

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



Stínění hnízda v rámci inkubačního chování u čejky černoprsé (*Vanellus indicus*)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

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

Bakalant: Markéta Pištěková

2023

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Markéta Pištěková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Stínění hnízda v rámci inkubačního chování u čejky černoprsé (*Vanellus indicus*)

Název anglicky

Shading of the nest during incubation in the red-wattled lapwing (*Vanellus indicus*)

Cíle práce

Cílem teoretické části práce bude důkladné shrnutí současných znalostí o stínění hnízda, coby inkubačním chováním u ptáků. Důraz bude kladen zejména na vliv stínění na inkubační teplotu vajec a termoregulaci inkubujících rodičů v extrémně horkých oblastech. V rámci praktické části se student zaměří na analýzu videomateriálu pořízeného při inkubaci čejek černoprsých (*Vanellus indicus*).

Metodika

Bude provedena důkladná literární rešerše, zejména s využitím volně dostupné databáze Google Scholar.

V rámci praktické části budou zpracovány videonahrávky získané natáčením inkubujících čejek černoprsých. Vyhodnocení nahrávek proběhne v programu BORIS, a to na základě předem vypracovaného protokolu. Data o stínění budou vyhodnocena zejména vzhledem k pohlaví rodiče, okolní teplotě, denní době a umístění hnízda. Statistické zpracování dat proběhne v programu R.

Doporučený rozsah práce

25 stran

Klíčová slova

Stínění, termoregulace, inkubace, čejka černoprsá, bahňáci, rodičovská péče

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.
- DEEMING, D C. *Avian incubation : behaviour, environment, and evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002. ISBN 0-19-850810-7.
- DEEMING, D C. – REYNOLDS, S J. *Nests, eggs, and incubation : new ideas about avian reproduction*. New York, NY: Oxford University Press, 2015. ISBN 978-0-19-871866-6.

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Martin Sládeček, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 24. 2. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 25. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 29. 03. 2023

Prohlášení

„Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: Stínění hnízda v rámci inkubačního chování u čejky černoprse (*Vanellus indicus*)

vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, 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 vědoma, 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 29. března 2023

.....

Markéta Pištěková

Poděkování

Nejdříve bych chtěla poděkovat svému vedoucímu práce Mgr. Martinu Sládečkovi, Ph.D. za odborné vedení, rady, trpělivost a čas, který mi vždy velmi ochotně věnoval. Dále děkuji také Ing. Kateřině Brynychové za poskytnutí přístupu k videozáznamům a za cenné rady při jejich zpracování.

Abstrakt

Inkubace je známá jako energeticky náročná činnost v období rozmnožování u ptáků. Během inkubace potřebují ptačí embrya stabilní tepelné prostředí z důvodu optimálního vývoje, aby se zvýšila jejich šance na přežití. Ptačí druhy inkubující v horkém klimatu čelí termoregulačním problémům jako je především teplota prostředí, která obvykle překračuje jejich tělesnou teplotu. Inkubující ptáci hnízdící na otevřeném stanovišti v horkém klimatu se nachází pod velkým tepelným stresem. Někteří ptáci si vyvinuli adaptační chování, díky kterému mohou svá vejce chránit před hypertermií. Inkubačním chováním jako je stínění mohou v těchto extrémních podmínkách snížit riziko přehřátí sebe samých a zároveň jejich snůšky. Okolní teplota ovlivňuje jak energetický výdej rodiče během inkubace, tak embryonální růst vejce. Tato bakalářská práce na základě dostupné literatury shrnuje poznatky o inkubaci a stínění v extrémně horkých oblastech. Praktická část byla zaměřena na zpracování videozáznamů inkubující čejky černoprsé (*Vanellus indicus*) v přírodní rezervaci Al Marmoom Desert Conservation Reserve ve Spojených arabských emirátech. U čejky černoprsé bylo zaznamenáno termoregulační chování stínění v horkém prostředí na exponovaném hnízdě. Byl zkoumán vliv okolních teplot a denní doby na proporci a délku stínění během inkubace.

Klíčová slova: stínění, termoregulace, inkubace, čejka černoprsá, bahňáci, rodičovská péče

Abstract

Incubation is known as a energy demanding activity during the breeding season in birds life. During the incubation, bird embryos need a stable thermal environment for optimal development to increase their chances of survival. Avian species incubating in hot climates face thermoregulatory problems such as environmental temperature, which usually exceeds their body temperature. Incubating birds nesting in the open habitat in a hot climate is under great heat stress. Some birds have developed adaptive behaviors that allow them to protect their eggs from hyperthermia. By incubating behavior such as shading, they can reduce the risk of overheating themselves and their clutches in these extreme conditions. The ambient temperature affects both the energy expenditure of the parent during incubation and the embryonic growth of the egg. Based on the available literature, this bachelor's thesis summarizes knowledge about incubation and shading in extremely hot areas. The practical part was focused on the processing of video recordings of incubating Red-wattled Lapwing (*Vanellus indicus*) in the Al Marmoom Desert Conservation Reserve in the United Arab Emirates. The thermoregulatory shading behavior of Red-wattled Lapwing was recorded on the exposed nest in hot environment. The effects of ambient temperatures and time of day was investigated on the proportion and length of shading during incubation.

Key words: shading, thermoregulation, incubation, Red-wattled Lapwing, shorebirds, parental care

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíle práce	1
3 Literární rešerše.....	2
3.1 Inkubační teplota	2
3.2 Otáčení.....	3
3.3 Inkubační rytmy	4
3.4 Inkubace v horkých oblastech	5
3.4.1 Belly-soaking	6
3.4.2 Stínění	7
3.5 Čejka černoprsá	8
4 Metodika	8
5 Výsledky	9
5.1 Stínění ve vztahu s denní dobou.....	10
5.2 Stínění ve vztahu s venkovní teplotou.....	11
6 Diskuse.....	12
7 Závěr	13
8 Použitá literatura	13

1 Úvod

Inkubace je energeticky náročný proces, který je důležitý a klíčový v rozmnožovacím období v životě ptáků, kde formuje fitness a přežití mláďat a rodičů (Bernsten et Bech, 2016). V inkubaci hraje teplo nezbytnou roli pro embryonální vývoj při zahřívání snesených vajíček (Beer, 1964). Podle novějších definicí není důležitým faktorem jenom přenos tepla pro vývoj embryí, ale patří sem také jiné faktory jako je vlhkost prostředí, otáčení vajíček a další podstatné faktory sloužící k regulaci teploty (Drent, 1975). Optimální inkubační prostředí zvyšuje reprodukční úspěšnost u ptáků (DuRant et al. 2013a). Inkubaci může ovlivnit velikost vajec, velikost těla, podmínky prostředí a fylogeneze (Conway et Martin, 2000). Rodiče musí regulovat prostředí, ve kterém se jejich potomci vyvíjí vzhledem k vnějším výkyvům prostředí. To vyžaduje, aby rodiče značnou část času trávili sezením na hnízdě, což je omezuje v dalších činnostech jako je např. hledání potravy nebo pečování o sebe sama (Reid et al. 2002). Dalo by se říct, že inkubace je tzv. trade-off mezi energetickými potřebami rodičů a tepelnou potřebou embrya (Brown et Downs, 2003). Zejména přizpůsobením inkubačních rytmů u dospělých se mohou zmírnit nepříznivé vlivy vysokých teplot na snůšku.

2 Cíle práce

Cílem bakalářské práce bylo vypracovat literární rešerši, která bude obsahovat shrnutí nynějších údajích o stínění hnízda v rámci inkubačního chování u ptáků. Shrnula jsem také poznatky o inkubaci v tepelně horkých prostředí. Poslední část této bakalářské práce bude zaměřena na praktickou část, kde jsem zanalyzovala videozáznamy zobrazující inkubující čejku černoprsou pořízené ve Spojených arabských emirátech v letech 2020 a 2021. Následně jsem data statisticky vyhodnotila. Hlavním cílem bylo zjistit, zda je délka a proporce stínění hnízda ovlivněna okolní teplotou a denní dobou.

3 Literární rešerše

3.1 Inkubační teplota

Teplota je jeden z fyziologických faktorů, který má vliv na úspěšnost inkubace. Je nezbytná pro nastartování vývoje embrya, jelikož vajíčka musí být udržována ve stabilních teplotách, aby se embrya správně vyvíjela (Tullet, 1995). Vývoj embrya začíná při teplotě 27°C. Pro správný vývoj embryí je optimální teplota u většiny ptáků kolem 36-40,5°C (Conway et Martin, 2000). Nelze zde nezmínit také pojem fyziologická nula. Fyziologickou nulou se rozumí teplotní rozmezí 24-26°C, ve kterém se ptačí embryo už nadále nevyvíjí (Stoleson et Beissinger, 1999). U embryí, u kterých ještě nebyla započata inkubace, jsou odolnější při dlouhodobě nižších teplotách (0-8°C), než u embryí s již započatou inkubací (Batt et Cornwell, 1972). Bylo zjištěno, že inkubační teplota ovlivňuje termoregulační schopnost mláďat, hladinu hormonů a rychlost růstu po vylíhnutí (Wilson, 1991). Pokud by byla inkubační teplota příliš nízká nebo příliš vysoká, líhivost a kvalita mláďat se snižuje a doba vylíhnutí se může prodloužit (Romanoff, 1960; Wilson, 1991). Nepatrná změna teploty (1°C) v průměrné inkubační teplotě může ovlivnit embryonální vývoj a může mít také vliv na rysy mláďat jako jsou například stavba těla, růst, tělesná kondice, imunitní funkce, termoregulace, stres a přežití (DuRant et al. 2013b). Z toho vyplývá, že inkubační teplota je důležitá z hlediska utváření ptačí reprodukční ekologie (DuRant et al. 2013b). Při dlouhodobém vystavení vajec teplotám nad 40,5°C dochází k zvýšení tepové frekvence, malformacím v embryích, a to může způsobit jejich smrt (Lundy, 1969). Například u drůbeže (*Gallus domesticus*) nepřežijí vajíčka nepřetržitě vystavení při teplotě 40°C (Lundy, 1969). Dokonce u racka mexického (*Larus heermanni*) embrya zahřátá na 43°C po dobu jedné hodiny uhynula z důvodu srdečního a respiračního selhání (Bennet et Dawson, 1979). Inkubační teploty nad optimální hodnotou mohou také způsobovat nadměrnou ztrátu vody z vajec (vyšší než 14 %), která vede k úmrtnosti embryí zapříčiněnou dehydratací (Romanoff, 1960). Snížení inkubační teploty vede k zpomalení či zastavení vývoje embrya (Webb, 1987). Teploty pod optimální hodnotou snižují líhivost v důsledku snížené ztráty vody (menší než 12 %), což způsobuje nadměrnou hydrataci embrya a zhoršení výměny plynů přes skořápku (Romanoff, 1960). Nicméně konkrétní hodnoty teplot, ve kterých ptáci hnízdí, mohou být

ovlivněny klimatem, ve kterém se nachází. U tučňáků se inkubační teplota pohybuje kolem 30-32°C (Beaulieu et al. 2010), kdežto inkubační teplota u druhů hnízdících v horkém klimatu se pohybuje kolem 39-40°C (Taylor et al. 2018). Jeden z extrémních případů lze jmenovat křepela virginského (*Colinus virginianus*), u kterého embrya mohou přežít při teplotách vyšších než 50°C po dobu jedné hodiny (Reyna et Burggren, 2012).

3.2 Otáčení

Nelze přehlédnout, že otáčení vajec je také důležité u inkubace ovlivňující vývoj embrya. Otáčení a změna polohy vejce napomáhá k rovnoměrnému rozprostření inkubační teploty. Otáčením se teplo lépe přenese do obou konců vejce. Nedostatek otáčení, zejména v první třetině inkubační doby, kdy jsou vejce na teplotu nejvíce citlivá, ovlivňuje celou řadu aspektů embryonálního vývoje, včetně membránového růstu, transportu tekutiny, embryonálního růstu a schopnosti vylíhnutí mláďat (Deeming et Ferguson, 1991). Absence otáčení vajec může mít za následek nižší srdeční tep a nižší spotřebu kyslíku embryí. Může mít také negativní vliv na hmotnost zárodku a prodloužit dobu inkubace (Tullett et Deeming, 1987).

Mezi důležité aspekty otáčení vajec patří velikost úhlu, o který je vejce otočeno a jeho frekvence otáčení (Elibol et Brake, 2006). Funk and Forward (1960) otáčeli vejce pod úhly 30, 45, 60 a 75° a zaznamenali, že se zvětšujícím se úhlem se zvyšovala i líhivost vajec. Stejně je to tak i s frekvencí otáčení. Vejce otáčená 24x za den představovaly lepší přežívání embryí ve srovnání s menší frekvencí otáčení (Kaltofen, 1956). Nicméně tyto aspekty se u každému druhu ptáků liší. Jako příklad mohou uvést racka západního (*Larus occidentalis*), který otáčí vejce na začátku a na konci inkubace a nejvíce v průběhu dne (Clatterbuck et al. 2017). Na druhou stranu se zde vyskytují druhy, kteří svá vejce vůbec neotáčí. Jsou jimi například tabonovití, kivi a rorýs palmový (Deeming 2009). Je to především z důvodu jejich způsobu hnízdění a tvaru hnízda, kde by vejce otáčením mohli ohrozit nebo zkrátka není otáčení nutné kvůli izolační schopnosti hnízda, kde jsou vejce umístěna (Veselovský, 2001).

Některé samice kvůli své velikosti těla v poměru s velikostí vejci nejsou schopny svým tělem zcela zakrýt hnízdo (Caldwell et Cornwell, 1975). Je tomu tak například u pěvců s větším počtem vajec ve snůšce. Otáčením vajec mohou napomoci k lepší

optimalizaci inkubační teploty (Boulton et Cassey, 2012).

3.3 Inkubační rytmy

Inkubačním rytmem se rozumí načasování inkubačních přestávek a průběh inkubace v rámci délky a organizace časových úseků strávených na hnízdě (Conway et Martin, 2000). Zejména druhy hnízdící na zemi kvůli vysokým extrémním teplotám často upravují své inkubační rytmy k dosažení nejzdařilejšího vývoje embrya (Mougeot et al. 2014). Skutch (1957) rozdělil ptáky na dvě skupiny podle toho, jestli se inkubace účastní jen jeden z partnerů nebo oba rodiče. Biparentální inkubace se vyskytuje přibližně u 50 % ptačích čeledí, z nichž 80 % jsou nepěvci (Diez-Méndez, 2021). Energetická a časová náročnost péče o hnízdo se snižuje, když bude rozdělena mezi oba partnery. Tento způsob rodičovské péče je výhodný zejména v prostředí s nedostatkem potravních zdrojů, s vysokou přítomností predátorů nebo v prostředí s extrémními klimatickými podmínkami (Deeming, 2002a). Při střídání na hnízdě se snaží biparentální druhy koordinovat, aby hnízdo nezůstávalo dlouho dobu bez dozoru (Sládeček et al. 2019). V tomto případě zůstávají samice o něco déle na hnízdě po delších přestávkách (Lislevand, 2001). Podle výzkumu Grønstøl (1996) samice čejky chocholaté (*Vanellus vanellus*) dávaly přednost monogamním samecům před polygynnými kvůli většímu podílu pomoci při inkubaci. Menší inkubační úsilí bylo zjištěno u druhů s uniparentální inkubací. Vyskytuje se zde tendence snižujícího inkubačního úsilí se zmenšující se tělesnou hmotností. Příčinou toho může být nedostatečné nashromáždění energetických rezerv. Shánění potravy je obvykle omezeno potřebami snůšky (Aldrich et Raveling, 1983). Nicméně rozdíl mezi inkubačním úsilím u biparentální a uniparentální péče nebyl nijak velký, podle studie Williams (1996) přibližně rovný jednomu procentu. Podle všeho je pravděpodobné, že inkubační potřeby embryí jsou na odlišné inkubační rytmy adaptovány (Williams 1996).

V rámci inkubace a inkubačních rytmů hrají určitou roli také akustické projevy mezi ptáky, které jsou nezbytné pro jejich vzájemnou komunikaci. Například otevřená stanoviště umožňují neustálou komunikaci, kde se objevuje vysoká míra predace vajec a dokonce i mláďat (Šálek et Šmilauer, 2002). U čejky chocholaté bylo pozorováno, že svou vokalizací si partneři mohou dát vědět, kdy je čas se vyměnit na hnízdě (Sládeček et al. 2019b). Tímto způsobem se lépe dosáhne souhry rodičů na

inkubaci a lépe si svou výměnu na hníždě dokážou synchronizovat (Ball et Silver, 1983). Probíhá to tak, že např. samička se krátce před odletem z hnízda ozve svému partnerovi a po odletu z hnízda je její hlasový projev mnohem zřetelnější. (Sládeček et al. 2019b). Tím se zvyšuje pravděpodobnost výměny s partnerem. V noci je u samce inkubace nízká a u partnerky dochází k útlumu jakéhokoli projevu, jelikož v noci je daleko vyšší riziko predace (Lislevand, 2004). Pokud by zde bylo riziko predace, samička má na výběr, zda přivolá svého partnera na pomoc nebo celou noc bude v klidu a tichosti sedět na hníždě. Samičky radši upřednostňují druhou možnost (Sládeček et al. 2019a). Průběh inkubace zásadně neovlivňuje jen inkubující jedinec, okolní faktory (klíma, predace, zdroje potravy), ale také vzhled a vlastnosti hnízda (poloha, velikost, izolační schopnosti) (Deeming, 2002a). Druhy hnízdící na otevřených stanovištích (většinou hnízdící na zemi), většinou nepoužívají stavební materiál ke stavbě svého hnízda. Spoléhají se především na kryptické zbarvení vajec a mláďat (Deeming, 2002a).

3.4 Inkubace v horkých oblastech

Druhy hnízdící v prostředí, které se vyznačuje vysokými horkými teplotami čelí problému, jak si udržet konstantní tělesnou teplotu, aby nedošlo k přehřátí organismu a zároveň přehřátí snůšky (Grant, 1982). Vejce v subtropických či tropických oblastech jsou často vystavena teplotám nacházející se nad úrovní fyziologické nuly a dokonce nad úrovní optimální inkubační teploty (Deeming et Reynolds, 2015). Tepelný stres je nejvíce kritickým faktorem během inkubace. Nicméně významnou součástí ptáků hnízdících v horkém prostředí je používání behaviorálních a fyziologických mechanismů k tomu, aby zabránily přehřátí svých vajec a vlastně i sebe samých (Schmidt-Nielsen, 1965). Mezi fyziologické mechanismy patří orientace na hníždě vzhledem ke slunci a větru, panting, ztráta vody výparem nebo hypertermie (Grant, 1982). Ptáci postrádají potní žlázy, takže se mohou ochlazovat mechanismem zvaným panting, během kterého se pták s těžkým oddechováním ochlazuje výparem ústní dutiny (Grant, 1982). Aby se ptáci vyhnuli přehřátí, odvádí teplo z těla pomocí vypařování vody z pokožky, což je následně ochladí (Lasiewski et Bartholomew, 1966). Nicméně tento způsob ochlazování je spojen s vysokými metabolickými náklady jako je ztráta vody a energie (O'Connor et al. 2017). Důležitá je dostupnost potravy za účelem pokrytí energetických výdajů a především

dostupnost vody, která se vytrácí vypařováním během dýchání (Nilsson et al. 2016). Avšak v suchých a horkých oblastech může být nedostatek vody problémem. V tom případě mohou někteří ptáci snížit ztrátu vody pomocí hypertermie. Pomocí tohoto mechanismu mohou zvýšit svou tělesnou teplotu nad normální hodnotu (41-42°C) až o 5°C (Nilsson et al. 2016). Holub skalní (*Columba livia*) zvyšuje svou tělesnou teplotu o 1-2°C nad normální hodnotu (Addams et al. 1999). Délka hypertermie se u různých druhů vzhledem k velikosti těla. Nicméně se uvádí, že ptáci mohou setrvat v tomto stavu od jedné až do pěti hodin (Tieleman et Williams, 1999). Některé druhy si vyvinuly i behaviorální strategii, jak předcházet přehřívání vajec v horkém prostředí. Inkubačním chováním jako je otáčení vajec, belly-soaking, a stínění mohou značně ovlivnit, respektive snížit teplotu vajec, aby nedocházelo k přehřátí a možnému uhynutí embryí (Grant 1982).

Jen samotné změny chování rodičů nemohou ovlivnit nepříznivé okolní teploty, přestože je chování rodičů primární pro regulaci teploty hnízda. Je třeba zmínit, že zde existuje také přenos tepla mezi jedincem a zemí, který značně ovlivňuje tělesnou teplotu rodiče a snůšky. Důležitým faktorem je vhodný výběr místa pro stavbu hnízda, ve kterém bude jedinec s vejci vzhledem k teplotním podmínkám vystaven. Zejména ptáci hnízdící na zemi v horkém prostředí vystavují svou snůšku přímému slunečnímu záření. Proto zde stavba hnízda hraje také důležitou roli v úspěšném pokusu o reprodukci. Hnízdo, vejce a mláďata ležící na zemi jsou velmi citlivá na hypertermii (With et Webb, 1993).

3.4.1 Belly-soaking

Jednou z adaptací v prostředí s extrémně vysokými teplotami nejen u našeho modelového druhu čejky černoprsé je belly-soaking. Belly-soaking funguje jako přenos vody na vejce skrz peří na břišních partiích. Funkcí je především chlazení vajíček v době inkubace, chlazení mláďat, přísun vody mláďatům, chlazení rodiče a zvýšení hnízdní vlhkosti (Grant, 1978). Tímto způsobem se řídí například bahňáci (Charadrii) nebo rybáci (Sternidae) (Deeming, 2002a). Za účelem transportu vodu mláďatům byl belly-soaking pozorován u stepokurů (Maclean, 1968), kulíka nilského (*Pluvianus aegyptius*) (Howell, 1979) a kulíka říčního (*Charadrius dubius*) (Gatter, 1971).

U kulíků mořských bylo zjištěno, že provádí belly-soaking při teplotách vyšších než

36°C (Amat et Masero, 2007). Podle Maclean (1974) je hlavní funkcí belly-soakingu především chlazení vajec. Podle novější studie byly získány odlišné výsledky (Amat et Masero, 2007). Mezitím co rodiče opustili hnízdo kvůli belly-soakingu, byla ve vejcích naměřena ideální inkubační teplota 37,7°C. Také u pisily americké (*Himantopus mexicanus*) bylo zjištěno, že belly-soaking slouží primárně ke zchlazení rodiče (Grant, 1978). I když se jeví zchlazení rodiče jako primární funkce belly-soakingu, tak to neznamená, že rodič vracející zpět k inkubaci nesníží teplotu vajec. Naopak zde dochází k patrně rychlejšímu snížení teploty vajec.

3.4.2 Stínění

Stínění je jedno z nejvíce používaných chování, které ptáci využívají k regulování teploty snůšky. Stínování hnízda patří mezi nejméně energeticky nákladné chování, které pták na hnízdě během inkubace při vysokých teplotách používá. Funkcí stínění je regulování hnízdní teploty, čemuž se dokáže předejít přehřátí vajec ve vysoce horkém prostředí (DuRant et al. 2013b). Pták si dřepne nad vajíčka a svým tělem vytvoří stín, který chrání vajíčka před přímým slunečním zářením a mimo jiné i vlivem proudícího vzduchu se snůška ochladí (Downs et Ward, 1997). Nejenže stínění je důležité v ochlazování vajíček, ale také hraje významnou roli v ochlazování inkubujícího rodiče. Někteří autoři ve svých studiích uvádí, že primárním významem stínění je ochlazování vajec (Dixon et Louw, 1978; Bennett et al. 1981). Naproti tomu novější výzkumy se přiklání k tomu, že primární funkcí je především snížení tělesné teploty rodiče (Ward 1990; Downs et Ward, 1997). Tento mechanismus chlazení má pozitivní efekt v prevenci hypertermie, se kterou se můžou jedinci v příliš vysokých teplotách snadno potýkat (Grant, 1982). Navíc může rodič snížit svou tělesnou teplotu během stínění i tím, že zde dochází k přerušení kontaktu se zemí, která se podílí na jeho zahřívání (Downs et Ward, 1997).

Mnoho druhů ptáků z řádu dlouhokřídlí (*Charadriiformes*) stíní svá vajíčka v prostředí, které je charakterizováno vysokými okolními teplotami. Tento způsob chování pozorujeme u druhů jako jsou rybák černošedý (*Onychoprion fuscatus*) (Howell et Bartholomew, 1962), rybák Forsterův (*Sterna forsteri*), kulík zrzocasý (*Charadrius vociferus*) nebo kulík sněžný (*Charadrius nivosus*) (Grant, 1982). Stínění bylo pozorováno také u čejky korunkaté (*Vanellus coronatus*) v jižní Africe, kdy studie zobrazuje monitorování tělesné teploty, kde tělesná teplota jedince byla

nižší během stínění než během inkubace (Downs et Ward, 1997). Co se týče délky stínění, chrástal královský (*Rallus elegans*) tráví více času stíněním vajec, přičemž tráví čas na hnízdě v delších intervalech (Clauser et McRae, 2017). Mimo hnízdo jsou jeho přestávky kratší a více frekventované v teplotách stoupajících nad 40°C. Maclean (1967) uvedl, že běhulík dvoupruhý (*Rhinoptilus africanus*) stíní svou snůšku při venkovních teplotách 30-36°C. Kulík mořský (*Charadrius alexandrinus*) stíní snůšku 10.4% ± 12.8 SE času při okolních teplotách vyšších než 31°C (Amat et Masero, 2004).

3.5 Čejka černoprsá

Čejka černoprsá patří do čeledi Charadriidae z ptačího řádu Charadriiformes (Jerdon, 1984). Je rozšířena v tropické a subtropické části Asie od Arabského poloostrova až po Malajsii (BirdLife International, 2016). Hnízdí na otevřených stanovištích jako jsou zemědělské pozemky nebo orané plochy v blízkosti mokřadů. Hnízdo si staví v blízkosti vody, neboť namáčením jejich peří mohou svá vejce ochladit. Období rozmnožování trvá v jarních měsících od dubna do června (Sethi et al. 2011). Samice kladou 3-4 vejce do malé jamky obklopené kamínky či malými větvičkami (Saxena et Saxena, 2013). Inkubační doba trvá 28-30 dní, kde se oba rodiče podílí na inkubačních povinnostech. Během denních vysokých teplot čejky udržují teplotu vajec tím, že dlouhodobě nevystavují svá vejce přímému slunečnímu záření. Mezi predátory u modelového druhu patří malé ptačí druhy jako majny (*Acridotheres tristis*), ťuhýk iberský (*Lanius meridionalis*) nebo mandelík indický (*Coracias benghalensis*) (Sládeček et al. 2021). Tito predátoři predují vajíčka, ne inkubující rodiče.

4 Metodika

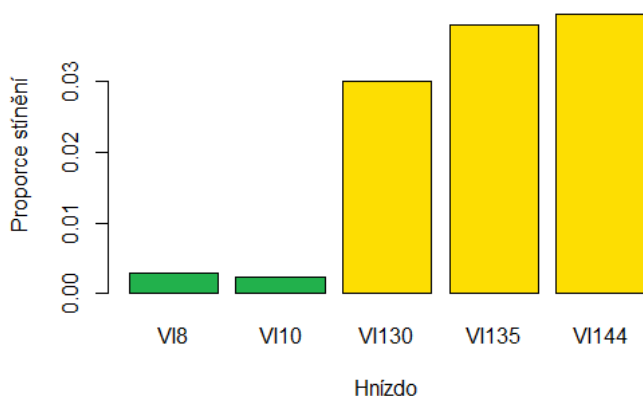
V praktické části bakalářské práce byly zpracovány videonahrávky 5 hnízd v programu BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software) podle předem daného protokolu. Videonahrávky zobrazující inkubující čejku černoprsou byly pořízeny v přírodní rezervaci Al Marmoom Desert Conservation Reserve (24°50'N, 55°21'E) ve Spojených arabských emirátech v období hnízdí sezóny v březnu a červnu 2020 a 2021 (Elhassan et al. 2021). V rezervaci se nachází 26 jezer,

kteřá jsou obklopena pouštními biotopy a umělými plantážemi. Pouštní klima se vyznačuje mírnými zimami a velmi horkými léty. Od ledna do srpna se průměrné denní teploty dosahují 19-36°C. Od dubna do září se denní teploty pohybují okolo 38-42°C, ovšem v nejteplejší dny může teplota dosáhnout až 50°C (Komuscu, 2017). Následně se videonahrávky podrobily analýze. Videonahrávky pro každé hnízdo začaly pokaždé v jiný čas a trvaly přibližně 2 dny. Čejky hnízdily na otevřených stanovištích, obvykle v blízkosti vodního zdroje. Kamera byla nainstalována přibližně jeden metr od hnízda. Ptáci nijak nereagovali na nainstalovanou kameru. Inkubační chování obvykle pokračovalo několik minut po instalaci kamery. Během pozorování jsem vyhodnocovala příchod jedince na hnízdo, začátek a konec inkubace, spánek, preening, otáčení vajec, stavba hnízda, belly-soaking a stínění. Začátek inkubační péče byl určen tím způsobem, když rodič stál oběma nohama přímo na hnízdě a konec, když se rodič nacházel mimo hnízdo. V případě této bakalářské práce studované stínění bylo určeno tak, když rodič setrval v podřepu nad hnízdem, aby zastínil snůšku svým tělem. Dále bylo vyhodnocení z nahrávek převedeno do dvou datasetů, ze kterých následně byly zpracovány výsledky. Pro každou hodinu byla spočítána proporce inkubace, proporce stínění a jeho délka. Proporce stínění byla vyjádřena jako průměr stínění v jednotlivých hodinách v průběhu dne. Byla zde také vypočítána průměrná venkovní teplota pro každou hodinu. Bylo testováno, jaký vliv má venkovní teplota a denní doba na délku a proporce stínění v rámci inkubační péče. Pro analýzu faktorů ovlivňující stínění byl použit smíšený model s náhodným efektem hnízda (LMER) pomocí funkce 'lmer' z knihovny 'lme4' (Bates et al. 2015). Následně byl čas transformován na radiány ($2\pi \cdot \text{čas} / \text{zájmová perioda 24 hod}$) a pro každý časový údaj byl vypočten sinus a cosinus. Byl použit lineární smíšený model s náhodným efektem hnízda. Jako pevné efekty byly zahrnuty průměrná okolní teplota a čas. Všechna statistická data byla zpracována v programu R verze 4. 2. 3. (R Core Team, 2023).

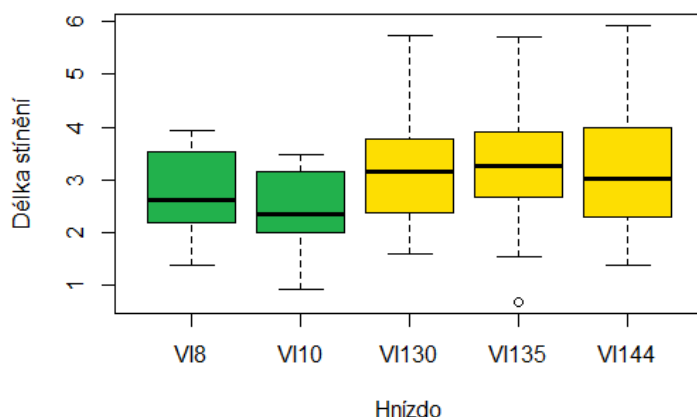
5 Výsledky

Bylo monitorováno celkem 5 hnízd čejky černoprsé. Natočený materiál tvořil celkem 264 hodin pozorování. Celkem bylo zachyceno 300 případů stínění na 5 hnízdech. Celkové procento stínění, po kterou byla poskytována inkubační péče, bylo 2,2 %. Mezi jednotlivými hodinami se hodnoty značně lišily, s minimem v nočních

hodinách a maximem v průběhu dne v poledních a odpoledních hodinách. Graf zobrazuje, že nejvíce času stráveného stíněním v rámci inkubační péče bylo zaznamenáno v průběhu června (Obr. 1). Co se týče délky stínění, průměrná délka stínění byla 37 sekund (Obr. 2).



Obr. 1: Proporce stínění v jednotlivých hnízdech (zaokrouhleno: VI8-0,3%, VI10-0,2%, VI130-3%, VI135-3,8%, VI144-3,9%). Zelená barva-hnízda března, žlutá barva-hnízda červen.

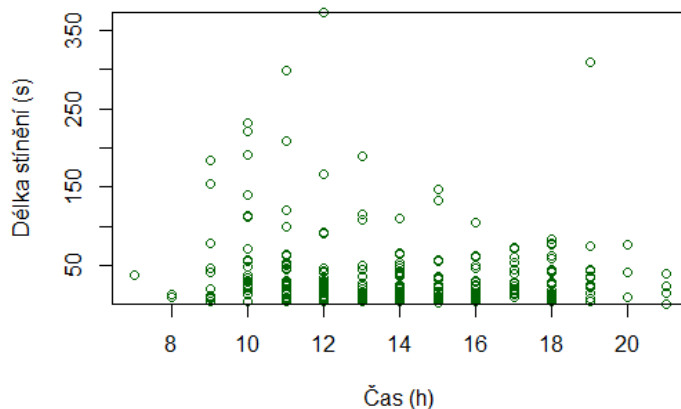


Obr. 2: Průměrná délka stínění (v sekundách) v jednotlivých hnízdech (logaritmicky transformováno) - VI8-20 s, VI10-14 s, VI130-35 s, VI135-43 s, VI144-44 s. Graf vymezuje medián (tučná horizontální čára), horní a dolní kvartil (box), 25% a 75% kvantil minus nebo plus 1,5x mezikvartilové rozpětí (popř. minimum a maximum, pokud představovaly menší hodnotu) a odlehlá hodnota (kolečko).

5.1 Stínění ve vztahu s denní dobou

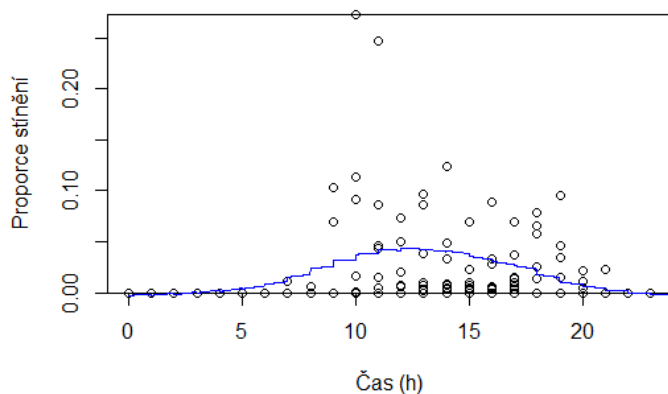
Dopoledne se zvyšující se teplotou se postupně zvyšovala i délka stínění. Nejdelší úseky byly naměřeny kolem poledne a odpoledne (11:00-14:00). Postupné snižování délky stínění bylo pozorováno okolo 16. hodiny (Obr. 3). Večer a v noci se stínění u

čejek nevyskytovalo skoro vůbec vlivem nízkých okolních teplot.



Obr. 3: Délka úseku stínění (v sekundách) ve vztahu s denní dobou.

Uprostřed dne byla celková proporce stínění více častá z důvodu vysokých poledních a odpoledních teplot. Proporce stínění ve vztahu s denní dobou dosáhla svého vrcholu od 10:00 do 16:00 (Obr. 4). Čejky během dne strávily stínění během dne 5 % svého času.

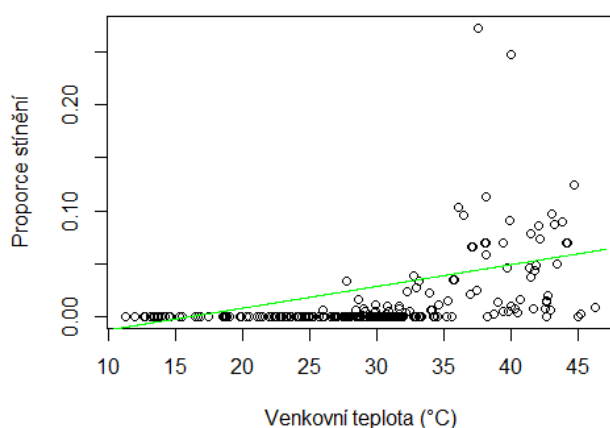


Obr. 4: Proporce stínění ve vztahu s denní dobou.

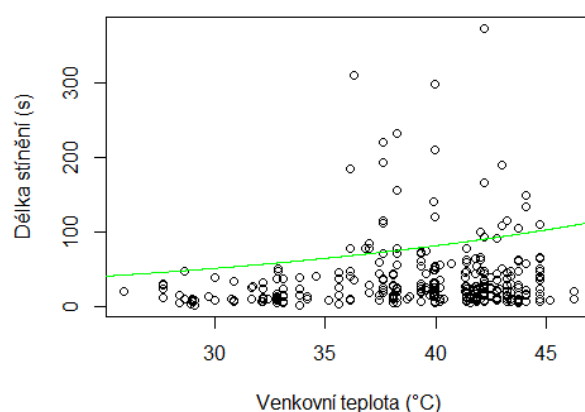
5.2 Stínění ve vztahu s venkovní teplotou

Minimální, průměrné a maximální denní teploty dosahovaly v březnu nižších teplot (minimum=18°C, mean=25°C, maximum=33°C) než v červnu (minimum=25°C,

mean=34°C, maximum=46°C). Maximální denní teploty měly významný vliv na stínění; s vyššími teplotami se zvyšovala i přítomnost čejky na hnízdě za účelem stínění. Proporce stínění se začala zvyšovat při teplotách nad 30°C. Délka úseků se také zvyšovala se zvyšující se venkovní teplotou. Rodiče strávili více času stíněním vzhledem ke zvyšující se venkovní teplotě s největším nárůstem při teplotách nad 25°C (Obr. 6). Nejdelší úseky stínění byly zaregistrovány při teplotách 40-45°C. Průměrná délka úseků trvala kolem jedné minuty.



Obr. 5: Proporce stínění ve vztahu s venkovní teplotou.



Obr. 6: Délka stínění ve vztahu s venkovní teplotou.

6 Diskuse

Zvyšující se okolní teploty ovlivnily frekvenci a délku stínění, při kterém vynaloží svou energii ke zchlazení vajec a zchlazení sebe samých. Čejky zvýšili délku a proporce stínění, když se průměrné venkovní teploty začaly zvyšovat při teplotě 25°C. Nejdelší úseky byly zaznamenány při teplotách 40-45°C po dobu 1 min a 30 s. Nabízí se zde uvést příklad chřástala královského, který také zvýšil frekvenci a délku stínění se zvyšující se venkovní teplotou (Clauser et McRae, 2017). Ward (1990) uvedl, že inkubující čejka korunkatá během venkovní teploty 35-40°C strávila stíněním 20 %. Natož při okolních teplotách vyšších než 45°C strávila stíněním 75 % času. Podle dalších výzkumů je patrné, že stínění u ptáků je častější se zvyšujícími se okolními teplotami (Clauser et McRae, 2017; Grant, 1982). Stínění bylo značně ovlivněno také denní dobou. Délka a proporce stínění se změnila během poledních

hodin a odpoledních hodin, kdy dosáhly svého vrcholu. Ke snižování došlo po 16. hodině, kdy sluneční záření nebylo tak intenzivní. V noci nebyly zaznamenány žádné hodnoty stínění. Vlivem nízkých večerních a nočních teplot čejka více inkubovala. Stíněním jsou ptáci schopni předejít potenciálně smrtelným účinkům, které mohou způsobit při vysokých teplotách nad optimální inkubační hranicí. Výsledky představují, že druhy hnízdící na zemi přizpůsobují své inkubační chování ke změnám teploty.

7 Závěr

Vliv okolní teploty má zásadní význam v období rozmnožování ptáků. Frekvence a délka stínění se měnila po celý den, za účelem snůšku zchladit inkubujícím ptákem a chránit před slunečním zářením. Stínění bylo praktikováno inkubujícím čejkou významně více v horkém letním měsíci než na začátku hnízdní sezóny. Čejky, které začaly hnízdit později (polovina června) byli pod větším rizikem vysokých venkovních teplot. Toto tvrzení se shoduje s myšlenkou, že termoregulační chování je značně ovlivněno okolní teplotou (Grant 1982). Byla změřena délka a proporce stínění během inkubační péče. Zároveň byl posuzován vliv okolní teploty a denní doby na stínění. Prostředí ve kterém hnízdila obvykle překračovalo teplotu 36°C, což je spodní hranice optimální teploty pro embryonální vývoj.

8 Použitá literatura

- Adams, N. J., Pinshow, B., Gannes, L. Z., & Biebach, H. (1999). Body temperatures in free-flying pigeons. *Journal of Comparative Physiology B*, 169, 195-199.
- Aldrich, T. W., & Raveling, D. G. (1983). Effects of experience and body weight on incubation behavior of Canada Geese. *The Auk*, 100(3), 670-679.
- Amat, J. A., & Masero, J. A. (2007). The functions of belly-soaking in Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ibis*, 149(1), 91-97.
- Amat, J. A., & Masero, J. A. (2004). How Kentish plovers, *Charadrius alexandrinus*, cope with heat stress during incubation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 26-33.
- Ball, G. F., & Silver, R. (1983). Timing of incubation bouts by ring doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of comparative psychology*, 97(3), 213.

- Batt, B. D., & Cornwell, G. W. (1972). The effects of cold on mallard embryos. *The Journal of Wildlife Management*, 745-751.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Beer, C. 1964. Incubation. In: *A new dictionary of birds* (D. L. Thomson, ed), pp. 396–398. Nelson, London.
- Beaulieu, M., Thierry, A. M., Handrich, Y., Massemin, S., Le Maho, Y., & Ancel, A. (2010). Adverse effects of instrumentation in incubating Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Polar Biology*, 33, 485-492.
- Bennett, A. F., & Dawson, W. R. (1979). Physiological responses of embryonic Heermann's Gulls to temperature. *Physiological Zoology*, 52(4), 413-421.
- Bennett, A. F., Dawson, W. R., & Putnam, R. W. (1981). Thermal environment and tolerance of embryonic Western Gulls. *Physiological Zoology*, 54(1), 146-154.
- Bergstrom, P. W. (1989). Incubation temperatures of Wilson's plovers and killdeers. *The Condor*, 91(3), 634-641.
- Berntsen, H. H., & Bech, C. (2016). Incubation temperature influences survival in a small passerine bird. *Journal of Avian Biology*, 47(2), 141-145.
- BirdLife International, ©2016: *Vanellus indicus*. The IUCN Red List of Threatened Species (online) [Cit. 25.3.2023], dostupné z <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22694013A89569039.en..>
- Boulton, R.L., and Cassey, P. (2012). How avian incubation behaviour influences egg surface temperatures: relationships with egg position, development and clutch size. *Journal of Avian Biology* 43, 289–296.
- Brown, M., & Downs, C. T. (2003). The role of shading behaviour in the thermoregulation of breeding crowned plovers (*Vanellus coronatus*). *Journal of Thermal Biology*, 28(1), 51-58.
- 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.
- Caldwell, P. J., & Cornwell, G. W. (1975). Incubation behavior and temperatures of the mallard duck. *The Auk*, 92(4), 706-731.
- 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: Ornithological*

Advances, 134(2), 432-442.

Clauser, A. J., & McRae, S. B. (2017). Plasticity in incubation behavior and shading by King Rails *Rallus elegans* in response to temperature. *Journal of Avian Biology*, 48(4), 479-488.

Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000). Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behavioral Ecology*, 11(2), 178-188.

Conway, C. J., & Martin, T. E. (2000). Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution*, 54(2), 670-685.

Ferguson, M. W., & Deeming, D. C. (Eds.). (1991). *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press.

Deeming, D.C. 2002a. Behaviour patterns during incubation. In: Avian incubation: Behaviour, environment and evolution (D. C. Deeming, ed), pp. 63–87. Oxford University Press, Oxford.

Deeming, D.C. 2002b. Patterns and significance of egg turning. In: Avian Incubation: Behaviour, Environment and Evolution (D. C. Deeming, ed), pp. 161–178. Oxford University Press, Oxford, England.

Deeming, D. C. (2009). The role of egg turning during incubation. *Avian Biology Research*, 2(1-2), 67-71.

Deeming, D. C., & Reynolds, S. J. (Eds.). (2015). *Nests, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*. Oxford University Press, USA.

Diez Méndez, D. (2021). Incubation behaviour of Great Tits *Parus major* in response to ambient temperature in three contrasting Mediterranean habitats.

Dixon, JEW* & Louw, G. (1978). Seasonal effects on nutrition, reproduction and aspects of thermoregulation in the Namaqua sandgrouse (*Pterocles namaqua*). *Madoqua*, 1978(1), 19-29.

Downs, C. T., & Ward, D. (1997). Does shading behavior of incubating shorebirds in hot environments cool the eggs or the adults?. *The Auk*, 114(4), 717-724.

Drent, R. H. (1975). Incubation. *Avian Biology*, Vol. 5. *DS Farner and JR King*.

DuRant, S. E., Hepp, G. R., Moore, I. T., Hopkins, B. C., & Hopkins, W. A. (2010). Slight differences in incubation temperature affect early growth and stress endocrinology of wood duck (*Aix sponsa*) ducklings. *Journal of Experimental Biology*, 213(1), 45-51.

DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., & Romero, L. M. (2013a). Energetic constraints and parental care: Is corticosterone indicative of energetic costs of

incubation in a precocial bird?. *Hormones and Behavior*, 63(2), 385-391.

DuRant, S. E., Hopkins, W. A., Hepp, G. R., & Walters, J. R. (2013). Ecological, evolutionary, and conservation implications of incubation temperature-dependent phenotypes in birds. *Biological Reviews*, 88(2), 499-509.

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).

Elibol, O., & Brake, J. (2006). 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.

Funk, E. M., & Forward, J. (1960). The relation of angle of turning and position of the egg to hatchability of chicken eggs. *Poultry Science*, 39(3), 784-785.

Gatter, W. (1971). Wassertransport beim Flussregenpfeifer (*Charadrius dubius*). *Die Vogelwelt*, 92, 100-103.

Göth, A., & Booth, D. T. (2005). Temperature-dependent sex ratio in a bird. *Biology letters*, 1(1), 31-33.

Grant, G. S. (1978). Foot-wetting and belly-soaking by incubating Gull-billed Terns and Black Skimmers.

Grant, G. S. (1982). Avian incubation: egg temperature, nest humidity, and behavioral thermoregulation in a hot environment. *Ornithological monographs*, (30), iii-75.

Gronstol, G. B. (1996). Aerobic components in the song-flight display of male lapwings *Vanellus vanellus* as cues in female choice. *Ardea*, 84(1-2), 45-55.

Howell, T. R., & Bartholomew, G. A. (1962). Temperature regulation in the Sooty Tern *Sterna fuscata*. *Ibis*, 104(1), 98-105.

Howell, T. R. (1979). *Breeding biology of the Egyptian Plover, Pluvianus aegyptius* (Vol. 113). Univ of California Press.

Jerdon, T.C. (1984). The Birds of India. George Wyman and Company, pp. 648-649.

Kaltofen, R. S. (1956). Het bruederij onderzoek te Beekbergen. *Landbouwvoorlichting*, 13, 544-550.

Komuscu, A. U. (2017). Long-term mean monthly temperatures trends of the United Arab Emirates. *International Journal of Global Warming*, 11(1), 1-22.

Lasiewski, R. C., & Bartholomew, G. A. (1966). Evaporative cooling in the poor-

- will and the tawny frogmouth. *The Condor*, 68(3), 253-262.
- Lislevand, T. (2001). Male incubation in Northern Lapwings: effects on egg temperature and potential benefits to females. *Ornis Fennica*, 78(1), 23-29.
- Lislevand, T., Byrkjedal, I., Grønstøl, G. B., Hafsmo, J. E., Kallestad, G. R., & Larsen, V. A. (2004). Incubation behaviour in northern lapwings: nocturnal nest attentiveness and possible importance of individual breeding quality. *Ethology*, 110(3), 177-192.
- 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*.
- Maclean, G. L. (1967). The breeding biology and behavior of the Double-banded Courser, *Rhinoptilus africanus* (Temminck). *Ibis*, 109 (4), 556-569.
- Maclean, G.L. (1968). Field studies on the sandgrouse of the Kalahari Desert. *Living Bird* 7:209-235.
- Mougeot, F., Benítez-López, A., Casas, F., Garcia, J. T., & Viñuela, J. (2014). A temperature-based monitoring of nest attendance patterns and disturbance effects during incubation by ground-nesting sandgrouse. *Journal of Arid Environments*, 102, 89-97.
- Nilsson, J. Å., Molokwu, M. N., & Olsson, O. (2016). Body temperature regulation in hot environments. *PloS one*, 11(8), e0161481.
- O'Connor, R. S., Wolf, B. O., Brigham, R. M., & McKechnie, A. E. (2017). Avian thermoregulation in the heat: efficient evaporative cooling in two southern African nightjars. *Journal of Comparative Physiology B*, 187, 477-491.
- R Core Team (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reid, J. M., Monaghan, P., & Nager, R. G. (2002). Incubation and the costs of reproduction. *Oxford Ornithology Series*, 13, 314-325.
- Reyna, K. S., & Burggren, W. W. (2012). Upper lethal temperatures of Northern Bobwhite embryos and the thermal properties of their eggs. *Poultry science*, 91(1), 41-46.
- Romanoff, A. L. (1960). The avian embryo. Structural and functional development. *The avian embryo. Structural and functional development*.

- Saxena, V. L., & Saxena, A. K. (2013). The study of nidification behavior in Red-wattled Lapwing, *Vanellus indicus*. *Asian J. Exp. Sci*, 27(2), 17-21.
- Schmidt-Nielsen, K. (1965). Desert animals. Physiological problems of heat and water. *Desert animals. Physiological problems of heat and water*.
- Sethi, V. K., Bhatt, D., Kumar, A., & Naithani, A. B. (2011). The hatching success of ground-and roof-nesting Red-wattled Lapwing *Vanellus indicus* in Haridwar, India. *Forktail*, 27, 7-10.
- Skutch, A. F. (1957). The incubation patterns of birds. *Ibis*, 99(1), 69-93.
- Skutch, A. F. (1962). The constancy of incubation. *The Wilson Bulletin*, 74(2), 115-152.
- Sládeček, M., Vozabulová, E., Šálek, M. E., & Bulla, M. (2019a). Diversity of incubation rhythms in a facultatively uniparental shorebird—the Northern Lapwing. *Scientific Reports*, 9(1), 4706.
- Sládeček, M., Vozabulová, E., Brynychová, K., & Šálek, M. E. (2019b). Parental incubation exchange in a territorial bird species involves sex-specific signalling. *Frontiers in zoology*, 16(1), 1-12.
- Sládeček, M., Brynychová, K., Elhassan, E., Šálek, M. E., Janatová, V., Vozabulová, E., ... & Bulla, M. (2021). Diel timing of nest predation changes across breeding season in a subtropical shorebird. *Ecology and Evolution*, 11(19), 13101-13117.
- Stoleson, S. H., & Beissinger, S. R. (1999). Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *Journal of Animal Ecology*, 68(5), 951-962.
- Šálek, M., & Šmilauer, P. (2002). Predation on Northern Lapwing *Vanellus vanellus* nests: the effect of population density and spatial distribution of nests. *Ardea*, 90(1), 51-60.
- 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.
- Tieleman, B. I., Williams, J. B., Michaeli, G., & Pinshow, B. (1999). The role of the nasal passages in the water economy of crested larks and desert larks. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(2), 219-226.
- Tullett, S. G., & Deeming, D. C. (1987). Failure to turn eggs during incubation: effects on embryo weight, development of the chorioallantois and absorption of albumen. *British Poultry Science*, 28(2), 239-243.
- Tullett, S.G. (1995): Incubation. World Animal Science, Hunton, P., (ed.), pp 283-

304. Elsevier Sci., B.V. Sara Burgerhartstraat 25, Amsterdam, The Netherlands
- Turner, J. S. (1991). The thermal energetics of incubated bird eggs. *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*, 117-146.
- Veselovský, Z., & Dungel, J. (2001). *Obecná ornitologie*. Academia.
- Ward, D. (1990). Incubation temperatures and behavior of crowned, black-winged, and lesser black-winged plovers. *The Auk*, 107(1), 10-17.
- Webb, D. R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *The Condor*, 89(4), 874-898.
- With, K. A., & Webb, D. R. (1993). Microclimate of ground nests: the relative importance of radiative cover and wind breaks for three grassland species. *The Condor*, 95(2), 401-413.
- Williams, J. B. (1996). Energetics of avian incubation. *Avian energetics and nutritional ecology*, 375-415.
- Wilson, H. R. (1990). Physiological requirements of the developing embryo: temperature and turning. *Avian incubation.*, 145-156.