

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Bakalářská práce

Inkubační rytmy pisily čáponohé (*Himantopus himantopus*) v extrémním prostředí Arabské pouště

Barbora Znaminková

© 2022/2023 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Barbora Znaminková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Inkubační rytmy pisily čáponohé (*Himantopus himantopus*) v extrémním prostředí Arabské pouště

Název anglicky

Incubation rhythms of the black-winged stilt (*Himantopus himantopus*) in the extreme environment of the Arabian desert

Cíle práce

Cílem teoretické části práce bude důkladné shrnutí současných znalostí o inkubačních rytmech ptáků, se zaměřením na inkubační chování ptáků hnízdících v extrémně teplém klimatu.

V rámci praktické části se studentka zaměří na analýzu inkubačních rytmů u pisily čáponohé (*Himantopus himantopus*). Analyzovanými proměnnými bude zejména 1) inkubační přítomnost, 2) délka inkubačních sezení a inkubačních přestávek a 3) zapojení obou rodičů. Tyto proměnné budou analyzovány zejména ve vztahu k 1) okolní teplotě, 2) denní době, 3) fázi inkubační periody a 4) pohlaví rodiče.

Metodika

Bude provedena důkladná literární rešerše, zejména s využitím volně dostupné databáze Google Scholar. V rámci praktické části budou analyzovány videozáznamy inkubujících pisil, pořízených na lokalitě Al Mar-moom v Dubaji v minulých letech. Vyhodnocení nahrávek proběhne v programu BORIS, a to na základě předem vypracovaného protokolu. Statistické zpracování dat proběhne v programu R.

Doporučený rozsah práce

25 stran

Klíčová slova

Inkubační rytmy, rodičovská péče, pisila čáponohá, pouště, biparentální druhy, bahňáci

Doporučené zdroje informací

- Bulla, M., Valcu, M., Dokter, A. M., Dondua, A. G., Kosztolányi, A., Rutten, A. L., ... & Kempenaers, B. (2016). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, 540(7631), 109-113.
- Elhassan, E., Sládeček, M., Badaam, S., Brynychová, K., Chajma, P., Firlová, V., ... & Šálek, M. (2021). An artificial lakes system intended for human recreation supports a vital breeding population of Red-wattled Lapwing in the Arabian Desert. *Avian Conservation and Ecology*, 16(2).
- Pedler, Reece D., Michael A. Weston, and Andrew TD Bennett. "Long incubation bouts and biparental incubation in the nomadic Banded Stilt." *Emu* 116.1 (2015): 75-80.

Předběžný termín obhajoby

2022/23 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Kateřina Brynychová

Elektronicky schváleno dne 22. 2. 2023

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 23. 2. 2023

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 31. 03. 2023

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Inkubační rytmy pisily čáponohé (*Himantopus himantopus*) v extrémním prostředí Arabské pouště" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 31.03.2023

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu mé práce Mgr. Martinovi Sládečkovi, Ph.D. za čas, který mi věnoval, trpělivost a za cenné rady při práci. Dále také děkuji Ing. Kateřině Brynychové za ochotné poskytnutí informací a rad při zpracování videí. A v neposlední řadě mé rodině a blízkým za podporu a motivaci.

Inkubační rytmy pisily čáponohé (*Himantopus himantopus*) v extrémním prostředí Arabské pouště

Abstrakt

Bakalářská práce je zaměřená na inkubační rytmy (délka a načasování inkubačních sezení přerušovaných inkubačními přestávkami) ptáků v oblasti, kde teploty dosahují extrémních hodnot a ohrožujícím faktorem je také sucho. Inkubace je důležitý proces pro rozmnožování ptáků a její rytmy jsou ovlivněny podmínkami okolí. Zejména hnízdění v poušti pro ptáky představuje výzvu, protože musí před extrémními podmínkami chránit ne jen sebe, ale i své potomky. Ptáky obývající pouště proto přírodní výběr vybavil adaptacemi umožňujícími přežití opakované vystavení vysokým teplotám. Přizpůsobili jim také své vzorce chování a samotné inkubační rytmy. Druhy s biparentální péčí mají značnou výhodu nad uniparentálně inkubujícími druhy, protože zapojení obou rodičů do procesu inkubace snižuje její energetickou náročnost. Inkubační rytmy biparentálně inkubujícího bahňáka druhu pisila čáponohá (*Himantopus himantopus*), který si jako hnízdiště často vybírá pouštní oblasti, nebyly doposud prozkoumány.

Bylo zjištěno, že inkubační přítomnost, která dosahovala hodnoty 90% i délka inkubačních sezení pisily byly ovlivněny denní dobou, ale se stoupající teplotou se výrazně neměnily. Ukázalo se, že poměr péče nebyl vyrovnaný, ale lehce převažovala péče samce. Délka inkubačních přestávek ani rozdělení péče mezi pohlaví nebyly závislé na denní době ani teplotě.

Klíčová slova: inkubace, inkubační rytmy, biparentální péče, bahňáci, pisila čáponohá, extrémní podmínky, poušť

Incubation rhythms of the black-winged stilt (*Himantopus himantopus*) in the extreme environment of the Arabian desert

Abstract

The bachelor thesis is focused on incubation rhythms (length and timing of incubation bouts interrupted by incubation breaks) of birds in an area where temperatures can reach extreme values and drought is also a threatening factor. Incubation is an important process for bird reproduction and its rhythms are influenced by environmental conditions. In particular, nesting in the desert is a challenge for birds because they must protect not only themselves but also their offspring from extreme conditions. Therefore, natural selection has equipped desert-dwelling birds with adaptations to survive repeated exposure to high temperatures. They have also adapted their behavioural patterns and their incubation rhythms. Species with biparental care have a significant advantage over uniparentally incubating species because the involvement of both parents in the incubation process reduces its energy demand. The incubation rhythms of the biparentally incubating species black-winged stilt (*Himantopus himantopus*), which often chooses desert areas as breeding sites, have not yet been investigated.

It was found that incubation presence, which reached 90%, and the length of incubation bouts of the stilt were affected by the time of day, but did not change significantly with increasing temperature. It appeared that the care ratio was not balanced but slightly dominated by male care. Neither the length of incubation breaks nor the distribution of care between the sexes was dependent on time of day or temperature.

Keywords: incubation, incubation rhythms, biparental care, shorebirds, black-winged stilt, extreme conditions, desert

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Inkubace u ptáků.....	1
1.2 Typy inkubace	2
1.2.1 Uniparentální inkubace	3
1.2.2 Biparentální inkubace.....	4
1.3 Inkubační rytmy.....	6
1.3.1 Faktory ovlivňující inkubační rytmy.....	8
1.4 Přizpůsobení inkubace ptáků v pouštních oblastech	10
1.4.1 Život ptáků na poušti.....	10
1.4.2 Vliv extrémních podmínek na průběh inkubace	11
1.4.3 Inkubační rytmy v extrémních podmínkách	14
1.5 Charakteristika druhu pisila čáponohá (<i>Himantopus himantopus</i>)	16
1.5.1 Charakteristické znaky a výskyt.....	16
1.5.2 Hnízdění a rozmnožování	16
1.5.3 Inkubace a péče o potomky.....	17
2 Cíle práce	19
3 Metodika	20
3.1 Metodika zpracování videí	20
3.2 Metodika statistických analýz	21
4 Výsledky	23
4.1 Hodinová inkubační přítomnost	25
4.2 Podíl pohlaví při inkubaci	26
4.3 Délka inkubačních sezení	27
4.4 Délka inkubačních přestávek.....	28
5 Diskuze	30
6 Závěr	33
7 Přehled použité literatury	34
8 Přílohy	44

1 Úvod

1.1 Inkubace u ptáků

Rodičovská péče, se liší nejen mezi různými druhy živočichů ze zvířecí říše, ale i mezi samotnými ptáky. I přes existenci obrovské variability chování během péče o potomky u všech druhů ptáků, je klíčovým prvkem inkubace.

Inkubace je důležitý proces v životním cyklu ptáků, při kterém se vejce udržují v optimální teplotě, vlhkosti a dalších podmínkách prostředí, aby se zajistil správný vývoj embryí (Deeming, 2001). Délka inkubace je variabilní mezi druhy a pohybuje se v rozmezí 11 až 90 dnů (Rahn & Ar, 1974).

Teplota, při které má embryo nejoptimálnější podmínky pro svůj vývoj je 37-38°C. Při jejím zvýšení nebo snížení o 2°C dochází ke změně rychlosti vývoje a také může dojít k zhoršení kondice vylíhnutého kuřete. Teploty vyšší než 40°C nebo nižší než 35°C mohou způsobit úmrtí embrya, záleží na délce a načasování vystavení těmto podmínkám (French, 2009).

Většina druhů až na výjimky inkubují svá vejce tak, že je udržují v teple mimo své tělo sezením na snůšce sezením, jako můžeme vidět například i u pisily čáponohé (*Himantopus himantopus*) na obrázku číslo 1 níže. Některé druhy kukaček však mají jedinečný přístup: inkubační proces zahajují uvnitř svého těla, než vejce uloží do hnízda jiného ptačího druhu (Birkhead et al., 2011). Ptáci regulují teplotu vajec nejen samotným sezením, ale i prostřednictvím takzvané behaviorální termoregulace. Patří sem různé vzorce chování jako je například otáčení vajec, posunování, stínění, odnášení a přinášení materiálu do hnízda nebo úprava hnízda (Grant, 1982).

Zcela jedinečné chování pozorujeme u ptáků z čeledi tabonovití (*Megapodiidae*). Svá vejce zahrabávají do písku nebo půdy, místo aby stavěli hnízdo. Vejce jsou tedy inkubována teplem, které vytváří rozkládající se organická hmota, jako jsou listy a větve, a nikoliv rodičovským ptákem (Harris et al., 2014).



Obrázek 1: Inkubující samice druhu *pisila* čáponohá, Foto :J. Pires, Zdroj: mdahlem.net

1.2 Typy inkubace

Inkubace vajec u ptáků má obrovskou variabilitu nejen mezi druhy, ale také na úrovni párů. Některé druhy upřednostňují péči samců, samic nebo spolupráci obou pohlaví (Bulla et al., 2017).

Jedním ze základních aspektů sociálního chování u většiny zvířat je tendence samic pečovat o potomky, zatímco samci soutěží o možnost páření se samicemi. U celé řady druhů hmyzu, ryb, obojživelníků, ale i ptáků však můžeme pozorovat obrácení typických pohlavních rolí (Liker et al., 2013). U druhů, kde jsou role pohlaví obrácené, je běžné, že samice jsou ve srovnání se samci větší a zdobenější. Na druhou stranu samci mohou mít jedinečné adaptace pro péči o vejce a potomstvo. Obrácení pohlavních rolí pozorujeme například u většiny druhů z čeledi ostnákovití (*Jacanidae*), nebo z čeledi slukovití (*Scolopacidae*) je to například pisík americký (*Actitis macularius*) a lyskonoh ploskozobý (*Phalaropus fulicarius*) (Adersson, 1994; Eens & Pinxten, 1993; Oring et al., 1989).

Kategorizace inkubace se rozlišuje především podle množství dospělých ptáků zapojených do procesu. Ta může být různá. Jde o péči jednoho rodiče při uniparentální inkubaci, obou rodičů v páru při biparentální inkubaci a skupinu více ptáků, kteří inkubují pomocí společného úsilí (Skutch, 1955). Kooperativní hníždění, kdy se o jedno hnízdo stará více jedinců než dva, se vyskytuje u 3,2 % dosud známých druhů ptáků (Arnold & Owens, 1999; Edwards & Naeem, 1993). U různých druhů bylo pozorováno několik různých forem kooperativního hníždění, včetně zapojení

nehnízdících potomků, kteří zůstávají s rodiči na jejich rodném území a pomáhají pečovat o mladší sourozence (Brown, 1987; Hatchwell & Komdeur, 2000). Příbuzní ptáci pomáhají na hnízdě hlavního páru například u druhů jako timálie šedá (*Turdoides squamiceps*) (Wright, 1997), datel sběrač (*Melanerpes formicivorus*) (Hannon et al., 1985) nebo také káně Harrisova (*Parabuteo unicinctus*) (Bednarz & Ligon, 1988). Mezi další varianty patří kooperativní polygamie kdy se o péči dělí více samců nebo samic (Brown, 1987; Hatchwell & Komdeur, 2000). U většiny těchto druhů kopuluje se skupinou samic jeden samec, který později vykonává většinu nebo veškerou rodičovskou péči (Vehrencamp, 1978). Podle studií tento typ kooperativní péče nalezneme například u pštrosů (Melgar et al., 2022), nanduů (Bruning, 1974) nebo u husovce strakatého (*Anseranas semipalmata*) (Frith & Davies, 1961).

1.2.1 Uniparentální inkubace

U druhů, kde inkubuje jenom jeden z rodičů mluvíme o inkubaci uniparentální. Ve zhruba 37 % čeledí inkubuje vejce pouze samice, zatímco pouze v 6 % se tohoto úkolu ujímá samec sám (Gill, 2007). Nedávné teoretické práce naznačují, že větší podíl péče poskytuje pohlaví, kterého je v populaci více, protože méně zastoupené pohlaví má více příležitostí k páření (Bulla et al., 2017a; Parra et al., 2014; Remeš et al., 2015).

Inkubace se v tomhle případě může dělit do více skupin a to podle času stráveného na hnízdě. Mezi ptáky s uniparentální inkubací jsou druhy, které sezením na snůšce stráví 100% svého času, jako například husa bělostná (*Chen rossii*) (Jónsson et al., 2007) a naopak také druhy, pro které jsou typická dlouhá období nepřítomnosti na hnízdě. Pro příklad můžeme uvést jespáka písečného (*Calidris alba*), který ve studii zaměřené na inkubační přítomnost tohoto druhu nebyl na hnízdě až 42,1% inkubační doby (Reneerkens et al., 2011).

Některé druhy jsou schopny podle potřeby měnit způsob péče a mohou podle potřeby přecházet mezi biparentální a uniparentální inkubací (Bulla et al., 2017a; Reneerkens et al., 2014). Studie inkubace u bahňáků ukázala, že po ztrátě jednoho z inkubujících rodičů byl značný počet druhů (8 z 15 biparentálně inkubujících druhů) schopen inkubovat svá vejce uniparentálně po dobu 1-19 dní. Po přechodu na uniparentální inkubaci se denní návštěvnost hnízda snížila a byla podobná jako u rodičů, kteří přirozeně inkubují sami. Někteří jedinci pokračovali v "biparentální"

inkubaci tak, jako by byl druhý rodič stále přítomen a inkubovali pouze v době, kdyby neinkuboval jejich partner. Zatímco jiní se řídili uniparentálním modelem, co znamená, že během chladnějších částí dne a v noci se nepřetržitě věnovali inkubaci a během teplejších částí dne přerušovaně inkubovali vejce s krátkými přestávkami na shánění potravy.. Pokud jedinci pokračovali v inkubaci jako biparentální druhy, byla jejich návštěvnost hnízd asi o 10-20 % nižší než u těch, kteří se řídili schématem uniparentální inkubace (Bulla et al., 2017b).

1.2.2 Biparentální inkubace

V ptačím světě je nejrozšířenějším způsobem péče o snůšku biparentální inkubace, kdy se o vejce starají oba rodiče. Až u 50% druhů je biparentální inkubace nejčastější formou péče o vejce (Deeming, 2002). Samotná inkubace je energeticky velmi náročný proces. Výhodu mají druhy, u kterých se inkubace účastní oba rodiče. Je možné, že energetické nároky inkubace pro tyto druhy nejsou významným omezením, protože rodič, který právě neinkubuje může využít čas na krmení a regeneraci energie vynaložené během inkubace (Cresswell et al., 2003). Tato problematika byla zkoumána například na bahňácích a výsledky studie naznačují, že energetická náročnost inkubace signifikantně neovlivňuje to, jak si rodiče rozvrhnou střídání na hnízdě během inkubace (Bulla et al., 2014).

Úroveň rodičovské spolupráce, tedy rozsah biparentální péče může ovlivnit úspěšnost rozmnožování. Poměry poskytované péče mezi pohlavími se výrazně liší na úrovni druhů ale i jednotlivých párů (Clutton-Brock, 1991). Rodičovská péče může mít podobu rovnoměrného podílu obou rodičů až po veškerou péči jednoho z nich. U druhů jako například pěníce proužkohrdlá (*Parisoma subcaeruleum*) nebo orlosup bradatý (*Gypaetus barbatus*) byla prokázána vysoká úroveň rodičovské spolupráce, o snůšku tedy pečovali oba rodiče rovnoměrně (Auer et al., 2007; Margalida & Bertran, 2000). Zatímco například u vrabce domácího (*Passer domesticus*) bylo pozorováno, že samice investovala do procesu inkubace více času a při experimentálním snížení zapojení samce do péče dokázala samice částečně kompenzovat péči partnera (Schwagmeyer et al., 2008). U bekasin a jespáků existují značné rozdíly v rodičovské spolupráci na úrovni jednotlivých druhů (Remeš et al., 2015). Předpokládá se, že mezi rodiči dochází ke konfliktu ohledně zapojení do péče o snůšku (Trivers, 1972). Existují

tři hypotézy popisující faktory, které mají vliv na rozdíly v poměru spolupráce rodičů: pohlavní výběr, sociální prostředí a drsnost podmínek prostředí.

Jedním z možných vysvětlení poklesu rodičovské spolupráce s rostoucí intenzitou pohlavního výběru je, že pohlavní výběr zvýhodňuje pohlaví, které má vyšší variabilitu v úspěšnosti páření. Toto může vést k omezení péče ze strany zvýhodněného pohlaví. Sociální prostředí, konkrétně poměr pohlaví dospělých jedinců v populaci, pravděpodobně hraje roli při rozdělení rodičovské péče. Zejména se jedná o dostupnost potenciálních partnerů, přičemž pohlaví, které je v populaci méně početné, má vyšší pravděpodobnost zvýšených příležitostí k páření, co vede k snížení rodičovské péče. Faktory prostředí mohou mít také významný vliv na komplexní sociální chování ptáků. Náročné podmínky prostředí, zvyšují náklady na přežití. Omezené zdroje potravy nebo nepříznivé a nepředvídatelné počasí by měly podporovat spolupráci rodičů a minimalizovat sociální konflikty (Remeš et al., 2015).

Nedávný výzkum naznačuje, že při předpovídání úrovně rodičovské spolupráce hraje roli jak pohlavní výběr, tak sociální prostředí. Bylo pozorováno, že když u určitého druhu dochází k intenzivní kompetici o partnery, což je patrné z výrazných rozdílů ve velikosti mezi samci a samicemi, a vysokému výskytu samců pářících se mimo párové svazky, dochází také k důslednému poklesu spolupráce mezi rodiči. Studie také měřila zapojení samců do péče o potomstvo ve srovnání se samicemi. Toto měření slouží jako vyjádření míry péče jednoho z rodičů na úkor druhého, a to od silné preference péče samice až po preferenci péče samce. Výsledky ukázaly, že péče samců je nízká u druhů s větším vzrůstem samců a vysoká u druhů, kde jsou samice výrazně větší než samci. Navíc u druhů, kde je vysoká míra mimopárového otcovství, poskytují samci minimální rodičovskou péči (Royle et al., 2012).

Třetí hypotéza zahrnuje vliv podmínek okolí na zapojení obou pohlaví do procesu inkubace. Tato hypotéza je důležitá pro pochopení toho, jak se populace přizpůsobí změně klimatu a rostoucímu výskytu extrémních podmínek prostředí, a je zásadní také pochopit, jak tyto podmínky ovlivňují průběh inkubace. Výsledky studie inkubujících kulíků (*Charadrius spp.*) naznačují, že okolní teplota silně ovlivňuje poměr samčí péče o vejce. Samci signifikantněji zvyšují své inkubační úsilí oproti samicím během drsnějších podmínek. Geografická variabilita v poměru inkubační péče u kulíků byla také vysvětlena rozdíly v počasí na lokalitách, přičemž obecně

extrémní teploty a s nimi spojený nedostatek zdrojů zvyšují potřebu péče o snůšku (Vincze et al., 2017).

Jak již bylo v práci zmíněno, existují také výjimky, kdy se z biparentální inkubace dočasně stane inkubace pouze jedním rodičem v důsledku výjimečných okolností, například když se jeden pták opozdí s návratem na hnízdo. Pro příklad mořští ptáci jsou nuceni sedět na hnízdě nepřetržitě až několik dnů a čekat na partnera, který odletěl na moře hledat potravu. Pokud se jim však během pobytu na moři nepodaří nashromáždit dostatečné zásoby energie, je pravděpodobné, že opustí hnízdo dříve, než se jejich partner vrátí zpátky, což vede k neúspěšnému hnízdění. Zdá se, že pro inkubaci ptáků existuje limit a pokud tělesná hmotnost klesne pod určitou hranici, přestanou inkubovat a odejdou z hnízda. U albatrosů stěhovavých (*Diomedea exulans*) dochází k výměně inkubujícího ptáka partnerem v době, kdy sedící pták ztratil v průměru 11% své tělesné hmotnosti. Přičemž hranice, při které je inkubující rodič nucen opustit hnízdo je 30-35 %. Buřňák modravý (*Halobaena caerulea*) se obvykle střídají po ztrátě v průměru 19 % své původní tělesné hmotnosti, ale opouští snůšku, pokud ztratí více než 22 % (Chaurand & Weimerskirch, 1994).

Odchodem z hnízda před návratem partnera však odsuzují své vejce k vysokému riziku predace. Existují však mechanismy, které zabezpečují to, aby nemuselo docházet k opuštění hnízda kvůli nedostatku zásob. Ptáci mají "bezpečnostní rezervu", která umožňuje úspěšné hnízdění například albatrosům stěhovavým (*Diomedea exulans*), mořským ptákům, kteří během inkubace pro získání výživy musí podnikat dlouhé a náročné lety na moře za potravou a jsou schopni vydržet až 40 dnů bez jídla. Albatrosi se pravděpodobně rozhodují o návratu na hnízdo nebo o jeho opuštění na základě stavu svých tělesných zásob (Weimerskirch, 1995).

1.3 Inkubační rytmy

Pojem inkubační rytmy definujeme jako délku a načasování inkubačních sezení přerušovaných inkubačními přestávkami. Inkubace není statický a pevný vzorec chování; je to dynamické rodičovské chování, které je závislé na čase, podmínkách prostředí a dokáže reagovat na potřeby potomků (Cooper & Voss, 2013). Volně žijící jedinci musí koordinovat své chování i s ostatními jedinci, jako jsou jejich partneři,

konkurenti, kořist a predátoři (Kronfeld-Schor et al., 2013). Dochází také ke konfliktu mezi potřebami inkubujících ptáků, kteří zvažují výhody péče o vejce na hnízdě a péče o sebe samého na hnízdě nebo mimo něho (Gill, 2007). Každý jedinec tedy vlivem okolních faktorů za cílem úspěšného rozmnožování s přihlédnutím na své vlastní potřeby přizpůsobuje své inkubační rytmy.

Inkubační přítomnost je jedním ze základních parametrů inkubačních rytmů. Během přítomnosti na hnízdě ptáci zahřívají, nebo naopak zchlazují vejce podle potřeby, co podporuje vývoj potomků, a zvyšuje jejich fitness (Deeming, 2001). Inkubační přítomnost je úzce spjatá s okolními podmínkami, zejména teplotou vzduchu. Nároky na přenos tepla jsou vyšší při nižších teplotách, což vede k delšímu období inkubační přítomnosti. Tato zvýšená pozornost vyžaduje větší spotřebu potravy, což může rovněž přispívat k delším obdobím nepřítomnosti na hnízdě. Naopak při vyšší teplotě vzduchu, která ovšem nedosahuje extrémní hodnoty, je potřeba méně energie, protože vejce lze udržet v příjemném teple bez větší námahy. V důsledku toho se zkracuje doba inkubační přítomnosti (Kendeigh, 1952). Inkubační rytmy mohou být variabilní také v závislosti na stádiu inkubace. Například s přibývajícím stářím embrya, i když je už schopné vytvářet si část tepla samo, se rychlost, s jakou vejce ztrácejí teplo zvyšuje. Studie ukázaly, že samice ptáků inkubujících uniparentálně mají tendenci zvyšovat délku a frekvenci inkubační přítomnosti, s postupem inkubace (Álvarez & Barba, 2014).

Délka inkubační pauzy, kterou ptáci využívají, je pravděpodobně závislá na době, kterou potřebují k tomu, aby zkonsumovali dostatek potravy (Kendeigh, 1952). Dalším faktorem ovlivňujícím inkubační pauzy je taktika, kterou se druh brání před predací. Druhy, které jsou závislé na maskování mají inkubační přestávky kratší a méně frekventované, než ty druhy, které aktivně brání svá hnízda před predátory. U biparentálních druhů, například u většiny bahňáků je typická monogamie a vejce inkubují téměř nepřetržitě. Toto je docíleno tím, že rodiče synchronizují své chování a načasování inkubační přítomnosti a střídají se, aby během určitého období vždy seděl jeden z partnerů. Čas, který jeden z rodičů stráví na hnízdě se nazývá inkubační doba (Bulla et al., 2016a).

Různé druhy vykazují odlišné inkubační rytmy, dokonce se mohou výrazně lišit i u ptáků stejného druhu, a to i v případě, že se rozmnožují na stejné lokalitě. Studie zkoumající variabilitu inkubačních rytmů ukázala, že některé páry, jako například u kulíka kanadského (*Charadrius semipalmatus*), se střídají v inkubaci až 20krát za den, zatímco u jiných, jako například slukovec dlouhozobý (*Limnodromus scolopaceus*), inkubační doba jednoho rodiče může být celých 24 hodin, nebo extrémně až do 50 hodin (Bulla et al., 2016a). Otázkou zůstává, jaké jsou faktory, které mají vliv na variabilitu inkubačních rytmů.

1.3.1 Faktory ovlivňující inkubační rytmy

Inkubující rodiče musí často volit mezi péčí o vajíčka a uspokojováním vlastních potřeb (Brynychová et al., 2020). Během inkubace je potřebné vyřešit otázku, jak optimálně rozdělit čas a energii mezi inkubaci vajec a hledání potravy. Sběr potravy vyžaduje více energie než sezení na hnízdě (Piersma et al., 2003) a opustit hnízdo se vyplatí pouze tehdy, pokud množství energie získané sběrem potravy převyšuje energii spotřebovanou (Tulp & Schekkerman, 2006). Hlavně jedinci druhů s uniparentální inkubací jsou někdy nuceni nechávat vejce bez dozoru, aby se nakrmili, a musí často znovu zahřívát vejce, která v důsledku toho vychladla (Tulp et al., 2007). Dlouhé inkubační přestávky mohou oddálit líhnutí a navíc vystavují vejce většímu riziku predace. Také samotný pohyb při odchodu a vracení se na hnízdo láká pozornost predátorů, a proto je třeba jej omezit na minimum (Tulp & Schekkerman, 2006).

Vzhledem k omezenému času, který mají inkubující ptáci na hledání potravy nebo dostupnosti potravních zdrojů, se někdy musí obejít bez potravy a spoléhat se na zásoby tuku. Například samice husice sněžní (*Chen caerulescens*) po snesení snůšky má někdy k dispozici jenom své zásoby. Když tyto zásoby nestačí, některé samice svá vejce opustí, nebo dokonce podlehnou vyhladovění (Gill, 2007). Tento druh, jako i jiné druhy hnízdící v arktických oblastech, například berneška bělolící (*Branta leucopsis*) jsou na svých zásobách živin obzvláště závislé z důvodu drsných a nepředvídatelných podmínek, které limitují výskyt dostatku zdrojů výživy v okolí hnízda (Gloutney et al., 2001).

U mnoha druhů byl jako řešení tohoto problému vyvinut systém, kdy inkubuje pouze samice, zatímco samec jí pomáhá a poskytuje potravu (Kluijver, 1950; Amininasab et al., 2017). Jako názorná ukázka tohoto konceptu slouží ptáci z řádu

zoborožci (*Bucerotiformes*), kde samec poskytuje veškerou potravu své partnerce, která je uzavřena v hnízdním otvoru (Heinsohn et al., 2005).

Někdy se samec ujímá ochrany hnízda před potenciálním nebezpečím, zatímco samice odchází hledat potravu. Například pro rákosníka seychelského (*Acrocephalus sechellensis*) je každé vejce vzácné, protože tento druh snáší pouze jednu snůšku ročně, a ta se skládá z jediného vejce. Na ostrově se vyskytuje velké množství predátorů, kteří tvoří značný risk ztráty vejce na nehlídaných hnízdech. Výzkum ukázal, že tyto ztráty jsou až sedmkrát vyšší na hnízdech, která nejsou hlídána, než na hlídaných. (Gill, 2007).

Vzhledem k tomu, že mezi uspokojováním potřeb rodiče a snůšky během inkubace musí rodič dělat kompromisy, je nevyhnutné, že také například spánek nebo péče o peří jako základní potřeby nevyhnutné pro život ptáků a jejich načasování se s inkubačními rytmy navzájem ovlivňují.

Zapojení samce do inkubace, nebo hlídání hnízda umožňuje samici věnovat více času spánku nebo péči o peří. Výsledky studie samic čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) ukázaly, že inkubující samice kvůli zvýšenému riziku predace během noci věnují spánku jenom omezené množství času. Kromě toho byly vzorce spánku ovlivněny dobou, kterou samec strávil inkubací vajec a samice, jejichž partner se více podílel na inkubaci, mohly spánku věnovat více času (Brynychová et al., 2020).

Proces údržby peří může v průběhu inkubace může také lákat pozornost potenciálních predátorů. U všech ptáků je preening neboli péče o peří běžným chováním, které je spojeno s činnostmi, jako je koupání, třepání a drbání (van Rhijn, 1977). V párech, ve kterých samec neposkytuje žádnou nebo jenom malou pomoc při inkubaci jsou samice nucené péči o peří provádět převážně na hnízdě. Naopak když je pomoc ze strany samců velká, preferují jejich partnerky péči o peří provádět mimo hnízdo (Brynychová et al., 2020).

1.4 Přizpůsobení inkubace ptáků v pouštních oblastech

1.4.1 Život ptáků na poušti

Pouštní oblasti se vyznačují silným slunečním zářením, extrémními teplotami vzduchu, minimální vlhkostí, řídkými a nepravidelnými srážkami, omezeným růstem vegetace, minimální primární produkcí a omezenými zdroji potravy. Ptáci v pouštních oblastech čelí výzvám kvůli potřebě snížit spotřebu energie a minimalizovat ztráty vody nebo také vylepšovat svou odolnost vůči teplu.

Ptáci mají nejvyšší tělesnou teplotu ze všech obratlovců, což je dáno vysokou rychlostí jejich hmotnostně specifického metabolismu. Jejich tělesná teplota se při mírné teplotě vzduchu pohybuje v průměru kolem 41 °C (Williams & Tieleman, 2005), z čehož vyplývá, že ve většině prostředí, která obývají, mají obvykle vyšší tělesnou teplotu, než je teplota jejich okolí (Walsberg & Voss-Roberts, 1983).

V prostředí pouště, kde může teplota vzduchu přesahovat tělesnou teplotu ptáků je potřebný mechanismus, který zajistí, aby tělesná teplota nedosáhla hranice ohrožující život, co je obvykle kolem 46-47 °C. Zvýšení tělesné teploty o 2-4°C, známé jako hypertermie, je reakcí ptáků na extrémní teploty. Když jsou ptáci vystaveni vysokým teplotám přichází o svou stálou vodní bilanci, aby mohli regulovat svou tělesnou teplotu a zabránit tomu, aby dosáhla smrtelné úrovně. K tomu slouží evaporační ochlazování, při kterém ptáci ale ztrácejí značné množství vody (Tieleman & Williams, 1999). Je zřejmé, že přežití ptáků v poušti je také závislé na uchování potřebného množství vody v těle (Siegfried & Frost, 1974). Mohli bychom předpokládat, že kvůli častému vystavování extrémním teplotám a omezenému přístupu k pitné vodě vybavil přírodní výběr přežívající populace pouštních ptáků řadou behaviorálních a fyziologických vlastností, které minimalizují ztráty vody. Studie srovnávající pouštní a nepouštní druhy však žádné rozdíly mezi nimi neodhalily (Maclean, 1996). Nicméně výzkum v laboratorním prostředí ukázal, že ptáci obývající suché prostředí vykazují nižší míru celkové ztráty vody evaporací (Williams, 1996).

Podstata mechanismu, kterým pouštní ptáci dosahují minimalizaci ztrát vody není však úplně jasná. U dospělé zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*) byla například prokázána změna složení lipidů v pokožce, aby ptáci snížily ztrátu vody z kůže během dehydratace (Menon et al., 1989). Jiné studie navrhuje, že u ptáků dochází ke snížení ztráty vody v důsledku samotné hypertermie (Withers & Williams, 1990).

1.4.2 Vliv extrémních podmínek na průběh inkubace

Při rozmnožování se ptáků v oblastech s extrémními teplotami je důležitým faktorem výběr hnízdiště s ideálními podmínkami pro inkubaci (Wiebe & Martin, 1998). Kryt v hnízdištích může napomáhat termoregulaci u druhů žijících v drsném prostředí (Wiebe & Martin, 1998). Mnoho druhů bahňáků přesto hnízdí v oblastech s malým nebo žádným pokryvem, a to i v místech s extrémním klimatem. Například kulík mořský (*Charadrius alexandrinus*), hnízdí i v oblastech s žádným úkrytem před sluncem, kde okolní teploty mohou dosahovat až 50 °C, což způsobuje určitý tepelný stres inkubujících dospělců. Odhaduje se, že si staví hnízda především na exponovaných místech, protože to umožňuje inkubujícím ptákům včas odhalit blížící se predátory a snížit tak riziko predace (Amat & Masero, 2004a).

Extrémní podmínky mohou mít vliv také na velikost snůšky. Podle výzkumné studie prováděné na druhích skřivanů bylo zjištěno, že ptáci pouštní populace snášejí v hnízdním období menší počet vajec a mají méně snůšek než skřivani obývající oblasti s dostatečnou vláhou. V letech kdy v poušti nebyly žádné srážky, se pouštní ptáci dokonce zcela zdrželi rozmnožování (Williams & Tieleman, 2005).

Je zřejmé, že vystavení vyvíjejícího se embrya vyšším teplotám, tj. hypertermii, je škodlivější než vystavení nižším teplotám, tj. hypotermii (Webb, 1987). U vyvíjejících se embryí má hypertermie srovnatelné fyziologické účinky jako u dospělých ptáků, přičemž jako první dochází ke zhoršení funkce orgánů. Na základě výzkumu různých druhů se zdá, že většina embryí snese krátkodobé vystavení teplotám v rozmezí 16 až 41 °C, základní inkubační teplota by se měla udržovat v rozmezí 36 až 39 °C (Webb, 1987). Snížení negativních účinků vysokých teplot na vyvíjející se embrya může být u druhů žijících v oblastech, kde atmosférické teploty často přesahují 40 °C, skutečnou výzvou (Griffith et al., 2016).

Tepelný stres může být pro pouštní ptáky zvláště významný v době rozmnožování, protože dospělí ptáci jsou v této fázi vázáni na hnízdo. Nehnízdící ptáci na vysoké okolní teploty obvykle reagují hypertermií. Na rozdíl od nich ptáci, kteří započali období rozmnožování používají mechanismus aktivního chlazení udržováním

extrémně nízké tělesné teploty kolem 38 stupňů. Zdá se, že tělesnou teplotu ptáci regulují hlavně pomocí evaporačních ochlazovacích metod, jako je zrychlené dýchání, chvění krční kůže a pomocí jícnu, jak popsal Gaunt (1980). Aktivní ochlazování vajec je klíčové pro správný vývoj potomků v oblastech s extrémními teplotami. Toto bylo prokázáno například u druhu hrdlička karolínská (*Zenaida macroura*), která obvykle obývá pouštní oblasti. Během inkubace bylo pozorováno, že inkubující pták udržoval teplotu vajec na 40 °C, přičemž okolní teplota vzduchu dosahovala až 45 °C (Walsberg & Voss-Roberts, 1983). Při inkubaci v extrémním prostředí, kde se ptáci setkávají s tepelným stresem, byla u inkubujících jedinců druhu holuba skalního (*Columba livia*) na hnízdě v období nejvyšších teplot pozorována minimální aktivita a pohyb, pravděpodobně aby se jejich metabolická produkce tepla snížila, což by vedlo k nižší spotřebě vody na ochlazení (Marder & Gavrieli-Levin, 1982).

U některých ptáků se vyvinuly strategie chování, které napomáhají tomu, aby se dospělci a jejich vejce v teplém prostředí příliš nezahřála. Mezi tato chování patří například belly-soaking. Podle definice Macleana (1975) se pojmem belly-soaking rozumí zvlhčování peří na břicho a následný přenos vody na vejce nebo potomstvo, přičemž se výslovně vylučuje náhodné namočení peří u vodních ptáků. Belly-soaking můžeme pozorovat například u řádu dlouhokřídli (*Charadriiformes*) (Grant, 1982). Ve studii zaměřené na kulíka mořského (*Charadrius alexandrinus*) se ukázalo, že po simulovaném namáčení břicha se tělesná teplota kulíka snížila, což naznačuje, že belly-soaking je behaviorální taktika, kterou ptáci vystavení horku využívají k rychlému snížení tělesné teploty (Amat & Masero, 2008). Podle další nedávné studie můžeme usuzovat, že hlavním účelem belly-soakingu u kulíků je spíše regulace tělesného tepla tepelně namáhaných inkubujících dospělců než ochlazování přehřátých vajec. Ukázalo se však, že když jsou vejce mokrá, byla rychlost jejich ochlazování výrazně vyšší. Výsledky studie tedy naznačují, že belly-soaking slouží jak k termoregulaci dospělců, tak k ochlazování vajec, přičemž se tyto funkce vzájemně nevylučují (Amat & Masero, 2006).

Při inkubaci během vysokých teplot je jedním z chování, které vyžaduje nejmenší energetický výdej, zastínění hnízda. Ptáci se při něm zvedají tak, aby se jejich hnízdní nažina nacházela přibližně 2 až 3 cm nad vejci (Downs & Ward, 1997). Nicméně studie naznačují, že se ptáci zvedají, aby se mohli přímo ochlazovat

proudícím vzduchem. Střídáním inkubační a stínící polohy čejky korunkaté (*Vanellus coronatus*) bylo zjištěno, že stínění vede ke snížení teploty ptáka, nikoli však teploty vajec. Kromě toho měla také rychlost větru znatelný negativní vliv na teplotu ptáka, ale ne na teplotu vajec. Tato zjištění napomáhají teorii, že primárním účelem stínění je snížení tělesné teploty inkubujících dospělých ptáků, nikoliv vajec. Snížení tělesné teploty dospělého ptáka během stínění hnízda může však i nepřímo ochladit vejce, když se pták vrátí k inkubaci (Downs & Ward, 1997). Při zkoumání inkubace v extrémním prostředí druhu lejščíka šedohnědého (*Microeca fascians*), bylo také zajímavým zjištěním to, že přestože se samci lejščíka nepodíleli na inkubaci vajec, pomáhali je stínit, když teploty vystoupily nad 30 °C. Pravděpodobnost, že se samci zapojili do stínění vajec, stoupala s rostoucí teplotou vzduchu (Sharpe et al., 2021).

U některých druhů inkubujících při vysokých teplotách vzduchu pozorujeme také zrychlené dýchání. Například ve opomenuté studii druhu lejščíka šedohnědého (*Microeca fascians*), se ukázalo, že zrychlený rytmus dýchání samice pozitivně souvisel jak s teplotou, tak s vystavením slunečnímu záření (Sharpe et al., 2021). Dýchání je ale z hlediska odvodu tepla málo účinné. Zvýšení dechové frekvence, totiž obvykle vede k mnohem většímu nárůstu metabolické produkce tepla (Pessato et al., 2020).

Embrya některých druhů mají schopnost regulovat svou vlastní teplotu, což může zahrnovat udržování vyšší teploty vajíčka než okolního prostředí a regulaci chlazení v době, kdy jsou rodiče nepřítomni (Webb, 1987). Některá embrya zchlazení mohou dosáhnout i svým chováním. U ptáků je primárním zdrojem tepla pro inkubaci vajec hnízdní nažina rodiče, což může vést k vytvoření tepelného gradientu uvnitř hnízda nebo dokonce uvnitř samotného vejce. To znamená, že pouze část vejce může být vystavena optimální teplotě pro vývoj, což může omezit schopnost embrya regulovat vlastní teplotu (Li et al., 2014). Ptačí embrya mají schopnost se kontrolovaně ve vajíčku hýbat, aby se nacházely v místě s optimální teplotou. Pohyb ve vejci může být výhodný i při přehřátí kvůli vysoké okolní teplotě. Embryo je schopné vyhnout se tak místu, které dosahuje největší teploty. Je ale pravděpodobné, že schopnost pohybu embrya vzniká až poté, co se nervový a svalový systém vyvinul natolik, že umožňuje detekci tepla a generování pohybu (Du & Shine, 2015).

1.4.3 Inkubační rytmy v extrémních podmínkách

Když teploty na hnízdišti dosahují extrémních hodnot je pro úspěšné rozmnožování nezbytné přizpůsobit své inkubační rytmy vysokým teplotám, silnému slunečnímu záření a nedostatku vody. Naopak pouštní noci bývají obvykle chladné a tak se zvyšuje potřeba přenosu tepla z hnízdícího rodiče na inkubovaná vejce (Siegfried & Frost, 1974). V důsledku těchto nestabilních a ne vždy ideálních podmínek prostředí pouště, může mít zvýšená flexibilita inkubačních rytmů pozitivní vliv na hnízdní úspěšnost pouštních druhů ptáků (Clauser & McRae, 2016).

Přízemní teplota se na poušti mezi dnem a nocí výrazně měnit. Zatímco během doby hnízdění většiny pouštních druhů v poledne může teplota vystoupat na extrémní hodnoty, v noci může klesnout až o polovinu. Ponechání vajec bez dozoru rodiče i na relativně krátkou dobu, zejména v nejteplejších a nejchladnějších částech dne, může vést k neúspěchu hnízdění. Z pozorování ve studii rybáka arabského (*Sternula saundersi*) hnízdící v Saudské Arábii vyplynulo, že inkubační přítomnost stoupala, když byla teplota příliš vysoká nebo příliš nízká oproti ideální teplotě snůšky. Kromě toho vědci zaznamenali, že rodiče během nejextrémnějších teplot zvýšili inkubační přítomnost až na 90% času (AlRashidi & Shobrak, 2015).

V teplejších podmínkách mají inkubující rodiče také tendenci dělat častější, ale kratší inkubační přestávky, co bylo prokázáno v nedávných studiích například u druhu chřástal královský (*Rallus elegans*) (Clauser & McRae, 2016), nebo také u sýkory černohlavé (*Poecile atricapillus*) (Cooper & Voss, 2013). Pokud se pouštní ptáci nerozmnožují, zůstávají delší dobu neaktivní ve stínu, aby snížili riziko přehřátí a dehydratace. Proto je časté, že si inkubující rodič musí od inkubace dávat častější inkubační přestávky, aby se mohl schladit. Přestávky však nesmí být příliš dlouhé, aby nedocházelo k přehřátí vajec, které může skončit úmrtím embrya (Webb, 1987). Pobyt ve stínu ptákům pomáhá regulovat jejich tělesnou teplotu a následně chránit vejce před přehřátím (Tieleman et al., 2008). Během inkubace v případě biparentální péče mají rodiče určitou výhodu, protože tato péče umožňuje oběma rodičům pohybovat se mezi hnízdem a stínem, bez toho, aby museli přerušit inkubaci a zkracovat tak inkubační dobu.

U biparentálních druhů teplota ovlivňuje i střídání partnerů a délku jejich inkubačních sezení. Variabilita inkubačních rytmů se přitom může projevit už na

úrovni párů jednoho druhu. Studie, která porovnávala inkubační chování párů druhu kulíka mořského (*Charadrius alexandrinus*) hnízdících v zastíněné lokalitě a párů hnízdících v prostředí bez vegetačního krytu ukázala mezi inkubačními rytmy jednotlivých párů značné rozdíly. Výskyt termoregulačního chování u kulíků na otevřených plochách souvisel s okolní teplotou tak, že během extrémně vysokých teplot mohl být inkubující rodič pod teplotním stresem neschopný udržet optimální tělesnou teplotu po delší dobu, což vedlo ke zkrácení inkubační doby obou členů páru a tak i k častějšímu střídání partnerů na hnízdě (Amat & Masero, 2004b).

Studie inkubace tří druhů bahňáků čejka korunkatá (*Vanellus coronatus*), čejka černokřídlá (*Vanellus melanopterus*) a čejka šedoprsá (*Vanellus lugubris*) ukázala, že i velikost těla, může mít vliv na inkubační rytmy a střídání partnerů na hnízdě v extrémních podmínkách. V porovnání s ostatními dvěma druhy měli jedinci druhu čejky šedoprsé tendenci trávit méně času na hnízdě, když byly teploty vzduchu vysoké. Častěji se však při inkubaci vyměňovali se svým partnerem. Tuto odlišnost v chování lze pravděpodobně přičíst velkému poměru povrchu těla k objemu u tohoto druhu. Oba další druhy jsou větší a narozdíl od čejky šedoprsé se pravděpodobně pomaleji ochlazují ve stínu mezi inkubačními dobami, ale také se neohřívají tak rychle, když jsou vystaveny slunci. V důsledku toho mohou svá vejce inkubovat delší dobu a rodiče se v inkubaci nemusí tak často střídát (Ward, 1990).

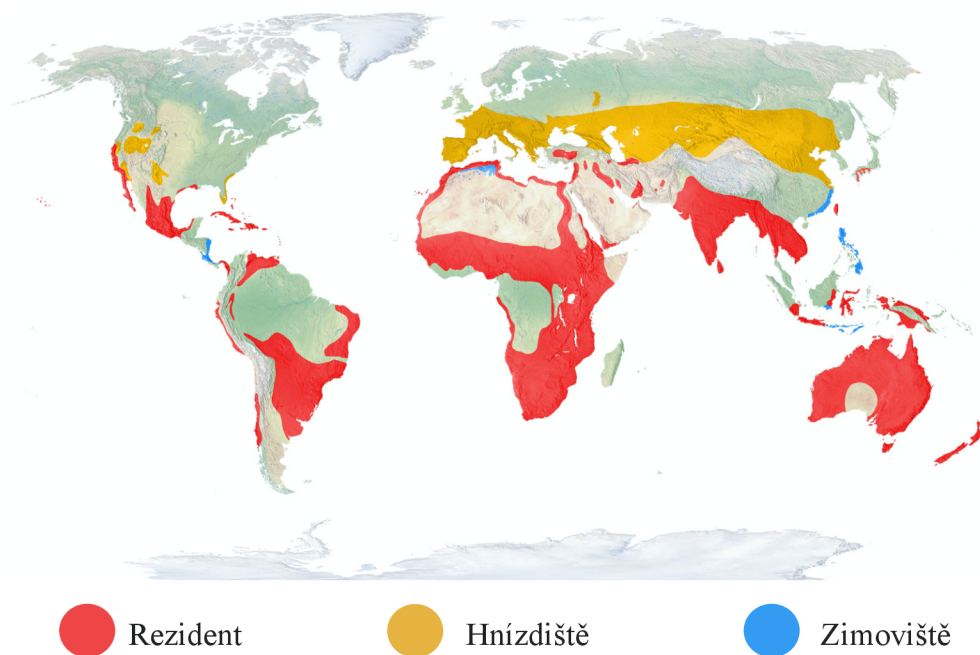
Všechny uvedené data potvrzují existenci vztahu mezi teplotou prostředí a inkubačními rytmy ptáků hnízdících v extrémních podmínkách a také vyzdvihují význam přizpůsobení rodiče podmínkám během inkubace při vysokých teplotách.

1.5 Charakteristika druhu pisila čáponohá (*Himantopus himantopus*)

1.5.1 Charakteristické znaky a výskyt

Široce rozšířený druh pisila čáponohá (*Himantopus himantopus*) je bahňák z čeledi tenkozobcovitých (*Recurvirostridae*), patřící do řádu dlouhokřídlí (*Charadriiformes*). Je lehký rozpoznatelný díky svým unikátním štíhlým a dlouhým nohám (Parveen et al., 2018).

Pisila je kosmopolitním druhem. Má pět poddruhů (Pigniczki et al., 2019) a jejich rozšíření ve světě je zobrazeno na následujícím obrázku číslo 2. Obvykle obývá mokřady, laguny a ústí řek, kde má dostatek zdrojů potravy, což jsou hlavně drobní vodní bezobratlí (Cramp & Simmons, 1983).



Obrázek 2: Rozšíření druhu pisila čáponohá ve světě, Zdroj: zoobarcelona.cat

1.5.2 Hnízdění a rozmnožování

Hnízda si nejčastěji staví na otevřených stanovištích, někdy v koloniích nebo polokoloniích. Jedinci hnízdící koloniálně mají synchronizovaný čas rozmnožování a hnízdí v bezprostřední blízkosti (Emlen & Demong, 1975). Jedinci v polokoloniích, mají hnízda seskupena, ale v menší míře než u koloniálních hnízd, takže některá stanoviště v okolí, vhodná pro hnízdění nejsou obsazena a někteří jedinci hnízdí izolovaně (Dardenne et al., 2013). Nežádka se u tohoto druhu vyskytují i osamělá

hnízda (Cuervo, 2003). Často se také sdružují do smíšených kolonií složených z více druhů ptáků z řádu dlouhokřídlých (*Charadriiformes*) (Toral & Figuerola, 2012). Hnízda jsou postavena na zemi, většinou se nacházejí v blízkosti vodních zdrojů (Cuervo, 2003) a na jejich stavbě se podílejí oba ptáci (Cramp & Simmons, 1983).

1.5.3 Inkubace a péče o potomky

Mezi druhy ptáků z řádu dlouhokřídlí existuje jen malá variabilita ve velikosti snůšky, snáší 3-4 vejce (T. W. Arnold, 1999), což platí i u pisily čáponohé (Cuervo, 2003). Vejce, zobrazené na obrázku 3, mají tmavě hnědé až černé nepravidelné skvrny a jsou dlouhé přibližně 4 cm (Rodrigues & Tavares, 2014).



Obrázek 3: Snůška druhu *pisila čáponohá*, Foto: Abbas Ashoori, Zdroj: researchgat.net

Inkubační chování, jak je mi známo, u tohoto druhu doposud nebylo důkladně zkoumáno. Víme však, že rodiče vynakládají do péče o snůšku i kuřata podobné úsilí (Cramp & Simmons, 1983).

Zdá se, že pro úspěšnou reprodukci je rozhodující rodičovská angažovanost samců, zatímco samice pravděpodobně zůstanou věrné, aby si tuto investici samců zajistily. U tohoto druhu se předpokládá, že nutnost péče ze strany samců i samic udržuje sociální a potenciálně i genetickou monogamii, jako bylo prokázáno i u jiných druhů, například u jespáka mořského (*Calidris maritima*) nebo jespáka aljašského (*Calidris mauri*) (Blomqvist et al., 2002; Pierce & Lifjeld, 1998). Studie o hnízdním chování pisily čáponohé vysvětluje věrnost samice tím, že nevýhody mimopárové kopulace převažují nad potenciálními výhodami. Jednou z významných nevýhod by

mohlo být riziko, že ji samec opustí, pokud si není jistý, že je otcem mláďat. Toto bylo zjištěno následovně. Samice pisily během doby kdy snáší vejce musí strávit značnou dobu hledáním potravy mimo hnízdiště. Samec mezitím musí zůstat na hnízdě, aby ho a vejce chránil před predátory, konkurenty a nepříznivým počasím. To znamená, že samici nemůže hlídat a hrozí, že samice bude oplozena jiným samcem. Ukázalo se, že samice, bývají agresivní vůči každému samci, který se k ní přiblíží, s výjimkou svého partnera, a kopulaci mimo pár se vyhýbá (Cuervo, 2003).

2 Cíle práce

Cílem praktické části byla analýza inkubačních rytmů u pisily čáponohé (*Himantopus himantopus*) v extrémních pouštních podmínkách.

Testovány byly tyto predikce:

- 1) Podíl rodičů obou pohlaví na inkubaci bude srovnatelný.
- 2) Inkubační přítomnost rodičů se bude zvyšovat se stoupající teplotou s vrcholem kolem poledne kvůli riziku vystavení snůšky extrémním podmínkám. Ráno a večer, kdy teploty nedosahují extrémních hodnot bude inkubační přítomnost naopak nízká. V noci bude inkubační přítomnost také vyšší z důvodu většího rizika predace a nižších okolních teplot, které vyžadují aby rodič více vejce zahříval.
- 3) Inkubační sezení (doba inkubace jednoho z rodičů), se budou se stoupající okolní teplotou zkracovat, ptáci se budou v nejteplejších částech dne častěji v inkubačních sezeních střídat, aby se mohli zchladit. Předpokládáme, že délka inkubačních sezení obou rodičů bude přibližně stejná.
- 4) Inkubační přestávky budou se stoupající teplotou vzduchu více frekventované, ale za to kratší.

3 Metodika

3.1 Metodika zpracování videí

Videa z hnízd pisil čáponohých byla pořízena v letech 2021 a 2022 v oblasti chráněné pouštní rezervace Al Marmoom v Dubaji ve Spojených arabských emirátech. Zde byl vytvořen systém umělých jezer, s cílem poskytnout rekreační zařízení a zároveň pomoci volně žijícím živočichům v boji s nedostatkem vody a drsnými klimatickými podmínkami Arabské pouště. Oblast nabízí sladkovodní jezera, která jsou přístupná po celý rok a slouží jako ideální hnízdiště bahňáků jako například čejky černoprse (*Vanellus indicus*) nebo mnou zkoumané pisily (Elhassan et al., 2021).

Nahrávky byly analyzovány celkem z pěti hnízd, přičemž videozáznamy z jednoho hnízda měly délku v průměru přibližně dva po sobě jdoucí dny. Nahrávky byly nepřetržité a díky nočnímu režimu kamery zachytily aktivitu na hnízdě jak ve dne, tak i v noci.

Data byly následně zpracovány pomocí programu BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software) (Friard & Gamba, 2016). Videa rozdělená po hodinách byla postupně analyzována. Ze záběrů byly zaznamenány následující vybrané vzorce chování ptáků na hnízdě: jako state events (události s identifikovaným začátkem a koncem) byly označovány přítomnost rodiče na hnízdě, inkubace samice, inkubace samce, stínění vajec a spánek, jako point events (události, které netrvají delší dobu a je vhodné je označit jenom jako bod v čase) byly označovány úprava hnízda, preening, otáčení vajec a belly-soaking.

Odlišení samce a samice nebylo kvůli nízké míře sexuálního dimorfismu u pisil jednoduché. Samice však obecně měly dorzální část těla a křídla zbarvené do hněda na rozdíl od samců, kteří měli toto peří černé s výrazným kontrastem oproti bílému zbytku těla. Samci byli také o trochu větší a měli delší křídla (Siripong et al., 2015). Tyto rozdíly jsou pozorovatelné i na následujícím obrázku 4.



Obrázek 4: Odlišení samce a samice pisily podle zbarvení a velikosti, Foto: Amar Singh, Zdroj: besgroup.org

3.2 Metodika statistických analýz

Po zpracování videozáznamů byly výchozí data upravena pro práci s vybranými statistickými modely. Statistické analýzy byly zpracované v prostředí programu R verze 4.2.2. Pro analýzu byly sestavené regresní lineární modely se smíšeným efektem pomocí funkce "lmer" z balíčku R "lme4" (Bates et al., 2015).

Prvním modelem byla zkoumána doba inkubační přítomnosti v závislosti na denní době a okolité teplotě. Vysvětlovanou proměnnou byla inkubační přítomnost obou rodičů. První vysvětlující proměnnou byl čas (denní doba), který byl kvůli jeho cyklickému charakteru transformován na radiány ($2 * \text{čas} * \pi / 24$ hodin) a poté byly dosazeny sinus a cosinus radiánů (Bulla et al., 2016b). Druhou vysvětlující proměnnou byla okolní teplota v oblasti výzkumu. Náhodným efektem bylo hnízdo z důvodu závislosti dat získaných v rámci jednotlivých hnízd.

Druhým modelem byla zjišťována závislost inkubační přítomnosti samice na denní době a okolní teplotě. Jako vysvětlovanou proměnnou byla zvolená inkubační přítomnost samice, která byla spočítána jako proporce z celkové inkubační přítomnosti obou rodičů. Vysvětlujícími proměnnými byla denní doba a okolní teplota s náhodným efektem, kterým bylo hnízdo.

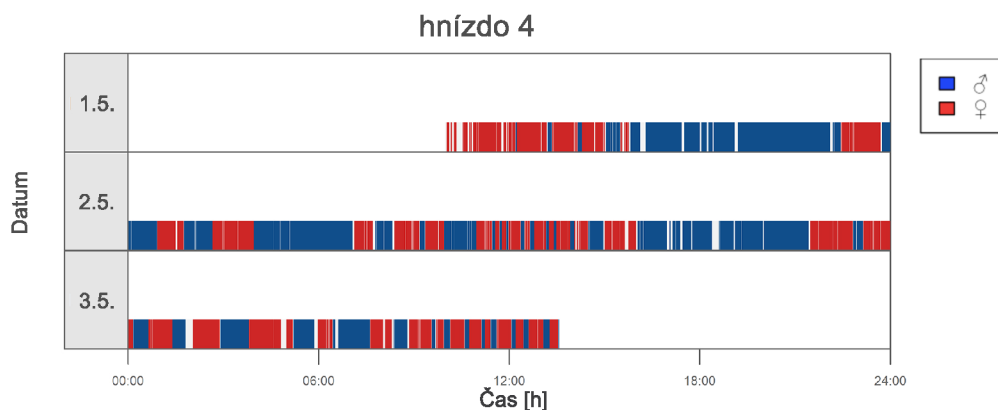
Třetí model ukazuje délku inkubačního sezení v závislosti na denní době, teplotě okolí a pohlaví rodiče. Vysvětlovanou proměnnou je tedy v tomto případě délka inkubačního sezení a vysvětlující proměnné jsou čas (denní doba v radiánech), okolní teplota a pohlaví inkubujícího ptáka. Náhodný efekt byl nezměněný a je jím hnízdo.

Ve čtvrtém modelu byla zkoumána závislost inkubačních přestávek (nepočítáme zde s přestávkami mezi jednotlivými inkubačními dobami rodičů, tedy když se na hnízdě střídali) na denní době, okolní teplotě a pohlaví. Vysvětlovanou proměnnou byla délka inkubační přestávky a vysvětlující proměnné byly čas (denní doba v radiánech), okolní teplota a pohlaví rodiče.

Předpoklady všech modelů byly následně posuzovány na základě diagnostických grafů. Ze zaznamenaných dat byly také vytvořeny aktogramy inkubační přítomnosti a přestávek rodičů, které byly použité při analýze výsledků.

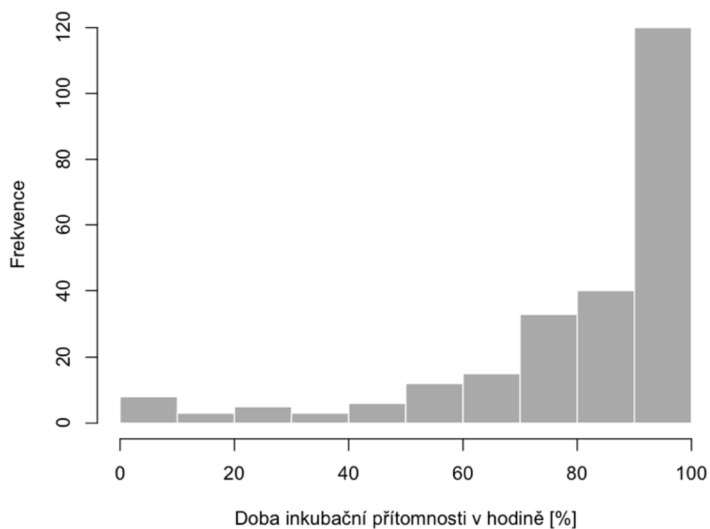
4 Výsledky

Data set obsahoval observace celkově z 245 hodin videozáznamů, ze kterých 196 hodin strávili ptáci inkubací vajec a 28 hodin inkubačními přestávkami. Zbývající čas tj. 21 hodin strávili ptáci na hnízdě, ale neinkubovali a nebo se jedná o přestávky při střídání inkubujících partnerů. Počet zaznamenaných inkubačních sezení byl 2213 s 1848 inkubačními přestávkami. Obrázek 5 obsahuje aktogram inkubačních sezení a přestávek jak samců, tak samic na jednom z hnízd (ostatní hnízda viz. Přílohy).



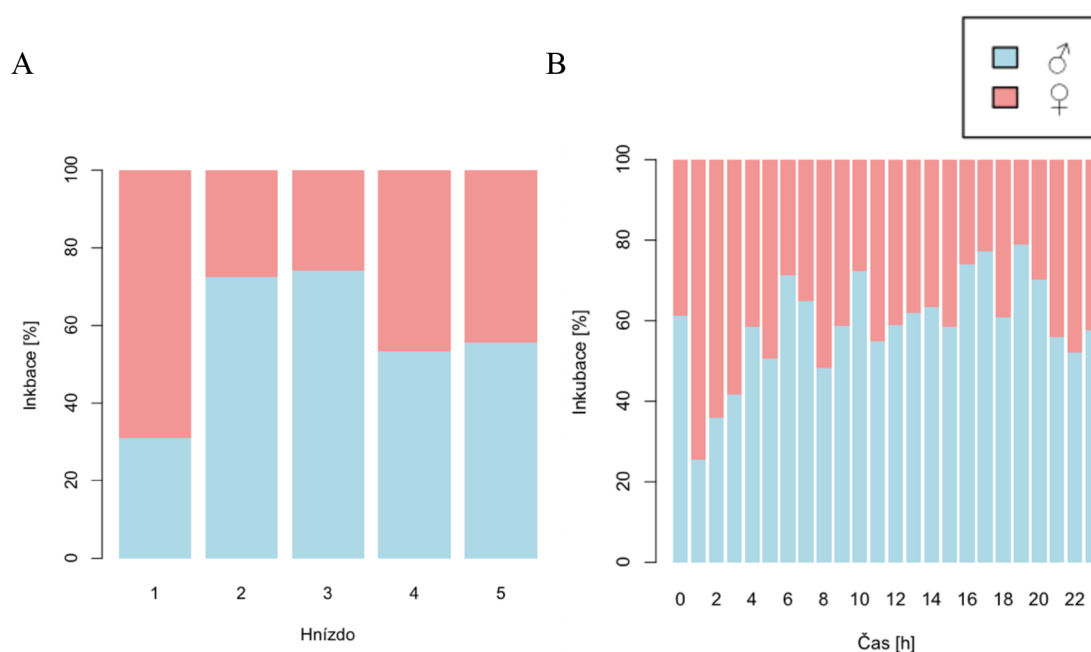
Obrázek 5: Aktogram inkubačních sezení a přestávek rodičů na hnízdě číslo 4

Na pozorovaných hnízdech byly vejce inkubována rodiči 90% času (medián, rozpětí 73-96%, N= 5 hnízd s ± 2 dny videozáznamů). Následující obrázek číslo 6 obsahuje graf zobrazující frekvenci procentuálních hodnot inkubační přítomnosti v jedné hodině.

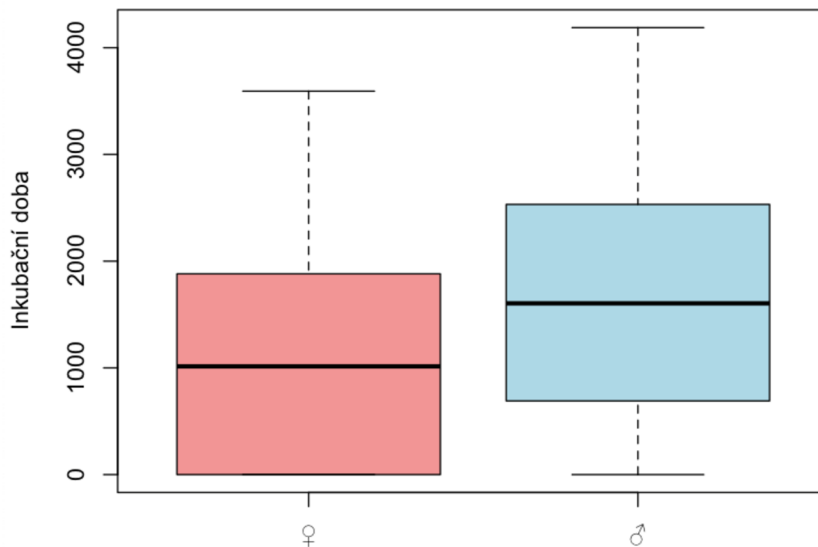


Obrázek 6: Inkubační přítomnost obou rodičů na všech pozorovaných hnízdech

Na inkubaci na všech pozorovaných hnízdech se podílely oba rodiče. Na prvním hnízdě bylo pozorováno, že více času strávila inkubací samice, avšak na všech ostatních převládala péče samců. Samice tedy inkubovaly 44,5% (medián, rozpětí 28-47%) z celkové inkubační přítomnosti na hnízdě. Podíl inkubace samců byl 55,5% (medián, rozptyl 53-72%). V grafech níže (Obrázek 7) jsou uvedené poměry inkubační péče samce a samice jak na jednotlivých hnízdech, tak v průběhu dne a také porovnání počtu inkubačních sezení samce a samice (Obrázek 8).



Obrázek 7: A) Poměr zapojení rodičů do inkubace na jednotlivých hnízdech podle pohlaví
 B) Poměr zapojení rodičů do inkubace během dne na všech hnízdech podle pohlaví



Obrázek 8: Porovnání počtu inkubačních sezení samic a samců

4.1 Hodinová inkubační přítomnost

Model nám ukázal jak vypadala inkubační přítomnost v průběhu dne a také s měnící se teplotou (Tabulka 1). Výsledky naznačují, že během nočních hodin byla inkubační přítomnost rodičů vysoká. Nejvíce pisily inkubovaly mezi 23:00 a 3:00 s mediánem 96% (Q1= 81, Q3= 99, sd= 23), zatím co přes den trávily nejvíce času inkubací kolem poledne. Mezi 11:00 a 13:00 hodinou byla inkubační přítomnost až 95% (Q1= 87, Q3= 97, sd= 12). Ráno a podvečer klesala. Okolní teplota neměla na inkubační přítomnost signifikantní vliv. Inkubační přítomnost však byla nejvyšší, když okolní teplota dosahovala kolem 30-31 °C.

Pevné efekty:

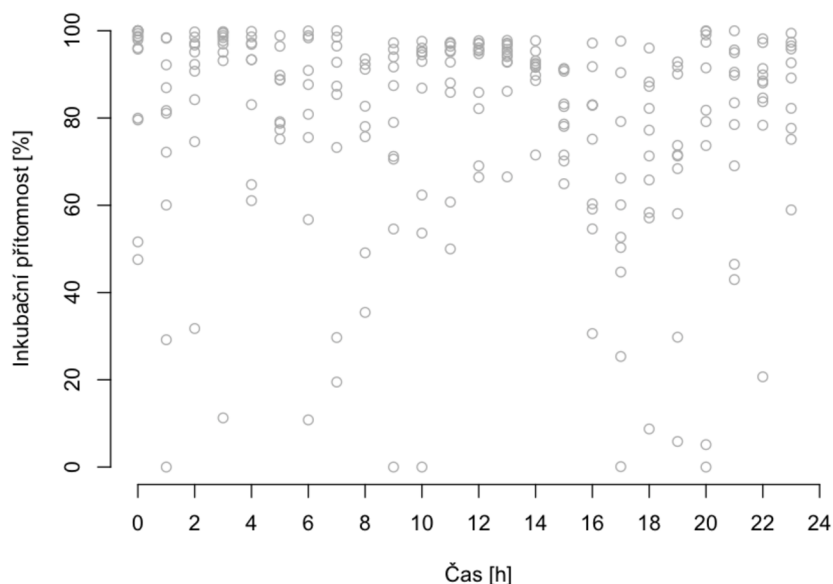
	Odhad	SE	Stupně volnosti	t hodnota	Pr(> t)
Intercept	7.906e-01	2.097e-01	1.760e+02	3.77	<0.01
sin(rad)	7.114e-02	3.127e-02	1.808e+02	2.28	0.02
cos(rad)	3.392e-02	3.592e-02	1.801e+02	0.94	0.35
Teplota	1.246e-03	5.892e-03	1.807e+02	0.21	0.83

Náhodné efekty:

Skupiny	Jméno	Rozptyl	SD
Hnízdo	Intercept	0.01	0.08
Reziduum		0.03	0.18

Tabulka 1: Procentuální zastoupení inkubační přítomnosti v hodině v závislosti na denní době a okolité teplotě

Následující graf zobrazuje procentuální hodnoty inkubační přítomnosti a jejich zastoupení během denní doby (Obrázek 9).



Obrázek 9: Inkubační přítomnost rodičů v průběhu dne

4.2 Podíl pohlaví při inkubaci

Výsledky modelu zkoumajícího podíl samice na inkubaci (Tabulka 2) neukázaly žádný významný vliv denní doby a okolní teploty na proporci inkubační přítomnosti samic. V rozdělení hodnot proporce inkubační přítomnosti samice existuje velká variabilita.

Pevné efekty:

	Odhad	SE	Stupně volnosti	t hodnota	Pr(> t)
Intercept	4.501e-01	7.553e-02	2.911e+00	6.00	0.01
sin(rad)	9.082e-02	5.736e-02	1.788e+02	1.58	0.12
cos(rad)	3.940e-02	6.622e-02	1.780e+02	0.60	0.55
Teplotní stupnice	9.935e-03	5.791e-02	1.787e+02	0.17	0.86

Náhodné efekty:

Skupiny	Jméno	Rozptyl	SD
Hnízdo	Intercept	0.02	0.14
Reziduum		0.10	0.32

Tabulka 4: Závislost inkubační přítomnosti samice na denní době a okolní teplotě.

4.3 Délka inkubačních sezení

Podle výsledků modelu délky inkubačních sezení (Tabulka 3) neměla okolní teplota významný vliv na délku inkubačního sezení rodičů. Ukázalo se však, že mezi denní dobou a délkou inkubačních sezení vztah existuje. Sezení byly nejkratší kolem poledne, a ve zbylých částech dne, hlavně v ranních hodinách se prodlužovaly.

Medián délky inkubačního sezení mezi 11:00 a 15:00 byl 2 minuty a 8 sekund, zatímco v ranních hodinách od 2:00 do 6:00 byl medián 5 minut a 9 sekund. Inkubační sezení samic trvalo v průměru 4 minuty a 51 sekund, u samců to bylo 5 minut a 18 sekund, což naznačuje, že mezi pohlavími nebyl výrazný rozdíl.

Pevné efekty:

	Odhad	SE	Stupně volnosti	t hodnota	Pr(> t)
Intercept	191296.18	54093.51	1762.50	3.54	<0.01
sin(rad)	-10370.72	3111.96	1765.69	-3.33	<0.01
cos(rad)	-190790.73	54026.03	1762.49	-3.53	<0.01
Teplotní stupnice	-21.72	25.46	1767.79	-0.85	0.39
Samec	94824.41	76286.95	1764.76	1.24	0.21
sin(rad):Samec	-4113.14	4446.05	1766.72	-0.93	0.36
Samec:cos(rad)	-94727.16	76187.40	1764.75	1.24	0.21
Samec:Tep.stupnice	-40.88	32.96	1766.03	-1.24	0.22

Náhodné efekty:

Skupiny	Jméno	Rozptyl	SD
Hnízdo	Intercept	3137	56.01
Reziduum		191003	437.04

Tabulka 3: Délka inkubační doby v závislosti na denní době, okolní teplotě a pohlaví rodiče

4.4 Délka inkubačních přestávek

Pomocí modelu délky inkubačních přestávek (Tabulka 4) jsme nezjistili žádný významný vliv denní doby, okolní teploty na délku inkubačních přestávek. Existuje však značná variabilita délky inkubačních přestávek mezi jednotlivými hnízdy.

Pevné efekty:

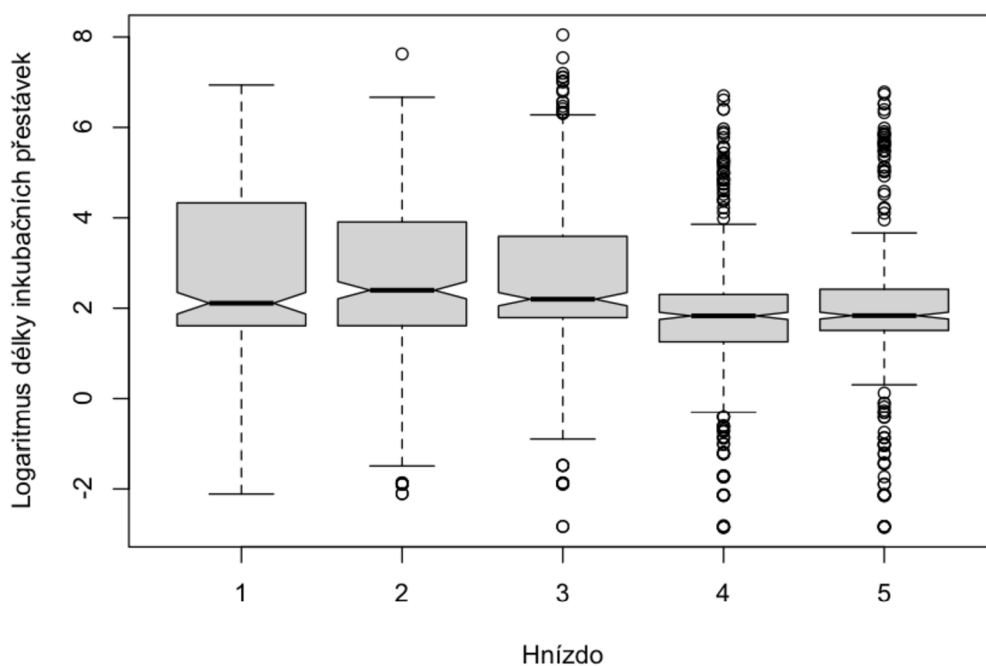
	Odhad	SE	Stupně volnosti	t hodnota	Pr(> t)
Intercept	-1.116e+01	2.269e+02	- 1.437e+03	-0.05	0.10
sin(rad)	5.510e+00	1.306e+01	1.436e+03	0.42	0.67
cos(rad)	1.301e+01	2.266e+02	1.437e+03	0.06	0.10
Teplotní stupnice	-5.807e-03	1.127e-01	1.436e+03	-0.05	0.96
Samec	-1.277e+02	3.172e+02	1.437e+03	-0.40	0.69
sin(rad):Samec	9.006e+00	1.845e+01	1.437e+03	0.49	0.63
Samec:cos(rad)	1.275e+02	3.168e+02	1.437e+03	0.40	0.69
Samec:Tep. stupnice	-1.221e-02	1.421e-01	1.435e+03	-0.07	0.93

Náhodné efekty:

Skupiny	Jméno	Rozptyl	SD
Hnízdo	Intercept	0.18	0.43
Reziduum		2.74	1.65

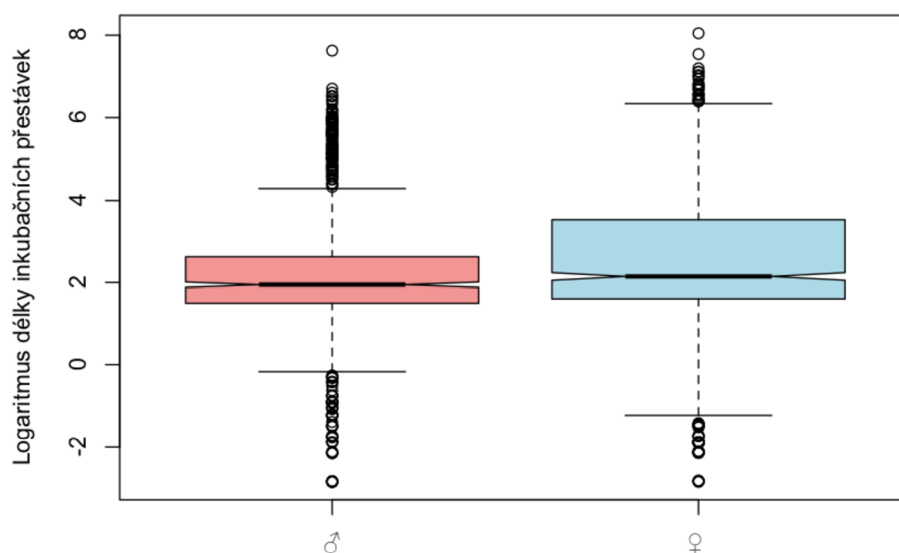
Tabulka 4: Závislost inkubačních přestávek na čase, denní době a pohlaví rodiče.

Nejdelší přestávky měl pár ze 3. hnízda a to konkrétně v průměru 1 minutu 26 sekund a naopak nejkratší přestávky měl pár ze 4. hnízda a to v průměru jen 27 sekund. Na obrázku 10 je zobrazený graf délky inkubačních přestávek na jednotlivých hnízdech.



Obrázek 10: Délka inkubačních přestávek na jednotlivých hnízdech

Obrázek číslo 11 obsahuje graf délky inkubačních přestávek samce a samice. Délka inkubačních přestávek měla u samců tendenci k větší variabilitě, u samic to bylo v průměru 43 sekund a u samců 1 minuta a 2 sekundy.



Obrázek 11: Rozdíl logaritmů délky inkubačních přestávek mezi samicí a samcem

5 Diskuze

Z výsledků mé práce vyplynulo několik zajímavých zjištění. Na většině hnízd převažovala inkubační péče samců, i když predikce byla, že budou inkubovat ve stejném poměru (predikce 1). Rozdělení inkubačních sezení mezi pohlavími však nesouviselo s denní dobou ani s okolní teplotou. Inkubační přítomnost rodičů byla závislá na denní době a naopak, navzdory extrémním hodnotám teplot se nepodařilo prokázat významnou souvislost mezi teplotou a inkubační přítomností (predikce 2). Také délka inkubačních sezení se s denní dobou měnila, zatím co s teplotou nikoliv (predikce 3).

Celková inkubační přítomnost pozorovaných pisil byla 90%, což je porovnatelné s jinými studii inkubace příbuzných bahňáků, například 92% u kulíka falklandského (*Charadrius falklandicus*) 95,5% u tenkozobce amerického (*Recurvirostra americana*), 94,5% u pisily americké (*Himantopus mexicanus*) (Hamilton, 1975; St Clair et al., 2010). Inkubační přítomnost pisily australské (*Cladorhynchus leucocephalus*) popsal Pedler et al., 2016 a v průměru pisily inkubovaly 96,5%, což je vyšší než většina jiných zdokumentovaných hodnot pro biparentálně inkubující bahňáky, včetně této práce. Tato studie je jedinou dostupnou prací zaměřenou na blízké příbuzný druh pisily čáponohé, no její výsledky se značně liší. Rozdíl může být způsoben tím, že taktika chování pisil je ovlivněna různými faktory prostředí, jako je hladina vody, dostupnost potravních zdrojů a počasí. Studie byla provedena v nepříznivém, suchém období, kdy ptáci byli nuceni letět několik kilometrů k nejbližšímu zdroji vody a potravy a tento fakt mohl vést ke změně strategií inkubačního chování. V našem případě ptáci hnízdili přímo na břehu jezer, což vylučuje nutnost přizpůsobovat inkubační rytmy delším odletům z hnízda.

Na 4 z 5 hnízd byla inkubační přítomnost samce vyšší než u samice. Samci se podíleli na 55,5% inkubace a samice na zbylých 45,5%. Vyšší míra zapojení samce do procesu inkubace byla pozorována i u už opomínaného druhu pisila australská, u kterého však maximum péče samce odborníci zaznamenali ve finální části inkubace během líhnutí (Pedler et al., 2016).

Poznatky z výsledků mé bakalářské práce potvrdily, že inkubační přítomnost byla ovlivněna denní dobou. Během noci byla inkubační přítomnost největší, rodiče inkubovali až 96% času. Můžeme předpokládat, že tento fakt byl způsoben vysokým rizikem predace. Pro pisily není hlavní anti-predační strategií krypte (nespoléhají jen na kamufláž), ale agresivní útok, zejména ve dne na ptačí predátory (Sordahl, 1986). I přes to mohou minimalizovat svoji aktivitu a inkubační přestávky během noci kdy je vyšší aktivita savčích predátorů, kteří představují větší hrozbu. Riziko zranění rodiče při obraně snůšky musí být totiž vyváženo odměnou za úspěšnou obranu hnízda (Larsen' et al., 1996). Je také zřejmé, že se snížením okolní teploty během noci je pro udržení optimálního embryonálního vývoje nezbytné zvýšit inkubační přítomnost a udržovat tak vejce v teple (Hepp et al., 2006).

V ranních a večerních hodinách byla inkubační přítomnost nejnižší a to pravděpodobně kvůli změnám teploty prostředí, která se v této době pohybuje kolem optimální inkubační teploty. Mohlo by to znamenat, že rodiče věnovali více času péči o sebe mimo hnízdo (hledání potravy, péče o peří).

Až 95% času strávily pisily inkubací během poledne. V tuto dobu je nevyhnutné, aby rodiče chránili vejce před přehřátím kvůli intenzivnímu slunečnímu záření a vysokým teplotám. Teploty okolí dosahovaly až 45°C, no nejvyšší inkubační přítomnost během dne byla zaznamenána za teplot kolem 30°C, což úplně není v souladu například se studií zaměřené na inkubaci čejek. Vědci popsali, že když teplota vzduchu klesla pod 20 °C nebo stoupla nad 40 °C, došlo k výraznému zvýšení inkubační přítomnosti jak u samců, tak u samic (Ward, 1989).

Předpokládaný trend zvýšení inkubační přítomnosti se zvyšující se teplotou nebyl prokázán pravděpodobně z důvodu, že inkubační přítomnost byla už tak dost vysoká a nebylo tak zapotřebí a možná ani nebylo reálné trávit na hnízdě více času.

Se změnou teploty jsme nepozorovali ani výraznou změnu délky inkubačních sezení. Výzkumníci shromáždili údaje o inkubaci lesňáčka žlutočelého (*Vermivora celata*) a zaznamenali pozitivní korelaci mezi délkou trvání inkubačních sezení i přestávek a teplotou v rozmezí 9-26°C, zatímco mezi teplotou okolí a délkou sezení při teplotách nad 9°C a mezi 26-40°C nebyl zjištěn žádný vztah, což můžeme přirovnat k našim výsledkům. Jakmile se však okolní teplota přiblížila, nebo překročila 40°C, délka inkubačních sezení se snížila, jedná se však o druh s malými rozměry těla, u

kterého dochází k rychlejšímu přehřátí a tak rodiče potřebují častěji opustit hnízdo a schladit se (Conway & Martin, 2000).

Pro příklad ústřičníci západní (*Haematopus bachmani*) vykazovali delší inkubační sezení v noci než ve dne a vyšší teploty byly spojeny s kratšími inkubačními obdobími. Přesto bylo zjištěno, že modely založené na denní době dokázaly lépe vysvětlit rozdíly pozorované v inkubačních sezení ústřičníků než modely založené na teplotě vzduchu (Brimoh-Azaki et al., 2023).

V tomto případě nám také vztah denní doby a délky inkubačních sezení ukázal zajímavý trend. Sezení se kolem poledne zkracovali pravděpodobně kvůli potřebě rodičů odejít z hnízda vystaveného vysokému slunečnímu záření a schladit se. Pro porovnání medián byl mezi 11:00 a 15:00 jen 2 minuty a 8 sekund, zatímco v ranních hodinách od 2:00 do 6:00 to bylo 5 minut a 9 sekund.

Inkubační sezení v našem případě trvaly u samice v průměru 4 minuty a 51 sekund a u samců 5 minut a 18 sekund, rozdíl je tedy minimální a shoduje se s rozdílem u píslu australské (Pedler et al., 2016).

Vztah inkubačních přestávek, okolní teploty a denní doby neukázal výrazný trend (predikce 4) jako například ve studiích chřástala královského nebo sýkory černohlavé, kteří dělali přestávky v horkých částech dne častěji, ale za to byly kratší (Clauser & McRae, 2016; Cooper & Voss, 2013). U bahňáka druhu kulík mořský okolní teplota také ovlivnila inkubační chování, protože se stoupající teplotou se zkrátila délka inkubačních přestávek (Alrashidi et al., 2010). Zaznamenali jsme ale vysokou variabilitu délky inkubačních přestávek mezi jednotlivými hnízdy (rozpětí 27 sekund až 1 minuta a 26 sekund). Variabilita chování ptáků mezi jednotlivými hnízdy naznačuje, že inkubační rytmy bahňáků se mohou lišit v závislosti na podmínkách prostředí a množství energie, kterou potřebují (Pedler et al., 2016).

6 Závěr

Inkubační rytmy jsou ovlivněny extrémními podmínkami prostředí a pro úspěšnost rozmnožování je nevyhnutné nejen fyziologické přizpůsobení vysokým teplotám, ale také behaviorální strategie, které ptáci během inkubace využívají. Podle mých znalostí, studií se zaměřením na inkubační rytmy druhů obývajících pouště existuje jen omezené množství a konkrétně o inkubačním chování druhu *Pipilo erythrophthalmus* nemáme zatím dostatek informací. K hlubšímu pochopení inkubačních rytmů nejen tohoto druhu a jejich vztahu s okolními podmínkami je potřeba provést další komplexní výzkum v různorodém prostředí, s komplexnějším data setem.

7 Přehled použité literatury

- AlRashidi, M., Kosztolányi, A., Küpper, C., Cuthill, I.C., Javed, S. and Székely, T., (2010). The influence of a hot environment on parental cooperation of a ground-nesting shorebird, the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Frontiers in Zoology*, 7(1), pp.1-10.
- AlRashidi, M., & Shobrak, M. (2015). Incubation routine of Saunders's Tern *Sternula saundersi* in a harsh environment. *Avian Biology Research*, 8(2), 113–116.
- Álvarez, E., & Barba, E. (2014). Within and between population variations of incubation rhythm of great tits *Parus major*. *Behaviour*, 151(12–13), 1827–1845.
- Amat, J. A., & Masero, J. A. (2004a). Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. *Animal Behaviour*, 67(2), 293–300.
- Amat, J. A., & Masero, J. A. (2004b). How Kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*, cope with heat stress during incubation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56(1), 26–33.
- Amat, J. A., & Masero, J. A. (2006). The functions of belly-soaking in Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 149(1), 91–97.
- Amat, J. A., & Masero, J. A. (2008). Belly-soaking: A behavioural solution to reduce excess body heat in the Kentish plover *Charadrius alexandrinus*. *Journal of Ethology*, 27(3), 507–510.
- Amininasab, S. M., Birker, M., Kingma, S. A., Hildenbrandt, H., & Komdeur, J. (2017). The effect of male incubation feeding on female nest attendance and reproductive performance in a socially monogamous bird. *Journal of Ornithology*, 158(3), 687–696.
- Ar, A. & Yom-Tov, Yoram. (1978). The Evolution of Parental Care in Birds. *Evolution*. 32. 655. 10.2307/2407731.
- Arnold, K. E., & Owens, I. P. F. (1999). Cooperative breeding in birds: the role of ecology. In *Behavioral Ecology* (Vol. 10, Issue 5). Faaborg and Bednarz.
- Arnold, T. W. (1999). What Limits Clutch Size in Waders? In *Source: Journal of Avian Biology* (Vol. 30, Issue 2).

- Auer, S. K., Bassar, R. D., & Martin, T. E. (2007). Biparental incubation in the chestnut-vented tit-babbler *Parisoma subcaeruleum*: Mates devote equal time, but males keep eggs warmer. *Journal of Avian Biology*, *38*(3), 278–283.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, *67*, 1–48.
- Bednarz, J. C., & Ligon, J. D. (1988). A study of the ecological bases of cooperative breeding in the Harris' hawk. *Ecology*, *69*(4), 1176–1187.
- Birkhead, T.R., Hemmings, N., Spottiswoode, C.N., Mikulica, O., Moskát, C., Bán, M. & Schulze-Hagen, K. (2011). Internal incubation and early hatching in brood parasitic birds. *Proc. R. Soc. B* *278*:1019–1024.
- Blomqvist, D., Kempenaers, B., Lanctot, R. B., & Sandercock, B. K. (2002). Genetic Parentage and Mate Guarding in the Arctic-Breeding Western Sandpiper. In *Notes The Auk* (Vol. 119, Issue 1).
- Braimoh-Azaki, B. D. A., Cunningham, S. J., & Cresswell, W. (2023). Incubation scheduling by African Black Oystercatchers: effects of weather, tide phase, and time of day. *Journal of Ornithology*, *164*(1), 139–149.
- Brown, J. L. (1987). *Helping and Communal Breeding in Birds*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Bruning, D. F. (1974). *Social structure and reproductive behavior in the Argentine gray rhea (*Rhea americana albescens*)* (Doctoral dissertation, University of Colorado).
- Brynychová, K., Šálek, M. E., Vozabulová, E., & Sládeček, M. (2020). Daily Rhythms of Female Self-maintenance Correlate with Predation Risk and Male Nest Attendance in a Biparental Wader. *Journal of Biological Rhythms*, *35*(5), 489–500.
- Bulla, M., Prüter, H., Vitnerová, H., Tijssen, W., Sládeček, M., Alves, J. A., Gilg, O., & Kempenaers, B. (2017a). Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Scientific Reports*, *7*(1).
- Bulla, M., Prüter, H., Vitnerová, H., Tijssen, W., Sládeček, M., Alves, J. A., Gilg, O., & Kempenaers, B. (2017b). Flexible parental care: Uniparental incubation in biparentally incubating shorebirds. *Scientific Reports*, *7*(1).

- 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., ... Kempenaers, B. (2016a). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, *540*(7631), 109–113.
- 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., ... Kempenaers, B. (2016b). Unexpected diversity in socially synchronized rhythms of shorebirds. *Nature*, *540*(7631), 109–113.
- 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*(1), 152–164.
- Clauser, A. J., & McRae, S. B. (2016). Plasticity in incubation behavior and shading by king rails *Rallus elegans* in response to temperature. *Journal of Avian Biology*, *48*(4), 479–488.
- Clutton-Brock T. H. (1992). Clutton-Brock T. H. 1991. The Evolution of Parental Care. Princeton University Press. 352 pp., P/b: \$19.95, H/b \$ 49.50. ISBN: 0-691-02516-9. *Journal of Evolutionary Biology*, *5*(4), 719–721.
- Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000). Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. In *Behavioral Ecology* (Vol. 11, Issue 2).
- Cooper, C. B., & Voss, M. A. (2013). Avian Incubation Patterns Reflect Temporal Changes in Developing Clutches. *PLoS ONE*, *8*(6).
- Cramp, S. & Simmons K. E. L. (1983). Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol III. Waders to Gulls, Oxford University Press, Oxford.
- Cresswell, W., Holt, S., Reid, J. M., Whitfield, D. P., & Mellanby, R. J. (2003). Do energetic demands constrain incubation scheduling in a biparental species? *Behavioral Ecology*, *14*(1), pp.97-102.
- Cuervo, J. J. (2003). Parental roles and mating system in the black-winged stilt. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(6), 947–953.

- Dardenne, S., Ducatez, S., Cote, J., Poncin, P., & Stevens, V. M. (2013). Neophobia and social tolerance are related to breeding group size in a semi-colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(8), 1317–1327.
- Deeming, D. C. (2001). *Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Deeming, D. C. (2002). Behaviour patterns during incubation in Avian incubation: behaviour, environment and evolution (ed. Deeming, C.). 63–87 Oxford University Press.
- Downs, C. T., & Ward, D. (1997). Does shading behavior of incubating shorebirds in hot environments cool the eggs or the adults? In *The Auk* (Vol. 114, Issue 4).
- Du, W. G., & Shine, R. (2015). The behavioural and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. *Biological Reviews*, 90(1), 19–30.
- Edwards S. V., & Naeem S. (1993). The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *The American Naturalist*. 141 :754-789.
- Eens, M., & Pinxten, R. (2000). Sex-role reversal in vertebrates: behavioural and endocrinological accounts. In *Behavioural Processes* (Vol. 51).
- Elhassan, E. E. M., Sládeček, M., Badaam, S., Brynychová, K., Chajma, P., Firlová, V., Janatová, V., Kubelka, V., Pešková, L., Vozabulová, E., Almuheri, A., & Šálek, M. (2021). An artificial lakes system intended for human recreation supports a vital breeding population of Red-wattled Lapwing in the Arabian Desert. *Avian Conservation and Ecology*, 16(2).
- Emlen, S. T., & Demong, N. J. (1975). Adaptive Significance of Synchronized Breeding in a Colonial Bird: A New Hypothesis. In *New Series* (Vol. 188, Issue 4192).
- French, N. A. (2009). The critical importance of incubation temperature. *Avian Biology Research*, 2(1–2), 55–59.
- Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(11), 1325–1330.
- Frith, H. J., & Davies, S. J. J. F. (1961). Ecology of the magpie goose, *Anseranas semipalmata* Latham (Anatidae). *CSIRO Wildlife Research*, 6(2), pp.91-141.

- Gaunt, S. L. L. (1980). Thermoregulation in Doves (Columbidae): A Novel Esophageal Heat Exchanger. In *New Series* (Vol. 210, Issue 4468).
- Gloutney, M. L., Alisauskas, R. T., Afton, A. D., & Slattery, S. M. (2001). Foraging time and dietary intake by breeding ross's and lesser snow geese. *Oecologia*, *127*(1), 78–86.
- Grant, G. S. , (1982). *Avian incubation : egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment*. American Ornithologists' Union.
- Griffith, S. C., Mainwaring, M. C., Sorato, E., & Beckmann, C. (2016). High atmospheric temperatures and 'ambient incubation' drive embryonic development and lead to earlier hatching in a passerine bird. *Royal Society Open Science*, *3*(2).
- Hamilton, R. B. (1975). Comparative Behavior of the American Avocet and the Black-Necked Stilt (*Recurvirostridae*).
- Hannon, S. J., Mumme, R. L., Koenig, W. D., & Pitelka, F. A. (1985). Replacement of breeders and within-group conflict in the cooperatively breeding acorn woodpecker. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *17*(4), 303–312.
- Harris, R. B., Birks, S. M., & Leaché, A. D. (2014). Incubator birds: Biogeographical origins and evolution of underground nesting in megapodes (Galliformes: Megapodiidae). *Journal of Biogeography*, *41*(11), 2045–2056.
- Hatchwell, B. J., & Komdeur, J. (2000). Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. In *Animal Behaviour* (Vol. 59, Issue 6, pp. 1079–1086). Academic Press.
- Hepp, G. R., Kenamer, R. A., & Johnson, M. H. (2006). Maternal Effects in Wood Ducks: Incubation Temperature Influences Incubation Period and Neonate Phenotype. *Ecology*, *20*(2), 307–314.
- Chaurand, T., & Weimerskirch, H. (1994). Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the blue petrel *Halobaena caerulea*. *Ibis*, *136*(3), pp.285-290.
- Irene Tieleman, B., & Williams, J. B. (1999). The role of hyperthermia in the water economy of desert birds. *Physiological and Biochemical Zoology*, *72*(1), 87–100.

- Jónsson, J. E., Afton, A. D., & Alisauskas, R. T. (2007). Does body size influence nest attendance? A comparison of Ross's geese (*Chen rossii*) and the larger, sympatric lesser snow geese (*C. caerulescens caerulescens*). *Journal of Ornithology*, *148*(4), 549–555.
- Kluijver, H. N. (2002). Daily Routines of the Great Tit, *Parus m. major* L. . *Ardea*, *38–90*, 99–135.
- Kronfeld-Schor, N., Bloch, G., & Schwartz, W. J. (2013). Animal clocks: When science meets nature. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*(1765).
- Larsen', T., Sordahl' And, T. A., & Byrkjedal', I. (1996). Factors related to aggressive nest protection behaviour: a comparative study of Holarctic waders. In *Biological Journal of the Linnean Society* (Vol. 58).
- Li, T., Zhao, B., Zhou, Y. K., Hu, R., & Du, W. G. (2014). Thermoregulatory behavior is widespread in the embryos of reptiles and birds. *American Naturalist*, *183*(3), 445–451.
- Liker, A., Freckleton, R. P., & Székely, T. (2013). The evolution of sex roles in birds is related to adult sex ratio. *Nature Communications*, *4*.
- Maclean, G. L. (1975). Belly-soaking in the Charadriiformes. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* *72*:74-82.
- Maclean, G. L. (2013). *Ecophysiology of desert birds*. Springer Science & Business Media. Berlin.
- Marder, J., & Gavrieli-Levin, I. (1986). Body and Egg Temperature Regulation in Incubating Pigeons Exposed to Heat Stress: The Role of Skin Evaporation. In *Zoology* (Vol. 59, Issue 5).
- Margalida, A., & Bertran, J. (2000). Breeding behaviour of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus*: Minimal sexual differences in parental activities. *Ibis*, *142*(2), 225–234.
- Melgar, J., Schou, M. F., Bonato, M., Brand, Z., Engelbrecht, A., Cloete, S. W., & Cornwallis, C. K. (2022). *Experimental evidence that group size generates divergent benefits of cooperative breeding for male and female ostriches*. *11*, 77170. h

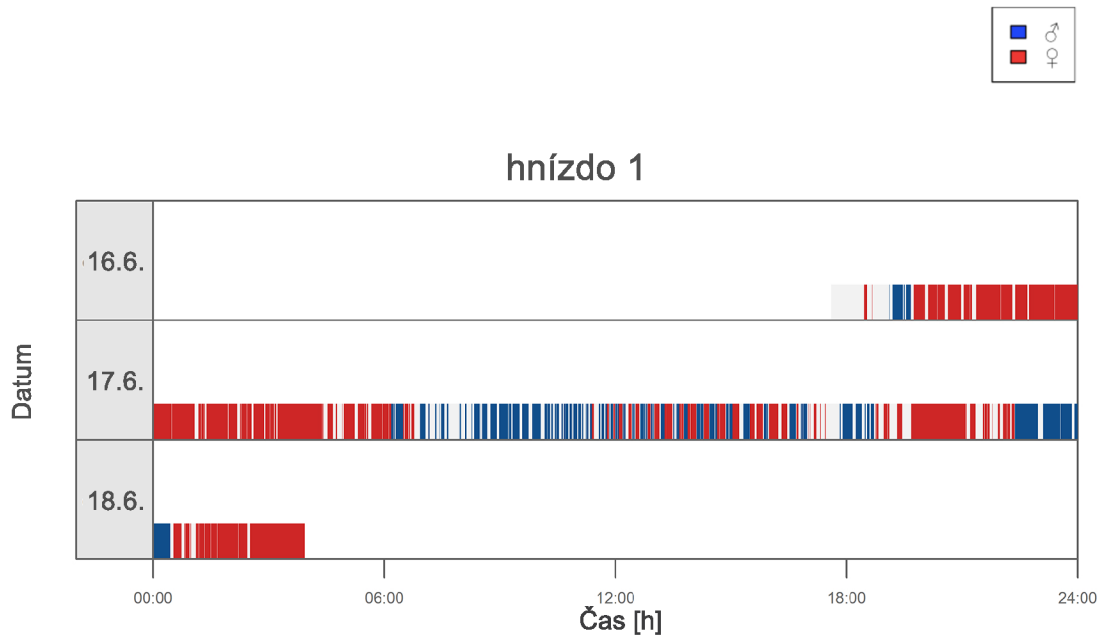
- Menon, G.K., Baptista, L.F., Brown, B.E. & Elias, P.M., (1989). Avian epidermal differentiation II. Adaptive response of permeability barrier to water deprivation and replenishment. *Tissue and Cell*, 21(1), pp.83-92.
- Parra, J. E., Beltrán, M., Zefania, S., dos Remedios, N., & Székely, T. (2014). Experimental assessment of mating opportunities in three shorebird species. *Animal Behaviour*, 90, 83–90.
- Parveen, S., Qadiri, A. H., Ursani, T. J., & Qadiri, A. (2018). Morphology and taxonomic study of black-winged stilt from district Larkana. ~ 1 ~ *International Journal of Fauna and Biological Studies*, 5(5), 1–02.
- Pedler, R. D., Weston, M. A., & Bennett, A. T. D. (2016). Long incubation bouts and biparental incubation in the nomadic Banded Stilt. *Emu*, 116(1), 75–80.
- Pessato, A., McKechnie, A. E., Buchanan, K. L., & Mariette, M. M. (2020). Vocal panting: a novel thermoregulatory mechanism for enhancing heat tolerance in a desert-adapted bird. *Scientific Reports*, 10(1).
- Siegfried, WR & Frost, P.G.H. (1974). Egg temperature and incubation behaviour of the ostrich. *Madoqua*, 1974(8), pp.63-66.
- Pierce, E. P., & Lifjeld, J. T. (1998). Oring et at. 1994, Lank et at. In *The Auk* (Vol. 115, Issue 3).
- Piersma, T., Lindström, Å., Drent, R. H., Tulp, I., Jukema, J., Morrison, R. I. G., Reneerkens, J., Schekkerman, H., & Visser, G. H. (2003). High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: A circumpolar study. *Functional Ecology*, 17(3), 356–362.
- Pigniczki, C., Nagy, T., Oláh, J., Nagy, G. G., Karcza, Z., & Schmidt, A. (2019). Breeding, dispersal, migration and conservation of the black-winged stilt (*Himantopus himantopus*) in Hungary. *Ornis Hungarica*, 27(2), 1–19.
- Rahn, H. and Ar, A. (1974). The avian egg: incubation time and water loss. *The Condor*, 76(2), pp.147-152.
- Remeš, V., Freckleton, R.P., Tökölyi, J., Liker, A. & Székely, T. (2015). The evolution of parental cooperation in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(44), pp.13603-13608.

- Reneerkens, J., Grond, K., Schekkerman, H., Tulp, I., & Piersma, T. (2011). Do uniparental sanderlings *Calidris alba* increase egg heat input to compensate for low nest attentiveness? *PLoS ONE*, *6*(2).
- Reneerkens, J., van Veelen, P., van der Velde, M., Luttikhuisen, P., & Piersma, T. (2014). Within-population variation in mating system and parental care patterns in the Sanderling (*Calidris alba*) in northeast Greenland. *Auk*, *131*(2), 235–247.
- Robert Heinsohn, Sarah Legge, & John A. Endler. (2005). Extreme Reversed Sexual Dichromatism in a Bird Without Sex Role Reversal. *Science*, *309*(5734), 613–617.
- Rodrigues, J., & Tavares, A. (2014). First breeding records of black-winged stilt *Himantopus himantopus* (Linnaeus, 1758) in the island of Maio. In *Zoologia Caboverdiana* (Vol. 5, Issue 1).
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, Mathias. (2012). *The evolution of parental care*. Oxford University Press.
- Schwagmeyer, P. L., Bartlett, T. L., & Schwabl, H. G. (2008). Dynamics of house sparrow biparental care: What contexts trigger partial compensation? *Ethology*, *114*(5), 459–468.
- Sharpe, L. L., Bayter, C., & Gardner, J. L. (2021). Too hot to handle? Behavioural plasticity during incubation in a small, Australian passerine. *Journal of Thermal Biology*, *98*.
- Siripong, W., Poeaim, S., Eiamampai, K., & Atittayawan, D. (2015). Gender Identification of *Himantopus* *Himantopus* Using PCRBased Method. *International Journal of Agricultural Technology*, *60000*(2), 307–314.
- Skutch, A.F. (1955). The incubation patterns of birds. *Ibis*, *99*(1), pp.69-93.
- Sordahl, T. A. (1986). Evolutionary aspects of avian distraction display: variation in American Avocet and Black-necked Stilt antipredator behavior (pp. 87-107). *SUNY Press*: Albany, NY, USA.
- St Clair, J. J. H., Herrmann, P., Woods, R. W., & Székely, T. (2010). Female-biased incubation and strong diel sex-roles in the Two-banded Plover *Charadrius falklandicus*. *Journal of Ornithology*, *151*(4), 811–816.

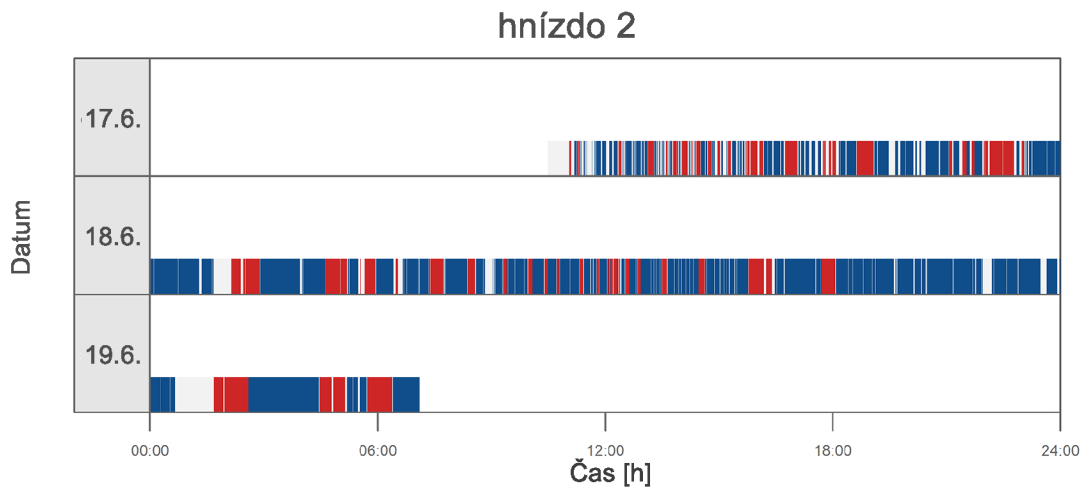
- Tieleman, B. I., van Noordwijk, H. J., & Williams, J. B. (2008). Nest site selection in a hot desert: Trade-off between microclimate and predation risk? *Condor*, *110*(1), 116–124.
- Toral, G. M., & Figuerola, J. (2012). Nest success of Black-winged Stilt *Himantopus himantopus* and Kentish Plover *Charadrius alexandrinus* in rice fields, southwest Spain. *Ardea*, *100*(1), 29–36.
- Trivers, R. (1972). Parental Investment and Sexual Selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971* (pp. 136-179).
- 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*(3), 207–218.
- Tulp, I., Schekkerman, H., Bruinzeel, L.W., Jukema, J., Visser, G.H. & Piersma, T. (2009). Energetic demands during incubation and chick rearing in a uniparental and a biparental shorebird breeding in the high arctic. *The Auk*, *126*(1), pp.155-164.
- van Rhijn, J.G. (1977). The patterning of preening and other comfort behaviour in a herring gull. *Behaviour*, *63*(1-2), pp.71-109.
- Vehrencamp, S. L. (1978). The Adaptive Significance of Communal Nesting in Groove-Billed Anis (*Crotophaga sulcirostris*). In *Sociobiology* (Vol. 4, Issue 1).
- Vincze, O., Kosztolányi, A., Barta, Z., Küpper, C., Alrashidi, M., Amat, J. A., Argüelles Ticó, A., Burns, F., Cavitt, J., Conway, W. C., Cruz-López, M., Desucre-Medrano, A. E., dos Remedios, N., Figuerola, J., Galindo-Espinosa, D., García-Peña, G. E., Gómez Del Angel, S., Gratto-Trevor, C., Jönsson, P., ... Székely, T. (2017). Parental cooperation in a changing climate: fluctuating environments predict shifts in care division. *Global Ecology and Biogeography*, *26*(3), 347–358.
- Walsberg, G. E., & Voss-Roberts, K. A. (1983). Incubation in Desert-nesting Doves: Mechanisms for Egg Cooling Mechanisms of egg cooling. In *Zoology* (Vol. 56, Issue 1).
- Ward, D. (1990). Incubation temperatures and behavior of crowned, black-winged, and lesser black-winged plovers. *The Auk*, *107*(1), pp.10-17.
- Webb, D. R. (1987). *Thermal Tolerance of Avian Embryos: A Review* (Vol. 89, Issue 4).

- Weimerskirch, H. (1995). Regulation of Foraging Trips and Incubation Routine in Male and Female Wandering Albatrosses. In *Source: Oecologia* (Vol. 102, Issue 1).
- Wiebe, K. L., & Martin, K. (1998). Costs and benefits of nest cover for ptarmigan: changes within and between years. In *Animal Behaviour* (Vol. 56).
- Williams, J.B. (1996). A phylogenetic perspective of evaporative water loss in birds. *The Auk*, 113(2), pp.457-472.
- Williams, J. B., & Tieleman, B. I. (2005). *Physiological Adaptation in Desert Birds* (Vol. 55, Issue 5).
- Withers, P. C., & Williams, J. B. (1990). Metabolic and Respiratory Physiology of an Arid-Adapted Australian Bird. *the Spinifex Pigeon* (Vol. 92, Issue 4).
- Wright, J. (1997). Helping-at-the-nest in Arabian babblers: signalling social status or sensible investment in chicks? In *Anim. Behav* (Vol. 54).

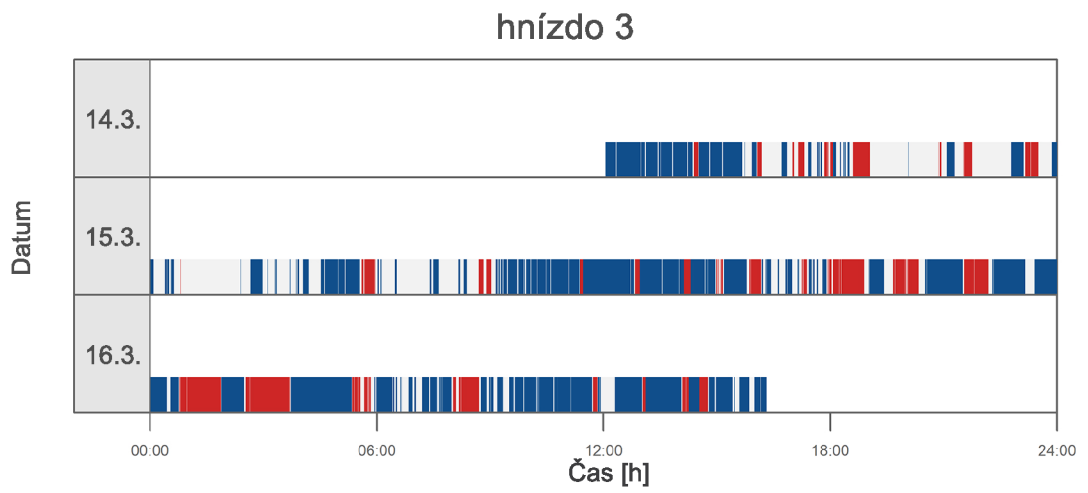
8 Přílohy



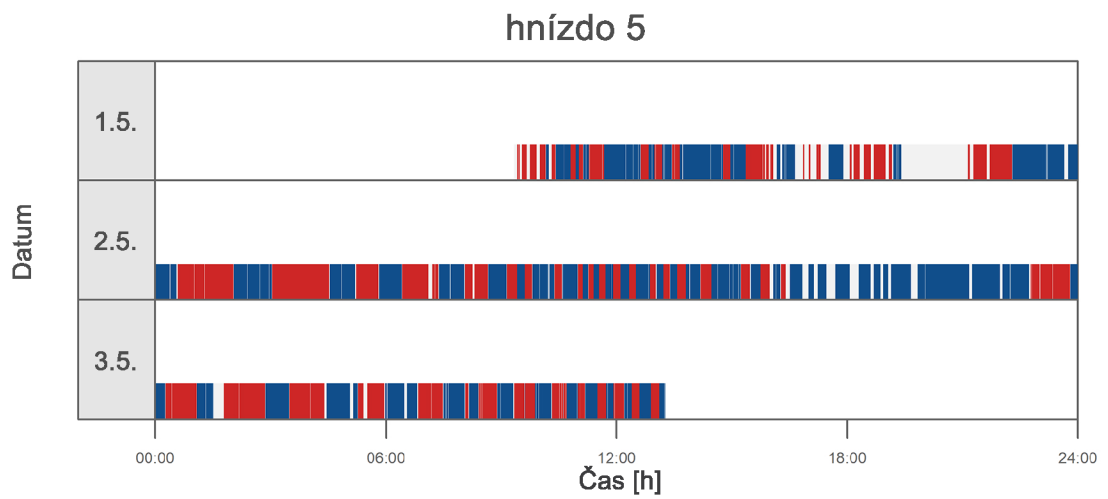
Obrázek 12: Aktogram inkubačních sezení a přestávek rodičů na hnízdě číslo 1



Obrázek 13: Aktogram inkubačních sezení a přestávek rodičů na hnízdě číslo 2



Obrázek 14: Aktogram inkubačních sezení a přestávek rodičů na hnízdě číslo 3



Obrázek 15: Aktogram inkubačních sezení a přestávek rodičů na hnízdě číslo 5