých půdách, tak nechají zejména působit sluneční záření (Starck, 2000).

Jen malá část ptáků mají úplnou zodpovědnost za správné podmínky pro vývoj svých potomků, většina ptáků staví hnízda, která je sice stojí čas a energii, ale v pozdější fázi inkubace na ně mohou přesunout část zodpovědnosti. Díky hnízdu mohou mít rodiče větší flexibilitu v investování času do jiných aktivit (Deeming, 2002). Zvířata si obecně staví hnízda, aby získala určitou míru kontroly nad prostředím.

Většina ptáků staví výhradně hnízda ku příležitosti péče o vejce, jen pár druhů ptáků staví mimo hnízda i „dormitories“, které využívají k odpočinku nebo využívají hnízdo po dokončení inkubace k odpočinku (Skutch, 1961). Hnízda tedy spíše nejsou stavěny pro ukonejšení potřeb rodičů, ale zejména pro udržení správné teploty a vlhkosti pro vejce, jako úkryt před predátory nebo také jako obrana vylíhlých mláďat před predátory. Skrze výběr lokace, design hnízda, výběr materiálu mohou rodiče ovlivnit míru slunečního záření, větru, provzdušnění a dostupnosti pro predátory a parazity (Deeming, 2002).

Udržení stabilní ideální teploty je jeden z klíčových faktorů k úspěšné inkubaci (Tullet, 1995). Ptačí embrya se nevyvíjí pod 24-27 °C (Wilson, 1991), tato limitní hodnota se nazývá fyziologická nula (Drent, 1973). Nad 26-27 °C začíná embryo růst. Vysoké nebo nízké teploty způsobují nesouměrný vývoj, narušení oběhu krve, abnormality a snížený růst (Wilson, 1991). Mezi 26 a 36 stupni celsia již dochází k vývoji, ale je zpomalený a delší vystavení těmto teplotám může mít za následek vývin abnormalit. V rozsahu mezi 36 °C a 40,5 °C dochází k optimálním vývojovým podmínkám u kura domácího. Teploty nad 40,5 °C způsobují zvýšený výskyt deformací, delší vystavení těmto teplotám může způsobit až smrt (Lundy, 1969). Napříč 11 řády volně žijících ptáků byla naměřena průměrná teplota 34 °C, 34,2 °C, když rodič seděl na vejcích a 33,44 °C, když neseděl na vejcích. Mezi zkoumané řády, například patřili *passeriformes*, *charadriiformes* a *falconiformes* (Huggins, 1941).

1.2 Vlhkost

Absolutní vlhkost hnízda je jeden z faktorů určující ztrátu vody z vajec (Ar 1991). Nadměrná nebo nedostatečná ztráta vody může bránit normálnímu vývoji embrya (Robertson, 1961a). Vlhkost hnízda je důležitá pro úspěšný vývoj a vylíhnutí embrya

(Ar a Rahn, 1980), přesto většinou není regulovaná rodiči, ale odpovídá okolní vlhkosti (Walsberg, 1980).

Je jen pár příkladů, kdy rodiče aktivně namáčejí hnízdo a vejce. Jeden z těchto příkladů je *Pluvianus aegyptius* (Běhulíkovec pestrý), jeho vejce jsou částečně zahrabané v písku a v nejvíce horkých částech dne si namáčí své peří a po dosednutí na vejce tak navlhčí písek obklopující vejce (Howell, 1979). Ptáci zejména regulují vlhkost v hnízdě výběrem správného období, lokace, materiálu a konstrukce hnízda a samozřejmě rodiče, co jsou součástí celého procesu inkubace (Deeming, 2002).

Skrze póry ve skořápce dochází konstantně k výměně plynů a také k odpařování vodní páry (Tullett, 1990). Největší úspěch u líhnutí u kuru domácího dosahují vejce při ztrátě vody odpovídající 10-12 % původní váhy vejce (Lundy, 1969). Vlhkost inkubátoru je tedy regulovaná tak, aby embryo dosáhlo této ztráty váhy (Tullett, 1990). Ke ztrátě váhy dochází skrze redukci vodní páry přes skořápku, míra této ztráty je kontrolována vlhkostí ve hnízdě a vodivostí skořápky (Ar, 1991). Ar a Rahn (1980) uvádí jako optimální ztrátu hmotnosti o 10-20 % pro různé druhy. Samotní ptáci neregulují vlhkost, ale vytvoří prostředí, ve kterém je vlhkost vyšší než okolní vlhkost (Deeming a Reynolds, 2015).

1.3 Přísun kyslíku

Kyslík je hnací silou metabolismu embrya. Kyslík se ve vejci rozšíří skrz póry skořápky, stejnými póry pak vychází ven oxid uhličitý vyprodukovaný embryem. S postupující fází inkubace embryo potřebuje také více kyslíku. Přísun kyslíku může být ovlivněn vodivostí skořápky (Tullett, 1990). Skořápky se zvýšenou vodivostí čelí problému dehydratace embrya a zvýšené ztrátě oxidu uhličitého. Tento problém se v komerčních inkubátorech řeší zvýšením vlhkosti (Meir et al., 1984). Skořápky s nižší vodivostí mohou čelit problémům nízké ztráty vody, nedostatku kyslíku a nadměrného množství oxidu uhličitého (Ar a Rahn, 1980). Tato situace se naopak řeší snížením vlhkosti vzduchu. Tyto problémy byly zkoumány při umělé inkubaci (Meir et al., 1984).

Díky experimentálnímu výzkumu bylo předvedeno, že ideální složení atmosféry pro vývoj je takové, které se co nejvíce přibližuje složení na úrovni hladiny moře. Líhivost vajec nakladených na úrovni moře a inkubované také na úrovni moře měla 94 % a normální produkci CO₂. Dále byla vejce přesunuta do nasimulované nadmořské výšky 5,5 km s přirozenými podmínkami. Embrya v těchto vejcích zemřela během

několik dní všechna. Třetí podmínky experimentu byly, že byla z úrovně hladiny moře přesunuta do 5,7 km nadmořské výšky, ale tentokrát měla nasimulované optimální podmínky, relativní vlhkost byla 70 % a složení plynů bylo 45 % O₂ a 55 % N₂. V těchto podmínkách dosáhla skoro normální výměny plynů a líhivosti 81 % (Visschedijk, 1985). Jako u vodní páry, je složení atmosféry z části ovlivněno rodiči, jelikož samozřejmě dýchají. Absence rodiče, volné proudění vzduchu a vítr provzdušní hnízdo, když rodič není na hnízdě (Deeming, 2002).

1.4 Otáčení

Správné otáčení vajec u ptáků je podmínkou úspěšné inkubace, kdežto například u plazů by otáčení mohlo způsobit uhynutí embrya. (Deeming, 2002). Z tohoto důvodu je otáčení důležitý úkol pro rodiče a nezbytná součást inkubační péče (Drent, 1975). Otáčení je proces, při kterém je vejci změněna lokace v hnízdě nebo rotací jeho orientace. Otáčení je považováno za součást inkubace, která vede k úspěchu napříč všemi druhy ptáků (Poulsen, 1953).

Je obecně známo, že otáčení začíná až po naklazení vajec, jsou však výjimky. Například tučňák kroužkový (*Pygoscelis adeliae*) otáčí vejce již před zahájením inkubace (Derksen, 1977). Další příklad je u kardinála červeného (*Cardinalis cardinalis*), u kterého samice otočí první naklazené vejce o 180 stupňů také ještě předtím, než začne s inkubací (Potter, 1989). Brua (1989) ve svém výzkumu vokalizace embryí potápky černokrké (*Podiceps nigricollis*) definoval otáčení pohyb vajec způsobený umístěním zobáku pod vejce. Již zmíněný tučňák královský otáčí nejen zobákem, ale zejména nohama (Derksen, 1977).

Již je obecně známo, že pokud během inkubace nebude vejce otáčeno, je snížena jeho líhivost a kvalita kuřete (Deeming, 2009). Dále je otáčení kritické pro optimální vývoj extraembryonálních membrán (Eycleshymer, 1907) a správné orientace embrya před jeho vylíhnutím (Robertson, 1961b). Frekvence a úhel otáčení jsou důležité aspekty (Elibol a Brake, 2006). Se zvyšující magnitudou stupně otočení se zvyšuje líhivost, Forward a Funk (1953) toto ukázali v experimentálním výzkumu s 20, 30, 40 a 45stupňovými otočeními od vertikální osy tácu. Forward and Funk (1960) v pozdějším výzkumu otestovali 30, 45, 60, 75stupňové otočení, kdy opět 45° dosahovalo nejlepších výsledků. Dále u komerčních inkubátorů dosahovala nejlepších výsledků frekvence 96 otočení za den (Wilson, 1991). Díky malým rozdílům oproti 24 otočením za den, se z praktických důvodů využívá v komerční inkubaci tato frekvence (Freeman

a Vince, 1974). Elibol a Brake (2006a) provedli dva experimenty. V prvním nechali vejce pokaždé otočit 24krát za den o 35, 40 a 45 stupňů. Nebyl pozorován signifikantní rozdíl v líhivosti, ale u 35° docházelo nejvíce ke špatné orientaci embrya ve vejci, tedy kdy se jejich hlava nacházela ve špičatém pólu vejce (1,72 % ± 0,30 SE (P <0,01)). U 40° došlo k tomuto incidentu ještě méně (0,66 % ± 0,23 SE (P <0,01)) a 45° dosahovalo nejlepších výsledků (0,32 % ± 0,17 SE (P <0,01)). Dále oproti 35° a 45° u 40° docházelo nejméně k uhynulým embryím v prvním týdnu inkubace. V druhém experimentu srovnávali kombinace úhlu a frekvence otočení, 35° a 96krát za den, 35° a 24krát za den a 45° a 24 otočení za den. Úhel ani frekvence otočení neměla vliv na líhivost a úmrtnost embryí. Signifikantně horší byla kombinace 35° a 24 otočení za den (1,40 % ± 0,35 SE (P <0,01)). 35° a 96 otočení (0,38 % ± 0,21 SE (P <0,01)) a 45° a 24 otočení (0,23 % ± 0,16 SE (P <0,01)) dosahovala podobných výsledků. Z těchto výsledků se dá usuzovat, že menší úhel otáčení může být zlepšen vyšší frekvencí. Další proměnná u otáčení je začátek a délka otáčení. Wilson (1991) uvádí jako nejvíce kritickou dobu pro otáčení 3. až 7. den od začátku inkubace, otáčení po 13. dnu už má minimální efekt. Elibol a Brake (2006b) experimentálně otestovali všechny tyto proměnné na komerčních brojlerech včetně vlivu jejich věku, porovnali mladší (34-37 týdnů) a starší jedince (59-61 týdnů). Vejce v inkubátoru byla podrobena frekvenci otáčení 24 a 96krát denně a po dobu 8, 10, 12, 14 dní. Nejlepší líhivosti dosáhla vejce mladých slepic, otočena 96krát za den, která byla otáčena do 8. (91,9 %) a 10. (91,5 %) dne. Nejhorších výsledků dosáhla vejce starších slepic, otočena 24krát a otáčena po dobu 8 dnů (85,3 %).

Jedno z obecných vysvětlení pro účel otáčení je, prevence přilnutí embrya na vnitřní skořápkovou membránu. Další důvod je lepší redistribuce tepla ve vejci (Deeming, 2016). Nedostatek otáčení má ovšem vliv také na vývoj embrya a jeho membrán, transport tekutin, růst samotného embrya a líhivost (Deeming, 2009). Embrya v neotáčených vejcích mají snížený příjem kyslíku, nižší tepovou frekvenci (Pearson et al. 1996), delší dobu inkubace a sníženou hmotnost (Tullet a Deeming 1987). Během 3.-7. dnu inkubace dochází k masivnímu transferu vody z bílku do žloutkového vřívku na formování subembryonální tekutiny a rychlého růstu *area vasculosa* a žloutkového sáčku. (Baggot et al., 2002). Neotáčení vajec v tomto období bude mít za následky redukci hmotnosti a pevného obsahu subembryonální tekutiny a také zpomalení míry růstu *area vasculosa*. *Area vasculosa* je součást žloutkového vřívku, jedna ze 4 extraembryoálních membrán (Deeming, 1989) a kritická doba otáčení, tedy 4.-7. den

od začátku inkubace (Wilson, 1991) je charakterizované expanzí právě *area vasculosa* (Deeming, 1989) a právě slouží jako první respirační povrch embrya (Reeves, 1984). V neotočených vejcích dochází i ke změnám v jejich prostorovém rozložení. Embryo propadne do žloutku, kde pak bílek leží na dně vejce a nedochází k normálnímu transferu bílkových proteinů do plodové vody přes semi-amniotcké propojení. Využití bílků je nejkritičtější proces ovlivněný otáčením (Deeming, 2009). Dále otáčení umožní efektivnější přesun vody z bílku do žloutku. Otáčení také redukuje zpevněné vrstvy v bílku a nedochází k omezení difuze do subembryonální tekutiny. Vysoký obsah proteinů je důležitý zdroj pro embrya a otáčení zajistí jeho kompletní transfer do amniotické tekutiny. Z toho také plyne, aby byl bílek kompletně využit musí být dostatečně krát vejce otočeno, tedy altriciální druhy musí být častěji otočeny než prekociální druhy, které mají více žloutku a méně bílku (Deeming, 1991).

Umělá inkubace je důležitou součástí ochrany ptáků. Pro nejlepší výsledky by klíčové parametry inkubace (teplota, vlhkost, přísun kyslíku a otáčení) měly co nejlépe odrážet přírodní inkubaci. Z těchto 4 parametrů inkubace je otáčení nejméně prozkoumáno u volně žijících druhů z důvodu obtížnosti provedení přesných pozorování (Burnside et al., 2021). Inkubační technologie je velmi optimalizována pro domestikované zástupce řádu *Galliformes*, nicméně tyto parametry se napříč taxony liší (Deeming a Jarrett, 2015). Burnside et al. (2021) zkoumali dropa hřívnatého (*Chlamydotis undulata*) a jeho frekvenci a magnitudu otáčení pomocí dataloggerů umístěných v atrapě vejce, s účelem zjistit parametry pro umělou inkubaci. S cílem vytvořit způsob, jak inkubovat vejce ohrožených druhů bez využívání metody pokus omyl. Když inkubovali po vzoru přírodní inkubace, dosáhli lepších výsledku, vylíhnutí jedinci měli vyšší váhu. Samice dropa velikého otočily vejce průměrně 0,58krát za hodinu a průměrný úhel otočení byl 40,9°. Nejčastěji otáčely přes den a frekvence otáčení se snižovala v průběhu celé inkubace. Tyto parametry otáčení jsou konzistentní s predikcemi pro druhy s nízkým obsahem bílku a prekociální druhy.

Schaffer et al. (2014) se svojí publikací poprvé využívá dataloggerů s tříosým akcelerometrem, magnetometrem a teploměrem. Dataloggerů měřily 1–7 dní inkubace u tří druhů: alkoun aleutský (*Ptychoramphus aleuticus*), racek západní (*Larus occidentalis*) a albatros laysanský (*Phoebastria immutabilis*). Druhy reprezentují široký rozsah tělesné váhy (250–3000 g), váhy vejce (27–300 g) a velikosti snůšky (1–3 vejce). Alkoun aleutský otáčel ve dne v průměru 1,8krát za hodinu \pm 0,3 SD a v noci 2,6krát za hodinu \pm 1,3 SD. Jediný z těchto druhů měl větší rozdíl ve frekvenci mezi

dnem a nocí, rozdíl byl až o 44 %. Racek západní otáčel ve dne v průměru 2,1 za hodinu $\pm 0,4$ SD a v noci 2,0 za hodinu $\pm 0,5$ SD. Albatros laysanský otáčel ve dne v průměru 2,1 za hodinu $\pm 0,7$ SD a v noci 2,0 za hodinu $\pm 0,4$ SD. Zbylé dva druhy měly podobnou frekvenci a minimální rozdíly mezi dnem a nocí. Clutterbuck et al. (2017) provedli podobný výzkum opět s rackem západním a albatrosem laysanským. Zaměřili se na rozdíly v otáčení v průběhu celé inkubace a opět na rozdíly mezi dnem a nocí. Racek inkubuje po dobu třiceti dní a Albatros po dobu 63-65 dní. Obě období rozdělili na třetiny. Druhy a ani inkubační fáze se signifikantně nelišily ve frekvenci otáčení. Lišily se však v magnitudě otáčení, rackové dosahovali o $11,4^\circ \pm 2,2^\circ$ větších změn úhlu než albatrosi. Obecně rackové otáčeli vejce více často ve dne, ale s menší magnitudou, kdežto v noci otáčeli vejce s menší frekvencí, ale s větší magnitudou. I přesto, že raci jsou obecně přes noc klidní, data jasně ukazují, že aktivně otáčeli i přes noc. Albatrosi projevovali menší rozdíly v otáčení mezi dnem a nocí. Albatrosi měli vyšší frekvenci otáčení ve dne v první a druhé třetině inkubace, ale magnituda otáčení se pouze mírně lišila v druhé třetině otáčení. Taylor et al. (2018) zkoumali otáčení u rybáka forsterova (*Sterna forsteri*). Používali také datalogger s tříosým akcelerometrem, magnetometrem a teploměrem. Průměrně rybák otočil vejce $3,8 \pm 0,8$ SD za hodinu, což je téměř 2krát více než u jiných pozorovaných vodních druhů. Během dne ($4,5 \pm 1,1$ SD) průměrná frekvence otočení za hodinu byla vyšší než během noci ($2,8 \pm 0,9$ SD). Celková průměrná magnituda otočení byla $46,3^\circ \pm 0,5^\circ$. Dále teplota pozitivně korelovala s frekvencí otáčení a stádiem inkubace.

2 Cíle práce

Cíl této práce je zaznamenat a popsat způsoby otáčení vajec ptačích rodičů ze skupiny bahňáků během inkubace. V předešlých výzkumech pomocí dataloggerů přesně kvantifikovali frekvenci, magnitudu otočení a rozdíly těchto hodnot mezi dnem a nocí. Z tohoto důvodu byla v této práci při pozorování použita nejen atrapa vejce s dataloggerem, ale také kamera. Pečlivému pozorování bylo podrobena 7 hnízd 4 druhů. Každému zaznamenanému pohybu vejce bylo přiděleno jedno z 18 typu chování. Zkoumané otázky a hypotézy byly: Jak vejce otáčí? Jsou to spíše vědomé pohyby zobákem nebo otočí vejce například při dosednutí na vejce a následné hledání pohodlné pozici při inkubaci? Liší se způsoby a jejich frekvence mezi zkoumanými druhy?

3 Metodika

3.1 Modelová skupina – Bahňáci (*Charadriiformes*)

Tento výzkum se zabývá skupinou bahňáci, jež je součástí řádu dlouhokřídlí (*charadriiformes*). Je rozlišeno přibližně 215 druhů bahňáků napříč 14 čeleděmi (Colwell, 2010). Tato práce se však zabývá jen čtyřmi druhy ze 3 čeledí, konkrétně tedy čeledí *Charadriidae* se zástupci kulík říční (*Charadrius dubius*) a čejka chocholatá (*Vanellus vanellus*), dále *Recurvirostridae* se zástupcem pisila čáponohá (*Himantopus himantopus*) a poslední čeleď *Scolopacidae* s posledním zástupcem jespák mořský (*Calidris Maritima*).

Bahňáci obývají otevřená stanoviště až na extrémních zeměpisných šířkách od úrovně moře až po vysoké nadmořské výšky (Colwell, 2010). Je to skupina kosmopolitní, jež obývá zejména mořské pobřeží, vnitrozemní vodní plochy, polární oblasti a ostrovy (Zusi, 1999). Bahňáci jsou vázáni na otevřená stanoviště a vlhké oblasti jako například: mokřady, sladkovodní nebo slané a pobřežní ústí řek, tundru a také zemědělskou krajinu. Dopad kosmopolitního výskytu je vidět na diverzních stanovištích, na kterých se nacházejí a nejvíc zřejmá je na morfologických adaptacích jako je velikost těla a tvar zobáku. Nejmenší zástupci mohou mít i méně než 20 gramů (např. *Calidris minutilla*) a ti největší mohou mít až 800 gramů, této váhy dosahují například zástupci čeledi *Burhinidae* (Collwell, 2010). Největší zástupce je koliha východní (*Numenius madagascariensis*), která dosahuje průměrné váhy až kolem 900 gramů (Birdlife Australia, 2023). Jejich potrava sestává z větších bezobratlých s měkkým tělem, mlžů, malých ještěrek, ryb a vajec jiných ptáků. Rostlinná strava je spíše vzácná, ale některé arktické druhy v pozdním létě jedí rostliny a ovoce (Collwell, 2010). U bahňáků jsou případy polygynie a i polyandrie, ale ve většině případech jsou monogamní a provozují biparentální péči o potomstvo. Samice často brzy po vylíhnutí vajec opouštějí hnízdo a nechávají péči na partnerovi. Dále se u bahňáků vyskytuje reverzní dimorfismus, kdy samice jsou výrazně větší než samci (Jönsson and Alerstam 1990). Mají konstantní velikost snůšky o 4 vejcích, ptáčata jsou prekociální a líhnou se z větších vajec s velkým obsahem žloutku. Většina bahňáků se rozmnožují v severních zeměpisných šířkách, kde potrava má sezonně obrovskou abundanci. Na zimu pak musejí podstoupit migraci na střední až dlouhou vzdálenost. Páry spolu budují hnízda, která jsou v

podstatě jen menší prohlubně, kde ještě přidají klacíky, kusy vegetace a kamínky. Typická velikost snůšky jsou 4 vejce (Collwell, 2010).

3.1.1 Kulík říční

Jeho výskyt je téměř po celé východní polokouli. Obývá větší říční písčiny, štěrkovité ostrovy na řekách a písčité nebo bahnitě břehy rybníků, kde vyhledává hmyz, jeho larvy a žížaly. Hnízdo je mála prohlubeň mezi kameny nebo ve vyschlé bažině s travinnou vegetací. Hnízdí 2krát ročně, snůška má 4 vejce, které střídavě inkubují po dobu 22–28 dní. Druhý den po vylíhnutí už ptáčata loví hmyz s rodiči. V říjnu migruje na zimoviště. Dosahuje průměrného věku 10–15 let. Je menšího vzrůstu, dosahuje váhy 26–53 gramů, délky 14–16 cm a rozpětí křídel se pohybuje mezi 42–48 cm (Hudec, 2005).



Obr. 1 kulík říční inkubující vejce, © Lucie Pešková, Václav Benda

3.1.2 Čejka chocholatá

Vyskytuje se v Evropě a střední Asii. Obývá okolí rybníků, vlhčí louky a pole. Živí se bezobratlými, občas také menšími obratlovci např. žábami nebo rybami. Hnízda staví na zemi. Je to monogamní druh, ale část samců občas utváří polygynie s 2–3 samicemi. Snáší 4 vejce, které po dobu 24 dní inkubují jak samec, tak i samice. Ptáčata po dvou dnech opouštějí hnízdo. Některé populace na jihu a západu Evropy nemigrují. Migrující populace zimují od prosince do února. Dosahují věku kolem 16 let. Dosahují středního vzrůstu, s hmotností 170–300 g, délky 28–32 cm a rozpětí 67–72 cm (Hudec, 2005).



Obr. 2 čejka chocholátá otáčející vejce, © Lucie Pešková, Václav Benda

3.1.3 Jespák mořský

Vyskytuje se na severních pobřežích Evropy, Islandu, východním pobřeží Grónska a na severu Severní Ameriky. Většina populací nemigruje, v případě silnější zimy migrují na jih. Hnízdí na malých ostrovech, a na pobřeží v suché kamenité tundře. Živí se hmyzem, pavouky, mořskými plži a také i zelenými řasami a semeny rostlin. Hloubí se prohlubně jako hnízdo, které vystele listím, lišejníky a peřím. V květnu a v červnu kladou snůšky o 3–4 vejcích. Rodiče oba inkubují po dobu 21–22 dní. Dožívají se až 20 let. Dosahují menšího věku, váží kolem 50–105 g, dosahují délky 19–22 cm a rozpětí 37–42 cm (Hudec, 2005).

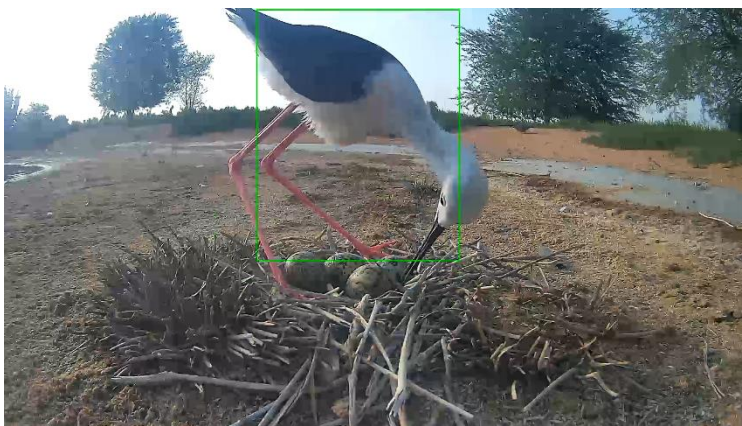


Obr. 3 jespák mořský inkubující vejce, © Lucie Pešková, Václav Benda

3.1.4 Pisila čáponohá

Jedná se o druh kosmopolitní. Severní populace migrují do zimovišť od listopadu do března. Vyskytuje se v mělkých brakických a sladkých vodách, říčních deltách, lagunách a okrajích jezer. Její potrava se skládá z vodního hmyzu, jeho larev,

měkkýšů, korýšů, malých ryb a vzácně semen. Staví hnízda ve tvaru menší prohlubně na bahnitých a písčitých mělčinách. Hnízdí v párech. Samice jednou ročně snáší 3–6 vajec, inkubují oba partneři po dobu 22–26 dnů. Ptáčata jsou prekociální. Dožívá se věku kolem 10 let. Dosahuje středního vzrůstu, váží 165–250 gramů, tělo měří 33–42 cm a rozpětí křídel je 67–83 cm (Hudec, 2005).



Obr. 4 pisila čáponohá otáčející vejce, © Lucie Pešková, Václav Benda

3.2 Sběr dat

Sběr dat proběhl na třech různých lokacích, konkrétně tedy v jižních Čechách (čejka chocholatá, kulík říční), Svalbardu (jespák mořský) a Dubaji (pisila čáponohá). Nejdříve byla vybrána cílová hnízda. Začátek inkubace byl zjištěn pomocí flotační metody (Paassen et al. 1984). V náhodný okamžik inkubační péče bylo jedno reálné vejce vyměněno za jednu atrapu s dataloggerem. Zkoumané druhy mívají 4 vaječné snůšky. Odebrané vejce bylo umístěno do inkubátoru po dobu výzkumu. Atrapa vejce byla vytištěná v 3D tiskárně v takových rozměrech, aby vždy napodobila váhu, velikost a barvu zkoumaného druhu. Dále byla atrapa naplněna volně dostupným lubrikačním gelem, díky němuž se mohla atrapa přiblížit váze reálného vejce. Již zmíněný datalogger, nese název “DAL2”, který je vybaven tříosým akcelerometrem, magnetometrem a je schopen po dobu 24–72 hodin kontinuálně snímat data s možností upravit frekvenci záznamu (Pešková et al., in press). Datalogger snímá teplotu, vlhkost, světlo, tříosou akcelerometrii a tříosovou magnetometrii.

Audiovizuální záznam byl pořízen malými kamerami s názvem “Neos SmartCam 1080p, Neos, UK”, které byly nainstalovány jižním směrem z důvodu vyhnutí se sluneční záři a ve vzdálenosti jeden metr, aby byli možné dobře rozlišit jednotlivé typy chování rodičů. Typy chování jsou blíže popsány v kapitole 3.3 Analýza chování. Baterie, tedy napájení kamery je zahrabáno v blízkosti kamery. Dále bylo předešlým

výzkumem ověřeno, že tyto druhy tolerují občasné vyrušení člověkem a umístění umělých objektů v blízkosti hnízda (Sládeček et. al. 2019). Využité kamery jsou rozměrově velmi malé a nezpůsobují vyšší riziko detekce hnízda a následnou predaci (Sládeček et al., 2021).



Obr.5 vejce vytištěné 3D tiskárnou a datalogger DAL2, ©Lucie Pešková

3.3 Analýza chování

Po sběru dat z dataloggeru, byla data přenesena do tabulky, která tedy obsahovala informace o vlhkosti, teplotě, světle, změně úhlu ve všech třech osách, a hlavně velikost rozdílu rotace všech třech os v radiánech mezi jednotlivými vteřinami. Kombinace tříosého akcelerometru a magnetometru umožňuje zohlednit pohyb ve všech třech osách a vypočítat tak celkový rozdíl mezi úhly (navrhnuto od Schaffer et al., 2014). Data z akcelerometru a magnetometru byla nejdřív zpracována v několika krocích (viz doplňkový skript <https://osf.io/29w7n/> od Lucie Pešková et al., in press) s cílem zvýšit přesnost měření a redukování náhodného datového šumu. Poté byla všechna měření zkalibrována a zhodnocena v laboratorních experimentech, které se skládaly z posouvání dataloggeru o přesně definované úhly po jednotlivých osách. Nejprve byla použita iterativní autokalibrační procedura nejbližšího bodu, aby se minimalizovala chyba kalibrace jak senzorů akcelerometru, tak magnetometru (převzato z van Hees et al. 2014). Kalibrovaná měření byla následně zpřesněna pomocí mediánového filtru s mezní frekvencí 0,5 Hz pro akcelerometr a 0,1 Hz pro magnetometr (tj. Lowpass filtr) (Chen et al. 2015). Rozdíl úhlů byl vypočítán z Tait-

Bryanových úhlů („roll, pitch and heading“: see Yuan et al. 2015), poté byl využit median filter k dalšímu zpřesnění úhlů s mezní frekvencí 0,2 Hz a shrnutí skrz vypočtení průměrů jednotlivých vteřin. Tyto zprůměrované úhly byli poté konvertovány do kvaternionové reprezentace a změny úhlu na třech osách byly sloučeny do jednoho celkového rozdílu úhlu, který pak vyjadřuje rozdíl otočení vejce mezi jednotlivými vteřinami (Pešková et al. in press). To bylo spočteno pomocí funkcí z “RSpincalc” library (Gama et al. 2015). Také byl vyfiltrován datový šum, který byl definován pro každou vteřinu, pokud nedosáhl rozdílu úhlu $>1^\circ$.

K těmto datům byly synchronizovány časy kamery a posléze vyfiltrována všechna data kde nedošlo ke změně pozice atrapy. Po filtraci, obsahovala tedy tabulka pouze vteřiny, kde opravdu došlo k pohybu atrapy. Dále bylo pokaždé nalezeno odpovídající video ke každé události a posléze bylo ke každé vteřině přiřazeno jedno z následujících typu chování:

otáčení atrapy zobákem	
otáčení jiného vejce zobákem	
otáčení vajec	nelze rozeznat, jestli se jedná o atrapu nebo reálné vejce
hrabání	pták hrabe nohama, když sedí na vejcích
vrtění	pták vrtí tělem, když sedí na vejcích
zvednutí se	pták přerušil inkubaci a vstal
nadzvednutí	pták se pouze nadzvedl, ale břichem se pořád dotýká vajec
odlet	pták z hnízda rovnou odletěl
příchod	pták při příchodu zavadil o vejce
dosednutí na vejce	
samovolný pohyb	nejčastěji, když pták vejce postaví na špičku
příčina neznámá	video chybí
přešlapování	pták přešlapuje mezi vejci a zavádí o ně nohou
dýchání	pták inkubuje a je pozorovatelný pouze minimální pohyb
fouká vítr	datalogger zaznamená pohyb, ale pták není na hnízdě
stavba hnízda	pták přehazuje věci kolem hnízda nebo se krmí
instalace	instalace vejce a kamer

Poslední kategorie byla samozřejmě odstraněna, až po viditelném návratu ptáka na hnízdo začala analýza. Cílové časové období pozorování bylo 24 hodin, na většině

hnízd se to povedlo, ale bohužel jedno hnízdo bylo predováno liškou po 4 hodinách a u jednoho hnízda po 23 hodinách se kamera vypnula.

Stěžejní jsou první tři kategorie, kdy se dá předpokládat, že pták vejce otáčí cílevědomě. Bohužel nebylo vždy možné rozeznat z videonahrávky, zda se jedné o atrapu, či reálné vejce. Například u pisily čáponohé to bylo jednoduché díky její stavbě těla a stavbě hnízda, jež poskytovala velmi dobrou viditelnost na celou snůšku. Bohužel o ostatních druzích, které mají menší vzrůst a hlubší hnízdo bylo často nutné použít třetí kategorii.

3.4 Analýza dat

Zpracování dat, statistická analýza a vizualizace dat bylo provedeno v R 4.3.3. Zanalyzováno bylo 5558 událostí, ze 7 hnízd (2 pisily čáponohé, 2 jespáci mořští, 2 kulíci mořští a 1 čejka chocholátá). Na začátku analýzy byli sloučeny málo početné kategorie, které jsou si poměrně podobné. Kategorie “příchod” s početností tři byla sloučena s kategorií “přešlapování” a kategorie “nadzvednutí” byla sloučena s kategorií “zvednutí”. Nyní je 13 kategorií, se kterými se bude dále pracovat. Pro většinu analýzy byli všechny tři kategorie otáčení sloučeny do jedné s názvem “otáčení”. Pro většinu analýzy bylo využíváno těchto 11 kategorií.

Nejdříve bylo otestováno, zdali se opravdu druhy mezi sebou liší pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu. Nejdříve byla byla zanalyzována proporce typu chování všech druhů dohromady.

Vrtění	Otáčení	Dýchání	Přešlapování	Dosednutí	Zvednutí se	Hrabání	Foukání	Stavba hnízda	Odlet	Samovolný pohyb
0,27	0,23	0,12	0,09	0,09	0,07	0,05	0,03	0,02	0,009	0,001

Dále byly porovnány proporce frekvencí každého druhu, kde byli vytvořeny konfidenční intervaly, pro označení signifikantních rozdílů. Ty byly vytvořeny pro každou proporcí pomocí binomického testu. Pro každou kombinaci typu chování a druhu byl použit binomický test k výpočtu konfidenčního intervalu pro proporce výskytu dotyčného typu chování v celkovém počtu pozorování příslušného druhu. Poté tyto intervaly byly přeneseny na graf pro jednoduchou vizualizaci.

Analýze byla podrobena i magnituda jednotlivých otáčení. Třetí graf zobrazuje rozmístění průměrných magnitud otočení ve stupních.

Otáčení	Samovolný pohyb	Hrabání	Přešlapování	Dosednutí	Zvednutí se	Vrtění	Stavba hnízda	Odlet	Dýchání	Foukání
11,9°	10°	6,8°	6,2°	4,2°	4,1°	3,9°	3,4°	2,8°	2,4°	1,7°

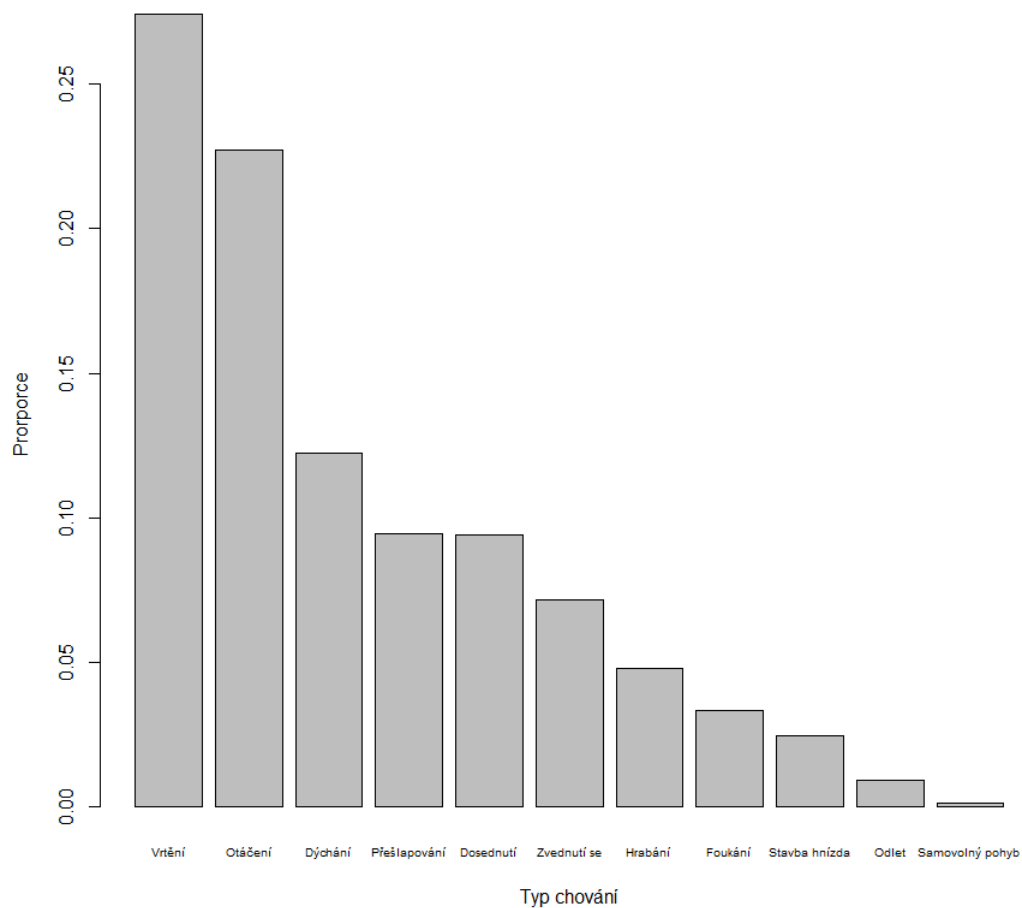
Pro vizualizaci signifikantních rozdílů byla použita funkce “notch”, která vytvoří vizuální reprezentaci 95 % konfidenčního intervalu kolem mediánu. Stejným způsobem byly vytvořeny grafy pro srovnání magnitud otáčení konkrétních typu chování (“otáčení” a “vrtění”) mezi druhy.

K šestému grafu byly konfidenční intervaly vytvořeny opět pomocí binomického testu. Konfidenční intervaly magnitudy byly vytvořeny skrze t-test pomocí průměrovaných rozdílů úhlu napříč všemi pozorováními. U poslední části analýzy byly porovnávány jak proporce frekvence, tak magnitudy otočení mezi zkoumanými druhy. Výsledky jsou suma rozdílů otočení pro každou kombinaci chování a druhu. Konfidenční intervaly byly vytvořeny skrze t-test pomocí průměrovaných rozdílů úhlu napříč všemi kombinacemi typu chování a druhu.

4 Výsledky

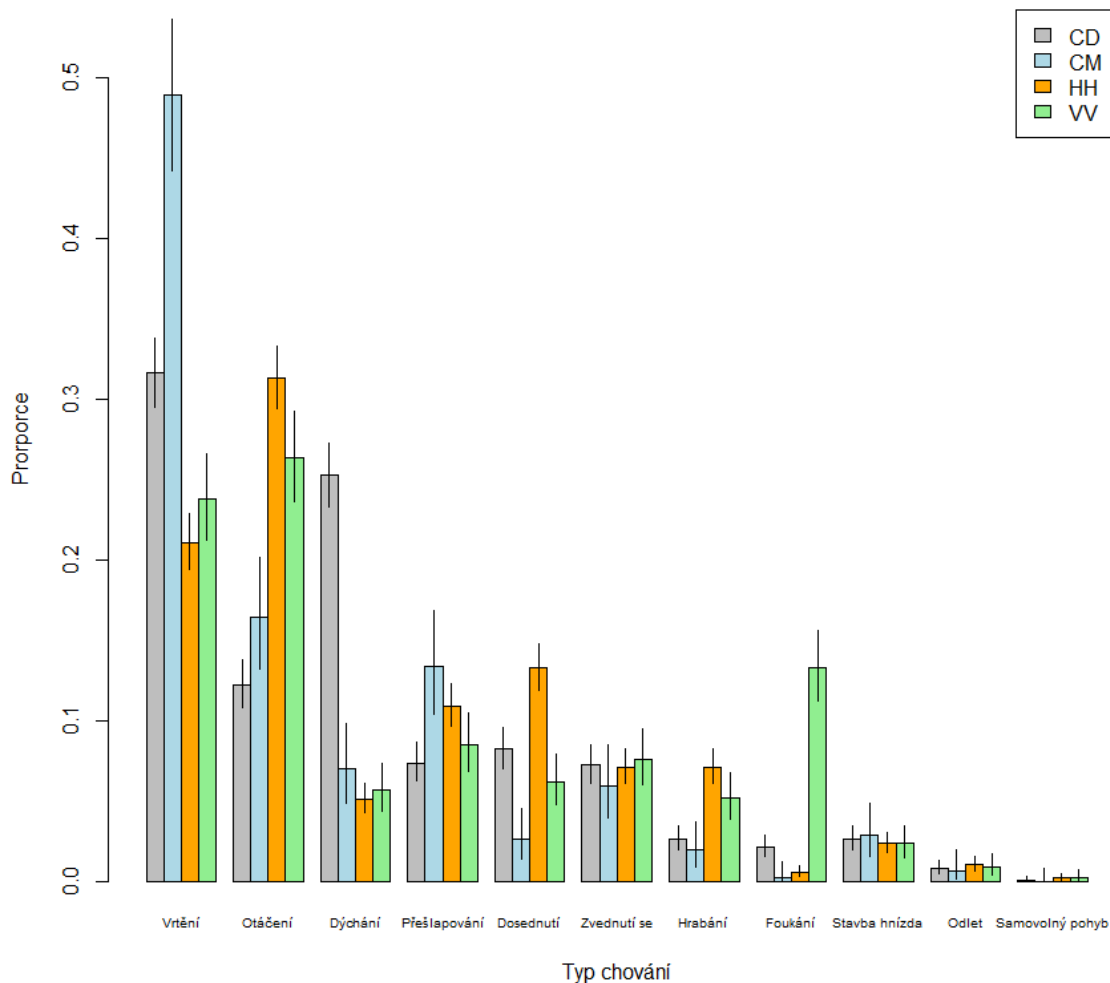
Nejdříve byla zanalyzována frekvence jednotlivých chování všech druhů dohromady. Pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu byly otestovány, zdali se liší. Nulová hypotéza je, že se druhy mezi sebou neliší a alternativní hypotéza že se liší. P – hodnota testu se rovná: $2.2e-16$. (30 degrees of freedom) Výsledek je signifikantní, tedy zamítáme nulovou hypotézu, druhy se mezi sebou liší.

Největší podíl mělo “vrtění” s 27 % a “otáčení” s 23 %. Nejmenší podíl měl “odlet” s 0,9 % a “samovolný pohyb” s 0,1 %.



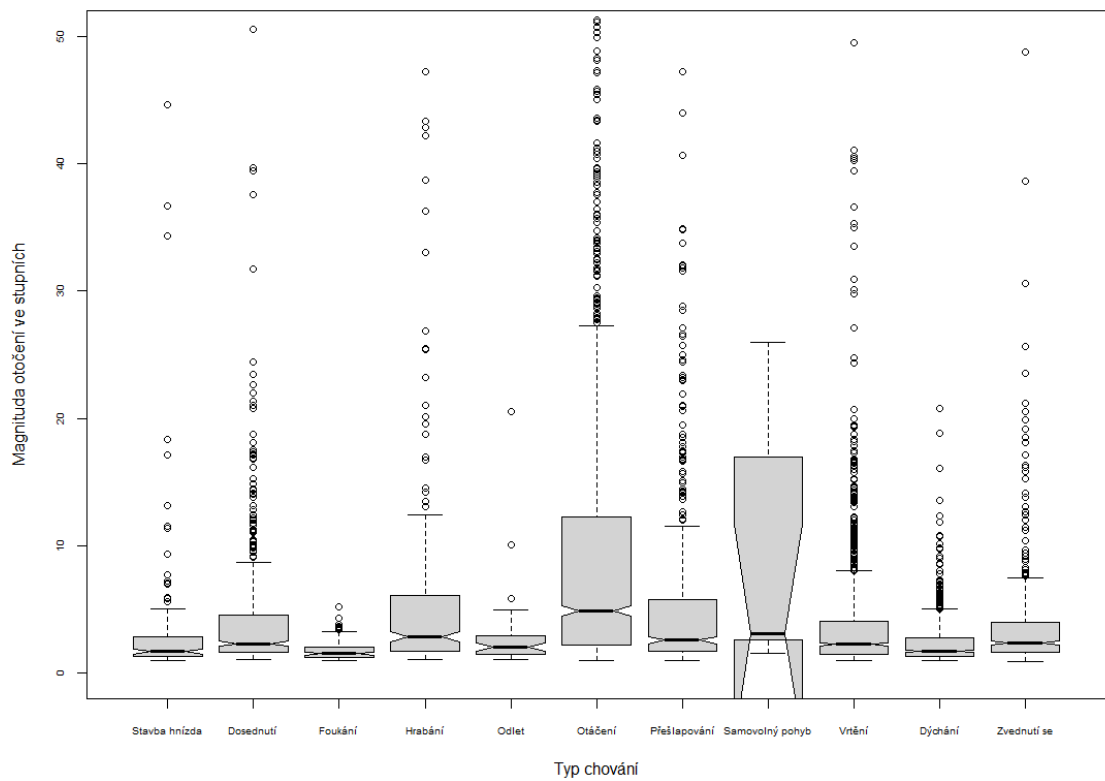
Graf.1: frekvence jednotlivých typů chování všech druhů dohromady.

Dále byli porovnané proporce frekvence chování každého druhu mezi jednotlivými druhy. Největší podíl otáčení pomocí “vrtění” můžeme vidět u menších druhů kulík říční a zejména jespák mořský. Naopak dominanta větších druhů pisila čáponohá a čejka chocholatá je vědomé otáčení zobákem a také “hrabání”. Konkrétní rozdíly můžeme vidět na grafu číslo dva.



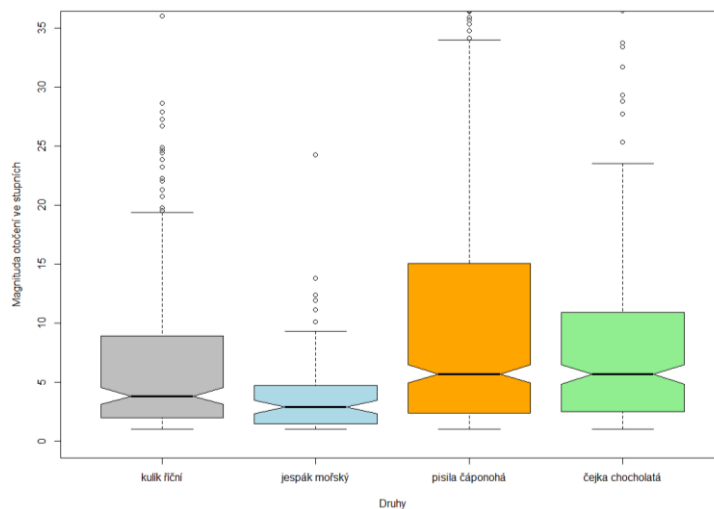
Graf. 2: Podíl jednotlivých typu chování, srovnání mezi zkoumanými druhy (CD – kulík říční, CM – jespák mořský, HH – pisila čáponohá, VV – čejka chocholátá).

Poté byly porovnány průměrné dosažené hodnoty magnitudy otáčení ve stupních. Nejvyšších hodnot dosahovalo “otáčení”. Další kategorie s velkou mírou otočení jsou “hrabání” a “přeslapování”. Nejnižších hodnot dosahuje “foukání”. “Otáčení” mělo průměrný úhel otočení 11,9°, “hrabání” 6,8° a “přeslapování” 6,2°. Na grafu číslo 3 můžeme vidět průměrné hodnoty ve stupních napříč všemi kategoriemi chování.



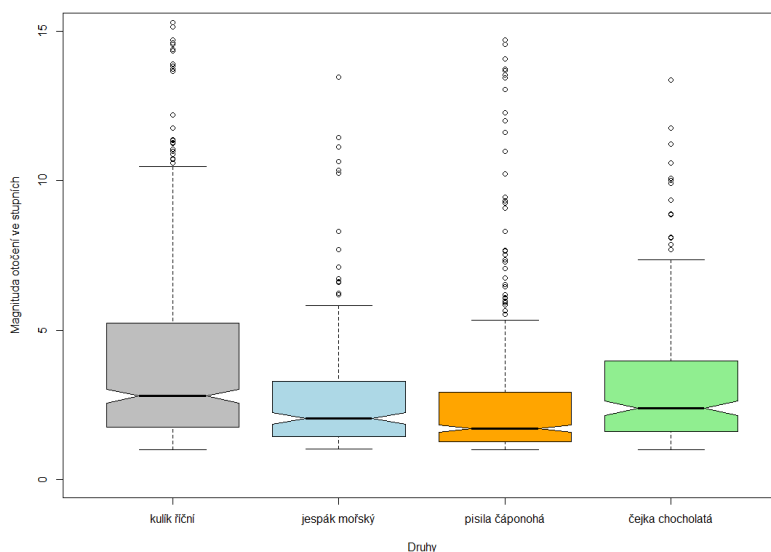
Graf 3: průměrná magnituda otáčení ve stupních jednotlivých typu chování,

Dále byla porovnána magnituda otáčení u kategorie “otáčení” průměrných hodnot ve stupních mezi zkoumanými druhy. Tato kategorie byla dominanta větších druhů, tedy pisila a čejka. Pisila v této kategorii dosahuje jak nejvyšší frekvence, tak i nejvyšší magnitudy. To samé platí pro čejku, ale ta tedy dosahovala druhých největších hodnot. Jespák dosahoval nejmenších hodnot.



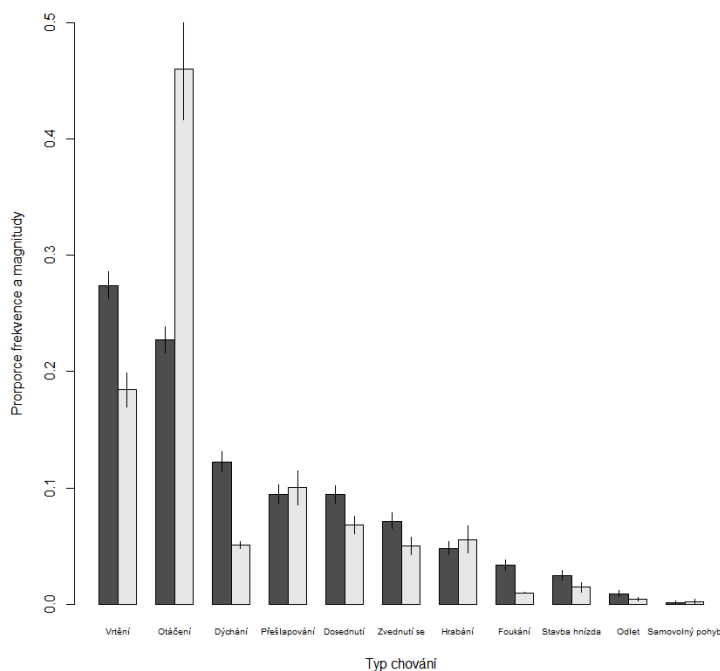
Graf 4: porovnání průměrného otočení ve stupních kategorií “otáčení” mezi zkoumanými druhy.

Také byla porovnána magnituda otáčení u kategorie “vrtění” průměrných hodnot ve stupních mezi zkoumanými druhy. U této kategorie už to nelze rozdělit na malé a velké druhy. Nejvyšších hodnot dosahoval kulík a poté čejka.



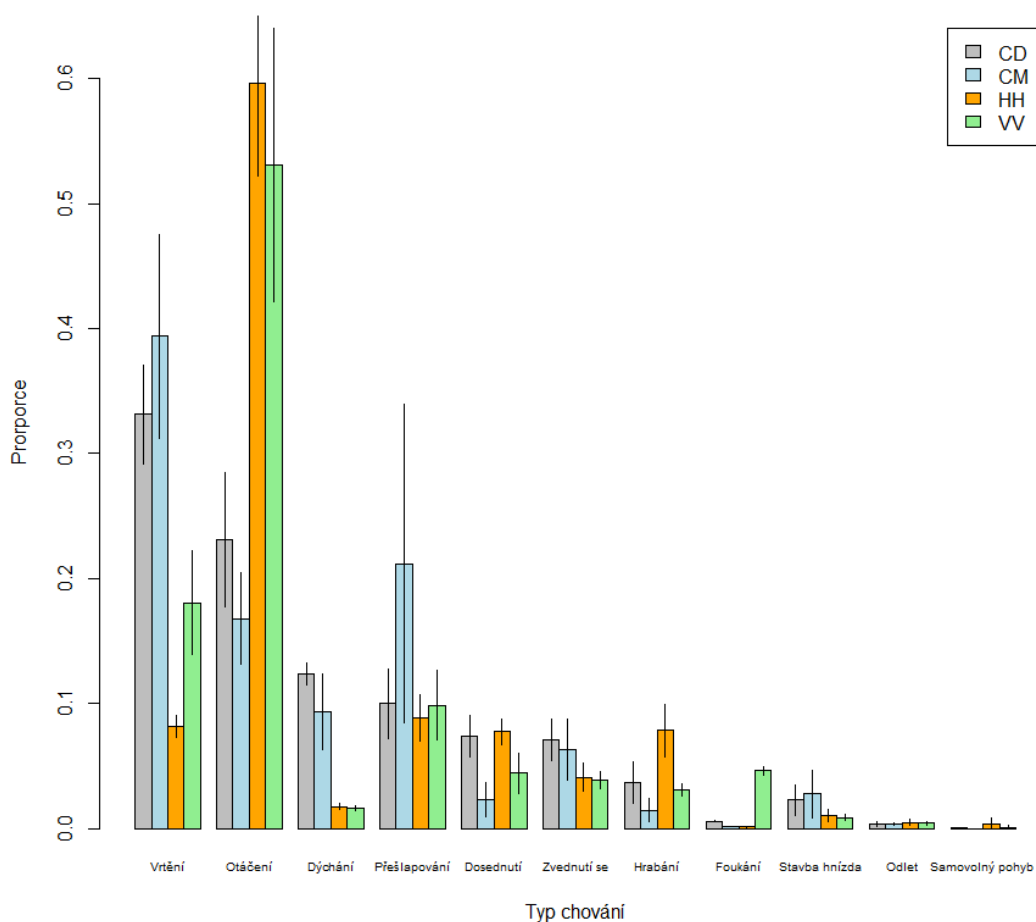
Graf 5: porovnání průměrného otočení ve stupních kategorií “vrtění” mezi zkoumanými druhy.

Dále bylo pozorovaná proporce frekvence s proporcí magnitudy otáčení. “Vrtění” dosahovalo největší frekvence, ale ne tak vysoké magnitudy jako “otáčení”. U otáčení lze pozorovat pozitivní korelaci mezi frekvencí a magnitudou. “Dýchání” mělo naopak negativní korelaci mezi frekvencí a magnitudou. Má třetí nejvyšší frekvenci, ale dosahoval třetí nejnižší magnitudy průměrného otáčení ($2,4^\circ$).



Graf 6: podíly frekvence (černá) a magnitudy otáčení (bílá) všech druhů dohromady napříč všemi typy chování.

V poslední části analýzy jsou porovnané všechny typy chování mezi zkoumanými druhy jak v jejich frekvenci, tak v magnitudě otočení. Signifikantní rozdíly jsou opět u „vrtění“ a „otáčení“. Menší druhy kulík a jespák dosahovaly vyšších hodnot oproti pisile a čejce. Tyto větší druhy naopak měli naopak signifikantně vyšší hodnoty u otáčení. Dále pisila měla nejvyšší proporce u „hrabání“. Dynamika větší vs. Menší druhy u kategorií „vrtění“ a „otáčení“ je jasně vidět na grafu 7 níže.



Graf 7: podíly každé kategorie chování (frekvenci i magnituda otočená) u každého zkoumaného druhu. (CD – kulík říční, CM – jespák mořský, HH – pisila čaponohá, VV – čejka chocholatá).

5 Diskuze

Díky využití kombinaci dataloggeru v atrapě vejce a kamery v této práci bylo možné rozlišit různé typy chování při otáčení a poté porovnat nejen frekvenci a magnitudu typů chování, ale také proporce těchto hodnot mezi různými druhy. Nejvyšších frekvencí dosahovalo „otáčení“ a „vrtění“, dohromady tvořily polovinu zkoumaných událostí. Vysoké frekvenci také dosahovalo „dýchání“, kdy tento typ chování je definován tím, že na ptáku není pozorovatelný žádný pohyb, ale datalogger pohyb

zaznamenal. Dále šlo rozdělit zkoumané druhy na dvě skupiny. Druhy velké (pisila a čejka), které signifikantně častěji otáčely svá vejce pomocí zobáku a druhy malé (kulík a jespák), které nejčastěji otáčely vejce vrtěním celým tělem při inkubaci.

Nejvyšší frekvence dosahovalo "vrtění". Nedosahovalo zdaleka tak vysokých průměrných hodnot magnitudy otáčení jako "otáčení" ($3,9^\circ$ oproti $11,9^\circ$). Druhou nejvyšší frekvenci dosahovalo "otáčení" a tyto dvě kategorie tvoří dohromady 50 % ze všech 5558 popsaných událostí (27 % "vrtění" a 23 % "otáčení"). Tyto dva typy chování také tvoří větší polovinu proporce magnitudy otáčení, z toho by se dalo usuzovat, že se jedná o nejdůležitější způsoby, jak jsou vejce zkoumaných bahňáků otáčena. Možné vysvětlení pro tuto dynamiku by mohlo být, že "otáčení", tedy otáčení vejce zobákem, je vědomý pohyb s primárním cílem vejce otočit a má krátkou dobu trvání (1-5 s). Naopak "vrtění" je pohyb nevědomý (pták sedí na vejcích a vrtí se ze strany na stranu), což se otáčení vejce týče, otočení vejce je tedy nepřímý dopad toho, že si pták hledá pohodlnou pozici na hnízdě a toto chování mělo spíše delší trvání (v některých případech 5-10 s). Nižší magnituda by bylo možné odůvodnit tak, že pták sedí na celé snůšce, tím pádem pohyb atrapy bude značně omezený oproti otáčení zobákem.

Dále je nutné zmínit "dýchání", které mělo třetí nejvyšší frekvenci (12 %). Tento typ chování byl přiřazen k události jen v případě, že datalogger zaznamenal pohyb, ale na videozáznamu nebyl viditelný žádný pohyb nebo jen pohyb minimální (např. otočení hlavou). Tento fakt se dobře odráží na průměrné magnitudě, která je druhá nejnižší ($2,4^\circ$, nejmenší je "foukání" s $1,7^\circ$). Dále poměrně vysokých proporcích frekvence a magnitudy dosahovalo „přešlapování“, „dosednutí“ a „zvednutí se“, jedná se o všechny pohyby, což by šlo definovat jako nepřímé nebo necílené otočení vajec.

Jelikož byly zkoumány 4 různé druhy, je nutné je mezi sebou porovnat. Pokud se zaměřím pouze na "otáčení" a "vrtění", je možné skoro konzistentně rozdělit zkoumané druhy na druhy větší a menší.

Druhy větší tedy pisila a čejka dosahovaly vyšší frekvence a signifikantně vyšší průměrné magnitudy ve stupních u „otáčení“. Naopak druhy menší, tedy kulík a jespák měly oba vyšší frekvenci "vrtění" než druhy větší. Poté u magnitudy otočení ve stupních u "vrtění" vzniká nekonzistentnost tohoto rozdělení, jelikož největších průměrných hodnot dosahuje kulík a poté právě čejka.

Pisila také signifikantně více a častěji otáčela pomocí „hrabání“ (sedí na vejcích, inkubuje a hrabe nohama pod sebou). Toto chování by šlo považovat za vědomé

otáčení, avšak je možné, pisila kvůli své stavbě těla hledá pohodlnou pozici. Za předpokladu, že se jedná o pohyb cílený, tak by pisila ze zkoumané skupiny druhů nejvíce otáčela vejce cílenými a vědomými pohyby. Menší druhy také signifikantně více a častěji otočily svá vejce pomocí „dýchání“, které působí jako necílené otáčení z důvodu minimálně pozorovatelného pohybu. Zajisté vejce otáčely také cíleně zobákem, ale ve srovnání se zbylými zkoumanými druhy více otáčely vejce necílenými pohyby. Čejka signifikantně více otáčela cílenými pohyby zobáku oproti druhům menším, ale nedosahovala takové magnitudy jako pisila. Zároveň otáčela pomocí „vrtění“ více jak pisila, ale zdaleka ne jako druhy menší. Čejka by se tedy dala považovat za mezistupeň mezi pisilou a druhy menšími, tedy otáčí vejce jak vědomými, tak necílenými pohyby.

Pulliainen (1978) sledoval kamerou ve 4 periodách po dobu 48 hodin a jedné periodě 45 hodin bělokura rousného (*Lagopus lagopus*) ve Finském Laponsku. Bělokur dosahuje délky 35–43,5 cm, rozpětí křídel 60–62 cm a váhy 538–669 g (Cornell Lab of Ornithology). Pulliainen (1978) ve své práci sledoval jeho chování na hnízdě a rozlišoval následující kategorie: otáčení zobákem, čištění peří, stavbu hnízda, zvednutí a dosednutí (jedna kategorie), vrtění a krmení. Zdaleka nejvyšší frekvence dosahovalo vrtění, poté téměř o polovinu méně čištění a poté výrazně méně otáčení zobákem. Svými rozměry se nejvíce přibližuje pisile, tím pádem jeho pozorované proporce chování neodpovídá naznačené skupině větších druhů. Možné odůvodnění by byla jeho stavba těla a že pozorování proběhlo ve vyšších zeměpisných šířkách.

Drent (1970) zkoumal racka stříbřitého (*Larus argentatus*). Postavil zamaskovaný zákop se zabudovanou průhlednou miskou představující hnízdo. Při pozorování si lehl pod hnízdo v průběhu pěti různých dní na 12 hodin dohromady. Typy chování rozdělil na dvě kategorie: samotné vrtění (také otáčení nohama) a druhá kategorie byla otáčení vejce zobákem a vrtění dohromady. Analyzoval dohromady 118 událostí, pouze 18 z toho byla kombinace otáčení zobákem a vrtění a zbylých 100 bylo vrtění samotné. Racek stříbrný, který je poměrně větší než všechny zkoumané druhy v této práci (délka 56-66 cm, váha 800-1250 g, rozpětí křídel 137-146 cm, Cornell Lab of Ornithology), vejce otáčel výrazně více necílenými pohyb, tím pádem také neodpovídá naznačenému rozdělení. Porovnání je, ale výrazně limitované různými způsoby pozorování a analýzy.

Porovnání výsledků této práce a výsledků aktuálních výzkumů využívající datalogery v atrapě vejce není možné v podstatě provést, jelikož např. publikace

Schaffer et al. (2014), Clutterbuck et al. (2017), Taylor et al. (2018) a Burnside et al. (2021) řeší zejména obecně velikost úhlu otočení, jak často je vejce otočeno za hodinu, rozdíly v této frekvenci mezi dnem a nocí a rozdíly napříč fázemi inkubace, nikoliv co konkrétně inkubující ptáci dělají na hnízdě a jaké jsou proporce mezi jednotlivými typy chování.

Práce přinesla zajímavé výsledky na poměrně neprozkoumané téma, ale má také nedostatky, které by se měly v budoucím výzkumu zlepšit. Mělo by se zahrnout více druhů, aby se doplnilo spektrum velikostí. Na větším vzorku se otestovalo, zdali platí tento vzorec rozdílného chování mezi velkými a malými druhy. Dále zahrnout více typů hnízd a zjistit, jaký vliv má typ konstrukce hnízda na způsoby otáčení vajec. Všechny zkoumané druhy měly hnízdo na zemi, které byla jen malá prohlubeň s minimální konstrukcí nad zemí.

Sice tato práce měla určitou diverzitu v lokacích, odkud data pocházela (Norsko, Česká republika a Spojené arabské emiráty), ale určitě by bylo vhodnější v budoucím výzkumu nejen zahrnout více druhů, ale také ideálně pojmout celý gradient zeměpisné šířky. Předposlední nedostatek byla krátká doba analyzovaného období. V této práci byli zkoumaní jedinci pozorováni po dobu 24 hodin, lze říci, že tato doba je nedostačující pro zanalyzování rozdílů mezi dnem a nocí proporcí jednotlivých typů chování. V případě, že by se doba analýzy zvýšila na 48 hodin nebo více, poskytlo by to více dat na zanalyzování rozdílů mezi dnem a nocí. Poslední možnost, jak rozšířit tento výzkum, by byla analýza průběhu celé inkubace a porovnat proporce typů chování mezi jednotlivými fázemi inkubace, ale toto rozšíření by bylo významně více náročné, co se objemu práce a dat týče.

6 Závěr

Výsledky práce analýzy ukázaly signifikantní rozdíly mezi druhy v proporcích způsobu otočení vejce. Nejvyšší frekvence byla zaznamenána u „vrtění“ a následně u „otáčení“. Cílené otáčení zobákem dosáhlo nejvyšších průměrných magnitud otočení, zatímco „vrtění“, pohyb, který spíše způsobí otočení vejce nepřímo patřil mezi kategorií s nižší magnitudou. „Dýchání“, typ chování, při kterém nedochází k pozorovatelnému pohybu, dosáhlo třetí nejvyšší frekvence.

Výsledky také naznačili, že větší druhy, jako je pisila a čejka, výrazně častěji otáčejí vejce zobákem a dosahují tak vyšších magnitud otočení, zatímco menší druhy tedy

kulík a jespák otáčela svá vejce častěji pohyby nevědomými, tedy „vrtění“ a „dýchání“ u kterých dosahovali vyšších frekvencí. Z toho by šlo usuzovat, že velikost těla koreluje s frekvencí a magnitudou cílených pohybů. Pokud by se „hrabání“ považovalo za pohyb cílený, pisila by dosahovala nejvíce cílených pohybů, poté čejka a poslední místo sdílejí kulík a jespák.

Nedostatek práce je v málem počtu druhů, tedy v budoucím výzkumu by bylo žádoucí zahrnout více druhů různých velikostí, aby tento vztah mezi velikostí těla a počtem vědomých otočení zobáku, byl dále přezkoumán na větším vzorku. V jiných publikacích na téma otáčení vajec se zabývají vlivem dne a noci a také mezi fázemi inkubace. Jelikož výzkum této práce probíhal pouze maximálně 24 hodin, nebylo tedy tím pádem možné posoudit rozdíly mezi dnem a nocí a zejména mezi inkubačními fázemi.

7 Literatura

7.1 Odborné publikace

- Ar, A. (1991). Roles of water in avian eggs. In: *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles* (eds D. C. Deeming and M. W. J. Ferguson), pp. 229-43. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ar, A. and Rahn, H. (1980). Water in the avian egg: overall budget of incubation. *American Zoologist*, 20, 373-84.
- Baggott, G.K., Deeming, D.C. and Latter, G.V. (2002) Electrolyte and water balance of the early avian embryo: effects of egg turning. *Avian and Poultry Biology Reviews.*, 13, 105–119.
- Berntsen, H. H., & Bech, C. (2015). Incubation temperature influences survival in a small passerine bird. *Journal of Avian Biology*, 47(2), 141–145.
- Burnside, J., Shaffer, S. A., Cuscó, F., Rahman, M., & Scotland, K. M. (2021). Quantifying egg attendance behaviours of wild asian houbara can improve artificial incubation outcomes. *Endangered Species Research*, 46, 193–204.
- Brua, R. B. (1996). Impact of embryonic vocalisations on the incubation behaviour of eared grebes. *Behaviour*, 133, 145-60.
- Colwell, M. A. (2010). *Shorebird Ecology, Conservation, and Management*.
- Clatterbuck, C. A., Young, L. C., VanderWerf, E. A., Naiman, A. D., Bower, G. C., & Shaffer, S. A. (2017). Data loggers in artificial eggs reveal that egg-turning behavior varies on multiple ecological scales in seabirds. *The Auk*, 134(2), 432–442.
- Chen K-H, Chen P-C, Liu K-C, Chan C-T (2015) Wearable Sensor-Based Rehabilitation Exercise Assessment for Knee Osteoarthritis. *Sensors* 15:4193–4211.
- Deeming, D. C. (1989). Failure to turn eggs during incubation: Development of the area vasculosa and embryonic growth. *Journal of Morphology*, 201(2), 179–186.
- Deeming, D.C. (1991) Reasons for the dichotomy in the need for egg turning during incubation in birds and reptiles. In: *Egg Incubation: Its Effects on*

Embryonic Development in Birds and Reptiles, Deeming, D.C. and Ferguson, M.W.J. (eds.), pp. 307 – 323. Cambridge University Press, Cambridge.

- Deeming, D. C. (2002). Avian incubation: Behaviour, Environment, and Evolution. Oxford University Press on Demand.
- Deeming, D. C. (2009). The Role of Egg Turning during Incubation. *Avian Biology Research*, 2(1–2), 67–71.
- Deeming DC (2016) How does the bird-nest incubation unit work? *Avian Biol Res* 9: 103–113.
- Deeming DC, Jarrett NS (2015) Applications of incubation science to aviculture and conservation. In: Deeming DC, Reynolds SJ (eds) *Nests, eggs, and incubation*. Oxford University Press, Oxford, p 196–207.
- Deeming, D. C., & Reynolds, S. F. (2015). *Nests, eggs, and incubation*. In Oxford University Press eBooks.
- De Marchi, G., Chiozzi, G. and Fasola, M. (2008), Solar incubation cuts down parental care in a burrow nesting tropical shorebird, the crab plover *Dromas ardeola*. *Journal of Avian Biology*, 39: 484-486.
- Derksen, D. V. (1977). A quantitative analysis of the incubation behaviour of the Adelie penguin. *Auk*, 94, 552-66.
- Drent, R. H. (1970). Functional Aspects of Incubation in the Herring Gull. *Behaviour. Supplement*, 17, 1–132.
- Drent, R.H. (1973) The natural history of incubation. *Breeding Biology of Birds* (ed. D. S. Farner), pp. 262±322. National Academy of Science, Washington D.C.
- Drent, R. H. (1975). Incubation. In: *Avian Biology, Volume 5* (eds D. S. Farner and J. R. King), pp. 333-420. Academic Press, New York.
- Elibol, O., & Brake, J. (2006a). Effect of Egg Turning Angle and Frequency During Incubation on Hatchability and Incidence of Unhatched Broiler Embryos with Head in the Small End of the Egg. *Poultry Science*, 85(8), 1433–1437.
- Elibol, O., & Brake, J. (2006b). Effect of Flock Age, Cessation of Egg Turning, and Turning Frequency Through the Second Week of Incubation on Hatchability of Broiler Hatching Eggs. *2006 Poultry Science* 85:1498–1501.

- Eycleshymer, A. C. (1907). Some observations and experiments on the natural and artificial incubation of the egg of the common fowl. *Biol. Bull.* 12:360–374.
- Funk, E. M., and J. F. Forward. (1953). The effect of angle of turning eggs during incubation on hatchability. *Res. Bull. Missouri Agric. Exp. Sta.* 502. Univ. Missouri, Columbia.
- Funk, E. M., and J. F. Forward. 1960. The relation of angle of turning and position of the egg to hatchability of chicken's eggs. *Poult. Sci.* 39:784–785.
- Freeman, B. M., and M. A. Vince. 1974. *Development of the Avian Embryo.* Chapman and Hall, London, UK.
- Gama J, Fuller J, Leva P (2015) RSpincalc: Conversion between attitude representations of DCM, Euler angles, quaternions, and Euler vectors. R Package Version 1.
- van Hees VT, Fang Z, Langford J, Assah F, Mohammad A, da Silva ICM, Trenell MI, White T, Wareham NJ, Brage S (2014) Autocalibration of accelerometer data for free-living physical activity assessment using local gravity and temperature: an evaluation on four continents. *J Appl Physiol* 117:738–744.
- Howell, T. R. (1979). *Breeding biology of the Egyptian plover, Pluvianus aegyptius.* Univ of California Press.
- Huggins, R. A. (1941). Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology*, 22(2), 148–157.
- Hudec, K., Štastný, K, a kol. 2005: Fauna ČR. Ptáci 2/1. Academia Praha.
- Jönsson, P. E., and T. Alerstam. 1990. The adaptive significance of parental care role division and sexual size dimorphism in breeding shorebirds. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 301–314.
- Lundy, H. (1969). A review of the effects of temperature, humidity, turning and gaseous environment in the incubator on the hatchability of the hen's egg. *The Fertility and Hatchability of Hen's Egg.*
- Meir, M., A. Nir, and A. Ar, 1984. Increasing hatchability of turkey eggs by matching incubator humidity to shell conductance of individual eggs. *Poultry Sci.* 63: 1489-1496.

- Paassen AG van, Veldman DH, Beintema AJ (1984) A simple device for determination of incubation stages in eggs. *Wildfowl* 35:173–178.
- Peterson, A. J. (1955). The breeding cycle in the bank swallow. *Wilson Bulletin*, 67, 235-86.
- Pešková L, Sládeček M, Brynychový K, Chajma P, Kolečková V, Elhassan E, Bilal M, Šálek M. Egg turning in a subtropical shorebird has a diel rhythmicity and is enhanced by the predation risk (In press).
- Pearson, J. T., Haque, M. S., Hou, P., & Tazawa, H. (1996). Developmental patterns of O₂ consumption, heart rate and O₂ pulse in unturned eggs. *Respiration Physiology*, 103(1), 83–87.
- Poulsen, H. (1953). A study of incubation responses and some other behaviour patterns in birds. *Vidensk. Medd. Fra Dansk naturh. Foren.*, 115, 1-131.
- Potter, E. F. (1989). Egg-turning by Northern Cardinal prior to onset of incubation. *The Chat*, 53, 4-7.
- Pulliainen, E. (1978). Behaviour of a willow grouse (*Lagopus I. lagopus*) at the nest. *Ornis Fennica*, 55, 141-8.
- Visschedijk, A. H. J. (1985). Gas exchange and hatchability of chicken eggs incubated at simulated high altitude. *Journal of Applied Physiology*, 58(2), 416–418.
- Rahn H. Why birds lay eggs. In: Deeming DC, Ferguson MWJ, eds. *Egg Incubation: Its Effects on Embryonic Development in Birds and Reptiles*. Cambridge University Press; 1991:345-360.
- Reeves, R.B. (1984) Blood oxygen affinity in relation to yolk sac and chorioallantoic gas exchange in the developing chick embryo. In R.S. Seymour (ed): *Respiration and Metabolism of Embryonic Vertebrates*. Dordrecht: Dr. w. Junk, pp. 231-244.
- Robertson, I. S. (1961a). Studies on the effect of humidity on the hatchability of hen's eggs I. The determination of optimum humidity for incubation. *The Journal of Agricultural Science*, 57(2), 185–194.
- Robertson, I. S. (1961b). The influence of turning on the hatchability of hens' eggs. II. The effect of turning frequency on the pattern of mortality, the incidence of malpositions, malformations and dead embryos with no somatic abnormality *The Journal of Agricultural Science*, 57:57–69.

- Sládeček, M., Vozabulová, E., Šálek, M.E. et al. Diversity of incubation rhythms in a facultatively uniparental shorebird – the Northern Lapwing. *Sci Rep* 9, 4706 (2019).
- Sládeček, M., Brynychová, K., Elhassan, E., Šálek, M., Janatová, V., Vozabulová, E., Chajma, P., Firlová, V., Pešková, L., Almuher, A., & Bulla, M. (2021). Diel timing of nest predation changes across breeding season in a subtropical shorebird. *Ecology and Evolution*, 11(19), 13101–13117.
- Shaffer SA, Clatterbuck CA, Kelsey EC, Naiman AD, Young LC, VanderWerf EA, et al. (2014) As the Egg Turns: Monitoring Egg Attendance Behavior in Wild Birds Using Novel Data Logging Technology. *PLoS ONE* 9(6): e97898.
- Starck, J.M. and Sutter, E. (2000), Patterns of growth and heterochrony in moundbuilders (Megapodiidae) and fowl (Phasianidae). *Journal of Avian Biology*, 31: 527-547.
- Skutch, A. F. (1961). THE NEST AS a DORMITORY. *Ibis*, 103A(1), 50–70.
- Sibley, C. G., & Monroe, B. L. (1990). *Distribution and taxonomy of birds of the world* (Issue 1).
- Taylor, G. T., Ackerman, J. T., & Shaffer, S. A. (2018). Egg turning behavior and incubation temperature in Forster's terns in relation to mercury contamination. *PLOS ONE*, 13(2), e0191390.
- Tullett, S. G. (1990). Science and the art of incubation. *Poultry Science*, 69(1), 1–15.
- Tullett, S.G. 1995: Incubation. *World Animal Science*, Hunton, P., (ed.), pp 283-304. Elsevier Sci., B.V. Sara Burgerhartstraat 25, Amsterdam, The Netherlands.
- Tullett SG, Deeming DC (1987) Failure to turn eggs during incubation: effects on embryo weight, development of the chorioallantois and absorption of albumen. *British Poultry Science* 28: 239–249.
- Walsberg, G. E. (1980). The gaseous microclimate of the avian nest during incubation. *American Zoologist*, 20, 363-72.
- White, F. N. and Kinney, J. L. (1974). Interactions among behavior, environment, nest and eggs result in regulation of egg temperature. *Science*, 189, 107-15.

- Wilson, H. R. 1991. Physiological requirements of the developing embryo: Temperature and turning. Pages 145–156 in Avian Incubation. S. G. Tullett, ed. Butterworth Heinemann, London, UK.
- Yuan X, Yu S, Zhang S, Wang G, Liu S (2015) Quaternion-based unscented Kalman filter for accurate indoor heading estimation using wearable multi-sensor system. Sensors 15:10872–10890.

7.2 Internetové zdroje

- Zusi, R. L. (1999, July 26). Charadriiform | Definition, Characteristics, Species, Classification, & Facts. Encyclopedia Britannica. (online) [cit. 2024.03.06], dostupné z <<https://www.britannica.com/animal/charadriiform>> .
- BirdLife Australia. (2023, July 21). Far Eastern Curlew - BirdLife Australia. (online) [cit. 2024.03.10], dostupné z <<https://birdlife.org.au/bird-profiles/far-eastern-curlew/>> .
- Willow Ptarmigan Identification, All about Birds, Cornell Lab of Ornithology. (datum není uvedeno). (online) [cit. 2024.03.26], dostupné z <https://www.allaboutbirds.org/guide/Willow_Ptarmigan/id> .
- Herring Gull Identification, All About Birds, Cornell Lab of Ornithology (datum není uvedeno). (online) [cit. 2024.03.26], dostupné z <https://www.allaboutbirds.org/guide/Herring_Gull/id> .

